



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

---

“Optimización del manejo sustentable de  
una población silvestre de guanacos (*Lama  
guanicoe*) mediante modelos de simulación”

---

Trabajo de tesis para optar por el título de Dr. en Ciencias Naturales

Lic. María Zubillaga

Director: Dr. Jorge E. Rabinovich

2017

*A mi hijo Bautista...*

*por quién vale la pena todos mis esfuerzo*

## ÍNDICE

---

Agradecimientos .....	I
Resumen.....	III
Abstract.....	I
Capítulo 1 – Introducción general y objetivos de la tesis.....	1
1. Introducción general .....	2
2. Objetivos de la tesis.....	7
2.1. Objetivo general.....	7
2.2. Objetivos específicos.....	7
Capítulo 2 – Descripción de la especie y del área de estudio .....	9
1. Descripción de la especie.....	10
1.1. Ubicación taxonómica .....	10
1.2. Ecología y biología .....	11
1.3. Estado de conservación .....	14
2. Descripción de las áreas de estudio.....	18
2.1. Estancia Cámeron (Tierra del Fuego, Chile).....	18
2.2. Áreas de la Provincia del Chubut (Argentina).....	20
Capítulo 3 – Análisis y modelado del clima .....	24
1. Introducción.....	25
2. Metodología.....	27
2.1. Análisis de las variables climáticas.....	27
2.1.1. Análisis de la precipitación.....	30
2.1.2. Análisis de la temperatura.....	31
2.1.3. Análisis del NDVI.....	31
2.2. Modelado de la precipitación .....	35
2.3. Modelado de la temperatura .....	37
3. Resultados.....	37
3.1. Análisis de las variables climáticas.....	37
3.1.1. Análisis de la precipitación.....	38
3.1.2. Análisis de la temperatura.....	43
3.1.3. Análisis del NDVI.....	47

3.2. Modelado de la precipitación .....	51
3.3. Modelado de la temperatura .....	56
4. Discusión .....	56
Capítulo 4 – Análisis de la productividad de la vegetación y de la capacidad de carga de herbívoros.....	60
1. Introducción.....	61
2. Metodología.....	64
2.1. Análisis de la PPNA.....	64
2.1.1. Predicción de la PPNA en función de la precipitación.....	65
2.1.1.1. Método de Paruelo et al. (1999).....	65
2.1.1.2. Método de Sala et al. (1988) .....	66
2.1.1.3. Método de Rabinovich et al. (1991).....	67
2.1.1.4. Método de Hu et al. (2010).....	68
2.1.1.5. Método en base a una recopilación de datos de la Patagonia.....	69
2.1.2. Predicción de la PPNA en función del NDVI .....	70
2.1.2.1. Método de Paruelo et al. (1997) a partir del NDVI .....	70
2.1.2.2. Método de Paruelo et al. (1997) a partir del NDVI-I.....	71
2.1.2.3. Método de Paruelo et al. (2004).....	71
2.1.2.4. Método de Buono et al. (2010) .....	72
2.2. Análisis de la capacidad de carga de herbívoros. ....	72
2.2.1. Predicción de $K$ en función de PPNA: método de Rabinovich <i>et al.</i> (1991).....	72
2.2.2. Predicción de $K$ en función de forraje disponible: método de Golluscio (2009) .....	75
2.2.3. Predicción de $K$ en función de las precipitaciones: método de Coe <i>et al.</i> (1976) .....	76
2.2.4. Predicción de $K$ en función del NDVI: método de Oosterheld <i>et al.</i> (1998).....	76
2.3. $K$ ambiental vs. $K$ demográfica.....	77
3. Resultados.....	78
3.1. Análisis de la PPNA.....	78
3.1.1. Predicción de la PPNA función de las precipitaciones .....	78
3.1.2. Predicciones de la PPNA en función del NDVI.....	79



3.1.3. Detección de procesos de denso-dependencia y del efecto del clima en la población sin estructura de edad .....	104
3.1.3.1. Regresión múltiple entre tasa de crecimiento poblacional vs. densidad y clima .....	104
3.1.3.2. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque frecuentista.....	106
3.1.3.3. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano .....	107
3.2. Resultados.....	109
3.2.1. Estimación de la tasa de crecimiento poblacional .....	109
3.2.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Caughley y Krebs (1983) .....	110
3.2.1.2. Estimaciones de $r_0$ en base a la biomasa de Hennemann (1983).....	110
3.2.1.3. Estimaciones de $r_0$ en base al crecimiento exponencial .....	110
3.2.2. Modelos de tipo logístico.....	111
3.2.3. Detección de proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población sin estructura de edad .....	112
3.2.3.1. Regresión múltiple entre tasa de crecimiento poblacional vs. densidad y clima .....	112
3.2.3.2. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque frecuentista.....	114
3.2.3.3. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano .....	116
3.3. Discusión .....	119
4. Modelos de dinámica poblacional con estructura de edades.....	121
4.1. Metodología.....	122
4.1.1. Estimación de parámetros demográficos en base a tablas de vida.....	122
4.1.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Euler o ecuación de Lotka .....	122
4.1.1.2. Estimación de otros parámetros demográficos a partir de tablas de vida. ....	124
4.1.1.3. Estimaciones de $r_0$ por el método de Cole (1954).....	125
4.1.2. Modelo matricial de tres clases de edad (3x3) y sólo hembras.....	127
4.1.2.1. Parametrización del modelo matricial de tres clases de edades y sólo hembras .....	129

4.1.2.2. Análisis del proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población con estructura de edad .....	132
4.1.2.2.1. Análisis de las funciones de denso-dependencia .....	135
4.1.3. Modelo matricial de tres clases de edad y dos sexos, con estructura de harenes (5x5) .....	138
4.1.4. Programación de los modelos matriciales .....	143
4.2. Resultados.....	143
4.2.1. Estimación de parámetros demográficos en base a tablas de vida.....	143
4.2.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Euler o ecuación de Lotka .....	143
4.2.1.2. Estimación de otros parámetros demográficos a partir de tablas de vida. ....	143
4.2.1.3. Estimaciones de $r_0$ por el método de Cole (1954).....	144
4.2.2. Modelo matricial de tres clases de edad (3x3) y sólo hembras.....	145
4.2.2.1. Parametrización del modelo matricial de tres clases de edades y sólo hembras .....	146
4.2.2.2. Análisis del proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población con estructura de edades.....	147
4.2.2.3. Análisis de las funciones de denso-dependencia.....	148
4.2.3. Modelo matricial de tres clases de edad y dos sexos .....	152
4.2.4. Programación de los modelos matriciales .....	154
4.3. Discusión .....	154
Capítulo 6 – Modelado de la dinámica de la vegetación bajo la presión de herbivoría .....	160
1. Introducción.....	161
2. Metodología.....	162
2.1. Construcción de la mega-matriz del cambio de estado de la vegetación como un proceso de Markov .....	162
2.2. Implementación del modelo de la dinámica de la vegetación en el modelo poblacional de los guanacos .....	166
3. Resultados.....	168
3.1. Construcción de la mega-matriz del cambio de estado de la vegetación como un proceso de Markov .....	168
3.2. Implementación del modelo de la dinámica de la vegetación en el modelo poblacional de los guanacos .....	169

4. Discusión .....	172
Capítulo 7 – Modelo de manejo .....	174
1. Introducción.....	175
1.1. El manejo adaptativo .....	177
1.2. Reglas de extracción como parte del manejo adaptativo.....	179
2. Metodología.....	182
2.1. Estimación de la densidad umbral .....	182
2.2. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias ....	185
2.3. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias y de los herbívoros.....	186
2.4. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo .....	188
3. Resultados.....	193
3.1. Estimación de la densidad umbral .....	193
3.1.1. Densidad umbral con lluvias constantes .....	193
3.1.2. Densidad umbral con lluvias variables.....	196
3.1.3. Densidad umbral con lluvias aleatorias .....	196
3.1.4. Análisis comparativo de los resultados de la selección de la densidad umbral .....	196
3.1.4.1. Densidades umbrales para la estancia Cámeron (Chile).....	196
3.1.4.2. Densidades umbrales para las estancias del Dpto. Florentino Ameghino (Chubut).....	199
3.1.5. Análisis de la estabilidad de la extracción.....	201
3.1.6. Aplicación de la DU en la regla de escapes fijos a las estancias analizadas .....	204
3.2. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias ....	207
3.3. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias y de los herbívoros.....	208
3.4. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo .....	211
3.4.1. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias constantes.....	212
3.4.2. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias variables.....	214
3.4.3. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias variables y extracción de guanacos.....	215

4. Discusión .....	216
Conclusiones generales .....	220
Apéndice 1 – Base de datos climáticos <i>New_Loc_Clim</i> .....	224
Apéndice 2 – Base de datos climáticos <i>NeoClimatico</i> .....	227
Apéndice 3 – Variables climáticas de interés de la Prov. del Chubut.....	230
Apéndice 4 – Precipitaciones y temperaturas mensuales de la base de datos <i>New_LocClim</i> .....	233
Apéndice 5 – Descripción del programa <i>Glimso</i> .....	235
Apéndice 6 – Programa en <i>Glimso</i> para simular las lluvias .....	237
Apéndice 7 – Capacidad de carga estimada por método Rabinovich <i>et al.</i> 1991 en base a diferentes valores de CF .....	241
Apéndice 8 – Script en lenguaje R del análisis de denso-dependencia según método de Dennis y Taper: enfoque frecuentista.....	242
Apéndice 9 – Análisis de denso-dependencia y clima por método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano .....	247
Apéndice 10 – Estimación de los coeficientes de la matriz a partir del ajuste al modelo matricial .....	252
Apéndice 11 – Resultados de las nueve funciones de denso-dependiente analizados.... .....	255
Apéndice 12 – Modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras (3x3) en lenguaje <i>Glimso</i> .....	256
Apéndice 13 – Modelo poblacional matricial de tres clases de edad y dos sexos (5x5) en lenguaje <i>Glimso</i> .....	259
Apéndice 14 – Resultados de los ensayo de simulación de la aplicación de las reglas de escapes fijos a las estancias del Departamento Florentino Ameghino.....	263
Bibliografía .....	265

## AGRADECIMIENTOS

---

A las instituciones y personas que hicieron posible la realización de este trabajo.

A la **Facultad de Ciencias Naturales y Museo**, por darme la posibilidad de realizar este trabajo doctoral en su nombre y al **CONICET** por haber sido el sostén económico para que pudiera llevarlo a cabo. Al Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (**CEPAVE**) por haberme permitido desarrollarlo en sus instalaciones.

A Jorge, mi Director, por haber creído en mí y haberme dado la oportunidad de aprender con él. Por guiarme y corregirme, por permitirme equivocarme. Por sus discusiones y por su paciencia. Por insistirme en no bajar los brazos.

Al Dr. Andres Novaro y la Dra. Silvana Montanelli por su apoyo y colaboración en diversos aspectos en el desarrollo de esta Tesis. A los Drs. Nicolás Soto y Oscar Skewes por los datos aportados para poder realizar estos estudios. A la Dra. Gabriela Possé por su colaboración en el análisis del NDVI, al Dr. Pablo Cipriotti, por su contribución en los análisis de la dinámica de la vegetación. A los Drs. Fernando Colchero por su participación en los análisis Bayesianos y Anthony Tongen por su colaboración en el análisis de la dinámica de los harenes. A Waldo por su ayuda en la programación y su paciencia.

A Sole, por sus consejos y sus ayudas, su oído en mis momentos de “crisis de oficina”.

A mis grandes de amigas Naty, Maru y Noe, sin quienes mi carrera de grado hubiera sido casi imposible, gracias por compartir conmigo sus magistrales apuntes, sus conocimientos, los “*tips*” de cada examen, por brindármelos sin esperar nada a cambio, por el simple motivo de darme una mano. Gracias por estar siempre. Nunca voy a dejar de reconocer lo afortunada que soy por tenerlas conmigo.

A mis viejos por confiar en mí y darme la posibilidad de estudiar en La Plata, gracias por el gran esfuerzo hecho para facilitarme las cosas y darme esta herramienta. A mis hermanos por creer en mí, siempre, tal vez demasiado.

A Juan, mi gran compañero, mi sostén, mi contención, gracias por entenderme, ayudarme, por alentarme a seguir, por darme fuerzas. Gracias por tus palabras y tus silencios, gracias por cubrirme en todos los lugares que no estuve por dedicarme a esta Tesis, gracias por cuidar como nadie lo más importante de mi vida. A Bauti, por sus sonrisas sanadoras.

Y finalmente a los jurados, los Drs. Agustín Abba, Fernando Biganzoli y la Dra. Paula Taraborelli por dedicar su tiempo a las revisiones y generar aportes para el enriquecimiento de esta Tesis.

## RESUMEN

---

Esta Tesis tiene como objetivo el desarrollo de una serie de modelos predictivos para describir la dinámica poblacional del guanaco (*Lama guanicoe*) con el fin de elaborar un modelo de manejo sustentable para esta especie. Dado que las predicciones de estos modelos pueden estar afectadas por una serie de factores, generalmente de naturaleza aleatoria, se pusieron a prueba una serie de metodologías para evaluar e incorporar dicha aleatoriedad (tanto demográfica como ambiental) en los modelos de dinámica poblacional y de manejo.

La mayor parte de los análisis se realizaron en base a información de un área de 2000 km<sup>2</sup> ubicado en la estancia Cámeron, Tierra del Fuego (Chile), ya que se contaba con estimaciones de abundancia poblacional por clases de edad de guanacos silvestres durante un período de 35 años. También se tuvieron en cuenta para los análisis otros sitios en la provincia del Chubut: Río Mayo, Península Valdés en el Departamento Biedma, y dos sitios al SE del Departamento de Florentino Ameghino: Reserva Provincial Cabo Dos Bahías y tres estancias contiguas (La Juanelia, La Margarita y El Salpu).

Para los análisis de las variables climáticas se usaron los datos provenientes del programa *New\_LocClim*, desarrollado por la FAO (*Food and Agriculture Organization*), y de una base de datos de 102 años (1901 – 2002) CRU TS (*Climatic Research Unit Time-series*) 2.1 del *Tyndall Centre*, de la Universidad de East Anglia, Reino Unido. Los análisis estadísticos consistieron en detectar con qué frecuencia se desviaban los valores mensuales de la lluvia y de la temperatura de sus respectivas medias, con el fin de identificar posibles condiciones, tanto óptimas como adversas, para las poblaciones de guanacos desde el punto de vista climático. En el caso de las temperaturas se analizaron tanto las medias anuales como las medias de invierno (meses de junio, julio y agosto). Se definió como año adverso aquél en el cual, tanto en términos de temperatura como de lluvia, tenía valores menores en un 20 o un 25% al promedio de la serie de datos disponibles. Para las lluvias se determinó: (i) el intervalo promedio entre períodos de sequía, (ii) la duración promedio de dicho períodos, y (iii) la intensidad promedio de las lluvias. Para las lluvias se estimaron también los parámetros de dos tipos de distribuciones estadísticas: gamma y normal. A partir de éstas se desarrolló un

modelo de simulación que refleja la variabilidad de la precipitación y temperatura según las diferentes distribuciones evaluadas. Así mismo, se observó que los eventos de sequía en el área de la Ea. Cámeron se dan con menos frecuencia que en el SE Departamento Florentino Ameghino. Además en Florentino Ameghino la variación de la temperatura media anual es muy pequeña (entre 3 y 6%), pero el coeficiente de variación de la temperatura de los meses más fríos (la de los tres meses del período invernal) es más alto en la estancia Cámeron (34%) que en Florentino Ameghino (13%).

Se llevó a cabo un análisis del Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI) derivado de datos satelitales para ser usados como indicador de la productividad primaria neta aérea (PPNA). Dado que los factores que limitan la PPNA pueden llegar a ser distintos en las distintas regiones, se analizaron diversas ecuaciones de regresión existentes en la bibliografía, y además se llevó a cabo un análisis de regresiones múltiples para predecir el NDVI a partir de 20 variables climáticas. Sin embargo, la aplicación de estas regresiones a las estancias La Juanelia, La Margarita y El Salpu, daban valores de NDVI por fuera de los intervalos de confianza al 95% de acuerdo a los valores de la base de datos *Neo\_Climático*. Se concluye que los valores de NDVI estimados por regresión por diversos parámetros climáticos no son confiables. Por consiguiente se utilizaron los datos de NDVI aportados por la Dra. Gabriela Possé (INTA, Castelar) para cuatro sitios de interés.

Para el análisis de la productividad vegetal se analizaron cinco modelos de regresión para predecir la PPNA en base a las lluvias y cuatro métodos para estimarla a partir de NDVI. De los métodos basados en precipitación media anual (mm) se seleccionó la ecuación de regresión:  $PPNA = 5,313 (R-66,89)$ , donde R representan la precipitación media anual; ya que era la que predecía los valores de PPNA más similares a los de las estimaciones de campo disponibles (por ejemplo, de 560 KgMS/ha/año para Río Mayo). Usando dicha ecuación de regresión se predice una PPNA del orden de 650, 860, 460, 980 y 1600 kg MS/ha/año para Cabo Dos Bahías, la Península Valdés, Río Mayo, las estancias de Florentino Ameghino, y la estancia Cámeron, respectivamente. Las predicciones de la PPNA en base a los NDVI son muchos más altas que las predicciones obtenidas en base a las

lluvias, y aparentemente están fuera del rango de los valores de campo, por lo que no se tuvieron en cuenta para análisis ulteriores.

Se evaluaron diversos métodos para estimar la capacidad de carga ( $K$ ) tanto a partir de las lluvias como del NVDI. La  $K$  total de herbívoros estimada por el método de Rabinovich y colegas resultó para los cuatro sitios de Chubut en valores de entre 15 y 30 guanacos/km<sup>2</sup> (G/km<sup>2</sup>), y de alrededor de 50 G/km<sup>2</sup> para la estancia Cámeron. Los estimados de capacidad de carga del método de Golluscio predicen valores de  $K$  más bajos (entre 7 y 25 G/km<sup>2</sup>, y de 23 G/km<sup>2</sup> para la Ea. Cámeron). El método de Coe y colegas redundó en valores demasiado bajos (entre 4 y 10 G/km<sup>2</sup>, y de 20 G/km<sup>2</sup> para la Ea. Cámeron) comparados con las densidades de campo por lo cual fue descartado.

Se calculó la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_0$ ) para los guanacos silvestres mediante diversos métodos: (i) Caughley y Krebs, (ii) Henneman, (iii) Cole, y (iv) Tablas de Vida con calendarios etarios de supervivencias y fecundidades. También se estimó la  $r_0$  mediante matrices de proyección poblacionales por clases de edad. Se estimaron también otros tres parámetros demográficos:  $R_0$  (tasa de neta de reemplazo),  $\lambda$  (tasa finita de crecimiento poblacional) y  $T$  (tiempo generacional). Los métodos de Hennemann, Caughley y Krebs y de Cole son los que proporcionan las estimaciones más altas (entre 0,2 y 0,3, en unidades anuales); el crecimiento exponencial (de los primeros 10 años) da valores de  $r_0$  de alrededor de 0,1, mientras que el método basado en Tablas de Vida (calendarios  $l_x$  y  $m_x$ ) y de las matrices de proyección obtienen valores cercanos a 0,06. En resumen, se considera que la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_0$ ) del guanaco como especie (es decir, sin limitaciones o restricciones ambientales) debe rondar alrededor de 0,1 – 0,12.

Se llevó a cabo el ajuste de modelos logístico (sin estructura de edad) y matriciales (con estructura de edad) utilizando los datos del muestreo de las poblaciones de guanacos de la Ea. Cámeron. Los resultados del ajuste del modelo logístico resultaron en los valores de  $r_0= 0,088$ ,  $K= 69.141$  guanacos y  $\theta= 0,625$ . La estimación de los coeficientes de la matriz por medio del ajuste de los datos de campo al modelo matricial resultó en los siguientes valores promedio: 0,21 de fecundidad (crías ♀/♀/año), y 0,75, 0,85 y 0,94 para las supervivencias anuales de

crías, juveniles y adultos, respectivamente. La fecundidad fue el coeficiente con mayor variabilidad (CV 34%), luego la supervivencia de las crías (17%), juveniles (8%) y adultos (5%). Aplicando dichos coeficientes a la matriz de proyección se obtuvo una estimación de  $r_0 = 0,06$ .

Se llevó a cabo un análisis de los efectos de denso-dependencia y del clima por los diferentes métodos: (i) regresiones múltiples univariadas entre  $\lambda$  vs. la población total de guanacos, de ovejas la precipitación y temperatura (con y sin rezagos), con el cual se detectó un efecto de denso-dependencia sobre la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ); (ii) el método de denso-dependencia de Dennis y Taper con enfoque frecuentista, que detectó efecto de del tamaño poblacional pero no del clima sobre la tasa de crecimiento poblacional y (iii) el método de denso-dependencia de Dennis y Taper con enfoque Bayesiano, con el que se obtuvo un efecto estadísticamente significativo del tamaño poblacional de guanacos, de la temperatura de invierno y de la abundancia de oveja sobre la tasa de crecimiento poblacional.

Para el caso del modelo matricial se llevó a cabo una regresión múltiple multivariada (MMRA) usando como variables dependientes los cuatro coeficientes de la matriz y como variables independientes la población de total de guanacos, de ovejas, la precipitación y temperatura (con y sin rezagos). Los resultados obtenidos por este método indicaron que hay efecto significativo de denso-dependencia sobre la supervivencia de las hembras adultas y de la precipitación anual sobre la fecundidad. El efecto de la denso-dependencia y el clima se incorporan en el modelo matricial multiplicando los coeficientes de supervivencia de adultos y fecundidad respectivamente.

Con el objetivo de analizar la dinámica vegetación-herbívoro se llevó a cabo un modelo que refleja el efecto que tienen sobre la productividad de la vegetación, la densidad de herbívoros y las precipitaciones. Este modelo se desarrolló a partir de una serie de 54 matrices de estado y transición, los cuales contienen las probabilidades de transición de la vegetación de un estado de la vegetación a otro, en base a diferentes rangos o niveles de densidad de herbívoros y de precipitación. Al ensamblarse este modelo con el modelo de dinámica poblacional de guanacos, se tiene un sistema dinámico entre esta especie silvestre y la vegetación que lo sustenta.

En esta Tesis se evaluó un modelo de manejo de tipo adaptativo, basado la regla de “escapes fijos”, que consiste en establecer un umbral de extracción tal que si el tamaño poblacional en el campo supera dicho umbral, la extracción a realizarse es la diferencia entre el tamaño poblacional previo a la extracción y el tamaño poblacional umbral. Existen diferentes criterios para establecer las densidades umbrales (DU), aquí se consideraron: (i) la DU como la densidad a la cual la tasa de crecimiento poblacional es máxima, y (ii) la DU como la densidad a la que se maximiza la extracción promedio anual. Los resultados obtenidos del análisis de la DU sugieren que con el criterio de la tasa máxima los valores de las densidades umbrales para lluvias constantes son menores que para lluvias variables. Usando el criterio de la maximización del beneficio económico neto y acumulado, los valores de la DU varían mucho con las tasas de descuento, de forma que para tasa de descuento superior al 0,05 la DU es siempre la más baja posible. El resultado de análisis de la variabilidad de la extracción entre años muestra que la extracción anual promedio de guanacos a DU bajas va acompañada de una menor variabilidad; pero a medida que aumenta la DU también aumenta la extracción promedio y su correspondiente desvío estándar; para DU aún mayores que la que produce el máximo comienza una reducción en la extracción de guanacos, acompañada también por un creciente aumento del desvío estándar de la extracción promedio.

Se elaboraron dos modelos de manejo, un modelo que está constituido por tres sub-modelos (el climático, el poblacional y el de manejo propiamente dicho) en el cual la vegetación solo depende de las precipitaciones, y otro modelo en el que, además de esos tres sub-modelos se incluyó el sub-modelo de dinámica de la vegetación. Se llevó a cabo un análisis de sensibilidad del modelo de manejo para analizar la importancia de los diversos parámetros sobre el comportamiento del modelo. Esto se realizó en base a un análisis de las varianzas y co-varianzas mediante el método de *Sobol*. El resultado de este análisis indico que en la mayoría de las situaciones los primeros 27 – 30 años de simulación el parámetro  $a$  (de la función de densidad-dependencia) es el dominante mientras que para +30 años de simulación la supervivencia de los adultos resultó ser dominante en la mayoría de los condiciones ensayadas.

Estos análisis y resultados sugieren que incorporar los efectos de la aleatoriedad ambiental y demográfica podría optimizar los resultados del modelo de manejo. También se pone de manifiesto la necesidad de profundizar la información sobre algunos aspectos tanto de la ecología y dinámica de los guanacos (estudios de terreno sobre tasa de reemplazo del macho relincho en el grupo familiar, el efecto de la dispersión sobre la estimación de las tasas demográficas, que permitan evaluar y cuantificar el efecto Allee, etc.) como del funcionamiento del ecosistema (por ejemplo los posibles efectos del manejo sobre la dinámica depredador–herbívoro silvestre–herbívoro doméstico), orientando así en futuras líneas de investigación.

## ABSTRACT

---

The aim of this Thesis is to develop a series of predictive models to describe the population dynamics of the guanaco to be applied to a model of sustainable management of this species. Since the predictions of these models can be affected by several factors, generally of a random nature, the following methodologies were carried out to assess and incorporate stochasticity (both demographic and environmental) in the models of population dynamics and management.

Various analyses were performed based on the information of a site of 2000 km<sup>2</sup> in the ranch Cámaron, in Tierra del Fuego (Chile), because estimations of population abundance per age groups of wild guanacos during a 35-year period were available. The following sites of Chubut Province were also considered: Río Mayo, Península de Valdés in the Department of Biedma, and two sites in Southeastern Department of F. Ameghino: Provincial Reserve Cabo Dos Bahías and three adjacent ranches (La Juanelia, La Margarita y el Salpu).

To analyze the weather variables we used data derived from the program *New\_LocCim*, developed by FAO (Food and Agriculture Organization) and from a data base of 102 years (1901–2002) CRU TS (Climatic Research Unit Time-series) 2.1 of the *Tyndall Centre*, of the University of East Anglia, United Kingdom. The objective of the statistical analysis was to find out how often the monthly values of rain and temperature deviated from their respective measurements in order to identify possible optimum as well as unfavorable conditions for guanaco populations from a climatic point of view. In regard to temperatures, the annual average temperatures as well as the winter average temperatures (June, July and August) were analyzed. An unfavorable year was defined, in terms of temperature as well as rain, as those with values 20 and 25% lower than the average of the time series available. In the case of rains the following were estimated: (i) the average interval between drought periods, (ii) the average duration of said periods, and (iii) the average intensity of rain. The parameters of two statistical distributions: gamma and normal were also estimated. With those parameters a simulation model was developed to assess the temperature and rain variability according to different distributions. The drought events in the area of ranch Cámaron are less

frequent than in SE Department Florentino Ameghino, and in Florentino Ameghino the annual average temperature variation is very small (annual VC between 3 and 6%), but the temperature variation coefficient during the coldest months (three months of winter) is higher in ranch Cámeron (34%) than in Florentino Ameghino (13%).

An analysis was carried out with the satellite Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) as an indicator of the above-ground net primary productivity (ANPP). Given that the factors limiting ANPP can be different in different regions, various regression equations available in the bibliography were tested, and a multiple regressions to predict the NDVI from 20 climatic variables were also analyzed. However, the application of these regressions in the ranches La Juanelia, La Margarita and El Salpu, produced NDVI values outside of the confidence intervals to 95% according to the database *Neo\_Climático*. It was concluded that the NDVI values estimated with regression by different weather parameters are not reliable. Therefore, we used the data of NDVI provided by Dr. Gabriela Possé (INTA, Castelar) in the four sites of interest.

For the analysis of vegetation productivity five regressions to predict the ANPP based on the rain and four methods to estimate it as from the NDVI were analyzed. From the methods based on mean annual precipitation (mm) the regression equation  $PPNA = 5.313 (R - 66.89)$ , where  $R$  is the annual average precipitation; was selected as it resulted in ANPP values more similar to the field estimations available (for example, of 560 kg DM/ha/year for Río Mayo). Using this regression equation it can be predicted an ANPP of 650, 860, 460, 980 and 1600 kgDM/ha/year for Cabo Dos Bahías, Península de Valdés, Río Mayo and the ranches of Florentino Ameghino and ranch Cámeron, respectively. The predictions of ANPP based on NDVI are much higher than those based on rains, and are apparently outside of the range of the field values, and therefore were not considered in further analyses.

Various methods were evaluated to estimate carrying capacity ( $K$ ) based on rainfall as well as on NDVI. The  $K$  of total herbivores estimated for the method of Rabinovich and colleagues in the four sites resulted in values between 15 and 30 guanacos/km<sup>2</sup> (G/km<sup>2</sup>), and around 50 G/km<sup>2</sup> in ranch Cámeron. The estimations

of carrying capacity of the Golluscio method predict lower  $K$  values (between 7 and 25 G/km<sup>2</sup>, and 23 G/km<sup>2</sup> for ranch Cámeron). The method of Coe and colleagues resulted in values excessively low (between 4 and 10 G/km<sup>2</sup>, and 20 G/km<sup>2</sup> for ranch Cámeron) compared with the field density and was dismissed.

Different methods were used to estimate the natural intrinsic growth rate ( $r_0$ ) for wild guanacos: (i) Caughley and Krebs, (ii) Henneman, (iii) Cole, and (iv) Life Tables with age calendars of survival and fertility. The value of  $r_0$  was also estimated from the stage-structured population matrix models. Other three demographic parameters were also analyzed:  $R_0$  (replacement net rate),  $\lambda$  (finite net population growth), and  $T$  (generational time). The methods of Caughley and Krebs, Henneman and Cole resulted in the higher values. (0.2 – 0.3), the exponential growth model was intermediate (0.1), while the Life table and the projection matrix resulted in the lowest values near 0.06. I considered that the guanaco's  $r_0$ , as a specie (i.e., without limitation or environmental restrictions), should be around 0.10 – 0.12.

A fit to the logistic (without age-structured) and the matrix (with age-structured) models was carried out using the population data of Cámeron ranch. The results of the fit to the logistic model showed an  $r_0=0.088$ ,  $K= 69141$  and  $\theta= 0.625$ . The matrix coefficient parameter resulted in average fecundity 0.21 (newborn♀/♀/yr), and 0.75, 0.85 and 0.94 for annual survival of newborn, juvenile and adults, respectively. The coefficient of variation of the fecundity was 34%, and 17%, 8% and 5% annual survival of newborn, juvenile and adults, respectively. The value of  $r_0$  according to these matrix coefficients was 0.06.

The effect of density-dependence and the weather was analyzed through different methods: (i) multiple univariate regressions between  $\lambda$  vs population size of guanacos, population size of sheep, precipitation and temperature (with and without lags), which detected a density-dependence effect over the growth rate  $\lambda$ ; (ii) the density-dependence method of Dennis and Taper with frequentist approach, which showed an effect of population size but not of the weather on the population growth rate; and (iii) the density-dependence method of Dennis and Taper with Bayesian approach which resulted in a statistical significant effect of

the guanaco population size, winter temperature and sheep population size over population growth rate.

A multiple multivariate regression analysis (MMRA) was carried out using as dependent variables the four matrix coefficients of the matrix model, and as independent variable the population size of guanacos, population size of sheep, precipitation and temperature (with and without lags). The results showed a significant effect of density-dependence on adult survivals and the annual precipitation on fecundity. The density-dependence effect and the weather were used in the matrix model by multiplying them to the adult survival and fecundity coefficients, respectively.

In order to analyze the vegetation-herbivore dynamic we developed a model that shows the effect of the herbivore density and precipitation on vegetation productivity. This model was developed as from a series of 54 stage and transition matrices, which show the transition probabilities from one stage of the vegetation to another stage, based on different ranges of herbivore density and precipitation. When assembling this model with the guanaco dynamic population model, an integrated dynamic system of the wildlife species and the vegetation was completed.

An adaptive management model was considered in this Thesis, based on the strategy “fixed scapement”, that consists of establishing a threshold of harvest so that if the population size in the field exceeds this threshold, the harvest is the different between the population size before harvest and the threshold population size (DU). There are several criteria to determine the DU, and I evaluated the following two: (i) DU as the population density at which the population growth rate is maximum, and (ii) DU as the density at which the annual average harvested is maximum. The results of the DU analysis suggested that with the maximum growth rate criterion the DU with constant rain are smaller than with variable rain. Using the criterion of net and accumulated economic benefit maximization, the optimum DU values are very sensitive to the discount rates: for discount rates higher than 0.05 the DU is always the lowest possible. The harvest variability analysis shows that the average annual harvest of guanacos with low DU is accompanied by a lower variability; but as DU increase the average annual harvest

also increases, for DU even higher the average harvest of guanaco decreases and the variability increases.

Two management models were developed, one made up of three sub-model (climatic, population, and the management itself) in which the vegetation only depends on the precipitation, and the other, in which the vegetation dynamic sub-model was also incorporated. A sensitivity analysis was carried out to evaluate the relative importance that different parameters have on the behavior of the model. This was performed based on a variance and co-variance analysis by the *Sobol* method. The results of this analysis show that in most cases in the first 27 – 30 years of simulation, the parameter  $a$  (of density-dependence function) was the dominant one, whereas for +30 years of simulation the adult survival was the dominant parameter in most of the conditions evaluated.

These results and analysis suggest that adding the effects of environmental and demographic stochasticity may optimize the results of the management model. Also, it becomes evident the need to go into detail about the information over some aspects of the ecology and dynamics of the guanaco (field studies on the replacement rate of alpha males, the effect of dispersion over the estimation of the demographic rates allowing the assessment and evaluation of Allee effect, etc), as well as the functioning of the ecosystem (for instance, the possible management effects over predator-wild herbivore-livestock), showing in this way possible lines of investigation.

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS DE LA TESIS

---



Foto: Leticia Forte

## 1. Introducción general

---

El estudio de la dinámica poblacional de las especies en peligro, vulnerables, raras o endémicas es de importancia para la toma de decisiones sobre su conservación, pero también lo es para las especies que se encuentran en abundancia numérica, ya sea por su utilidad económica (real o potencial) o por ser especies plaga; en ambos casos hacen falta investigaciones que relacionen la dinámica de las poblaciones para su manejo sustentable o para su control (Grigg y Pople, 2001; Moloney, 2010; Naevdal *et al.*, 2012).

La información de campo de datos como comportamiento, organización social, supervivencia, reproducción, disponibilidad de recursos nutricionales y efectos de las variables climáticas, cumple un papel importante en nuestro conocimiento sobre las especies de interés para el hombre. Proveen no solo de observaciones para comprender los procesos ecológicos que determinan su abundancia y distribución, sino que además permiten tener la información crítica al momento de determinar su conservación o aprovechamiento. Así considerados, los datos de campo, constituyen la base sobre la cual se pueden delinear planes de manejo (Pascual y Hilborn, 1995).

Sin embargo, ese cúmulo de información es difícil de integrar de manera efectiva para poder tomar decisiones. Es frecuente que no sea posible establecer la importancia que tienen las diferentes variables (tanto biológicas como ecológicas y climáticas) en determinar los cambios poblacionales. Por ejemplo, es importante poder determinar cuál de las variables climáticas eventualmente influyen en las reducciones o aumentos poblacionales, e incluso es aún de mayor importancia tratar de establecer si existe una correlación entre ellas, que sería el caso de una interacción entre precipitación y temperatura, que en regiones frías se manifiesta como temporadas de nieve (Walters, 1986). También, desde el punto de vista ecológico es importante conocer los procesos de regulación poblacional y determinar si el proceso dominante es un efecto de denso-dependencia, depredación, etc. Más aún cuando tanto las variables ambientales (por ejemplo, el clima, el paisaje, la actividad humana) como las biológico-ecológicas

(comportamiento, depredación, efectos de densidad) interaccionan entre sí (Zeng *et al.*, 1998; Dennis *et al.*, 2006).

Entre los grandes mamíferos más representativos de América del Sur se encuentra el grupo de Camélidos Sudamericanos, representado por cuatro especies, dos de ellas silvestres: el guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*), y las otras dos domésticas: la llama (*L. glama*) y la alpaca (*L. pacos*) (Raedeke, 1978). En la actualidad, debido principalmente a su cacería con poco o ningún control (Baldi *et al.*, 2010), y el uso de su hábitat para la cría de ganado ovino, los guanacos ocupan sólo el 40% de su territorio original, distribuyéndose aproximadamente un 90% en Argentina, un 9% en Chile y el 1% restante entre Perú, Bolivia y Paraguay (Cunazza *et al.*, 1995; Franklin *et al.*, 1997; Baldi *et al.*, 2016). Las bajas densidades actuales que se dan en ciertos lugares se ponen en evidencia con los resultados del “Primer censo nacional de camélidos silvestres” realizados en el noroeste de Argentina por la Dirección de Fauna Silvestre (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, 2008).

Las poblaciones de guanacos representaron un recurso fundamental para la supervivencia de diversos grupos de indígenas durante el período precolombino, constituyendo una fuente irremplazable de carne, piel, lana y cuero (Raedeke, 1978). Desde la conquista y colonización de América, este aprovechamiento fue progresivamente reemplazado por otros sistemas de producción como la ganadería ovina, no siempre la actividad óptima para ecosistemas áridos (Baldi *et al.*, 2004). Prueba de ello son los graves procesos de desertificación que hacen peligrar la rentabilidad de la ganadería ovina (Veron, 1999; Gobierno de la República Argentina, 2007). Durante el último par de décadas el guanaco fue visto solo como fuente de pieles de las crías (chulengos), como pieza de caza mayor o como competidor indeseable del ganado (Cunazza *et al.*, 1995).

En la actualidad los guanacos representan un recurso natural renovable muy particular, ya que sus poblaciones silvestres cumplen ciertos requisitos que se dan con poca frecuencia en otros recursos vivos: son un recurso de valor económico que permite su aprovechamiento (tanto comercial como turístico) y al mismo tiempo es percibido como un problema (tipo plaga) por la mayoría los productores

ovinos. Existe una fuerte presión por parte del sector ganadero de la Patagonia para reducir las poblaciones silvestres de guanacos, lo cual puede lograrse mediante extracciones periódicas, pero las mismas deben hacerse en base a reglas fundamentadas y sostenibles, basadas en la productividad de las poblaciones (Baldi *et al.*, 2010) y la capacidad de esta especie en el ambiente Patagónico para reemplazar las poblaciones extraídas.

Mediante un manejo adecuado es factible convertir las poblaciones silvestres de guanacos en un recurso de valor (comercial, turístico, etc.), siguiendo un esquema de uso sustentable. Por otro lado, el aprovechamiento de las poblaciones silvestres de guanacos constituyen una alternativa productiva especialmente válida para ambientes relativamente pobres como la Patagonia extra-andina por su carácter semi-desértico, en particular porque implica un bajo riesgo de impacto ambiental, y al mismo tiempo asegura la conservación de una especie autóctona (Cunazza *et al.*, 1995).

Los modelos matemáticos de dinámica poblacional, se han convertido en herramientas de gran utilidad y de variadas aplicaciones, y no pueden dejarse de lado en el desarrollo de planes de conservación o de manejo sustentable de recursos silvestres, ya que posibilitan la optimización de dicho propósito (Pascual *et al.*, 1997).

El eje central de esta Tesis es recurrir a los modelos matemáticos poblacionales para tratar de comprender los procesos biológicos-ecológicos más importantes que inciden en la dinámica poblacional, para luego aplicarlos al manejo óptimo de las poblaciones de guanacos. Los modelos matemáticos aplicados al análisis de los recursos naturales se han desarrollado de manera sumamente elaborada y sofisticada en los últimos 20 años (Walters, 1997; Williams *et al.*, 2001; Skalski *et al.*, 2005). Dichos modelos tienen una muy variada aplicación, desde el desarrollo de planes de conservación (Varley *et al.*, 2006; Thorn *et al.*, 2009; Rodríguez, 2009; Johnson *et al.*, 2010; Chisholm y Taylor, 2010) o de manejo sustentable de recursos silvestres, de dinámica poblacional y de optimización del su manejo (Conner *et al.*, 2008; Newman *et al.*, 2009; Wiederholt *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2010; Moloney *et al.*, 2010; Corti *et al.*, 2010) hasta los análisis evolutivos (Anderson y Raza, 2010;

Uller, 2006), estrategias adaptativas (De Roos *et al.*, 2009; Bettridge *et al.*, 2010), optimización energética (Sandell, 1989; Cornick *et al.*, 2006), comportamiento frente a depredadores (Williams *et al.*, 2004; Tyson *et al.*, 2010; Ward, 2010). Es decir, son una herramienta que permite estudiar, analizar y predecir de forma cuantitativa los efectos de las variables biológicas, ecológicas y/o de manejo sobre una población a lo largo del tiempo (Williams *et al.*, 2001; Skalski *et al.* 2005).

Existe una variedad de publicaciones que utilizaron modelos matemáticos para la dinámica poblacional y el manejo de poblaciones de varias especies de camélidos. Por ejemplo:

I. Uso del modelo logístico:

- a. Norton y Torres (1980) analizaron la situación de la vicuña en Perú, y tras haber estimado la capacidad de carga y los parámetros de crecimiento poblacional aplicaron un modelo logístico para calcular el rendimiento máximo sostenido.
- b. Rodríguez *et al.* (1983), usaron estos modelos aplicados a las poblaciones de vicuñas de la Provincia Parinacota (Región I, Chile).
- c. Rabinovich *et al.* (1991) estimaron la capacidad de carga y la tasa de crecimiento poblacional de las poblaciones de vicuñas de la Reserva Provincial de Laguna Blanca, Provincia de Catamarca (Argentina), y consideraron la competencia con el ganado doméstico, y desarrollaron un modelo matemático de extracción basado en el modelo logístico.

II. Uso del modelos matriciales de edades:

- a. Garrido (1985) analizó las cosechas de guanacos de la Provincia del Chubut, Argentina;
- b. Cattán y Glade (1989) usando una matriz de Leslie, desarrolló un modelo de manejo para cosechas de poblaciones de vicuñas silvestres en Chile.

III. Uso de modelos matriciales de clases edades:

- a. Rabinovich *et al.* (1985) desarrollaron un modelo de simulación de vicuñas en base a clases de edades, diferenciado por sexos, e incluyendo el comportamiento de los harenes, y estimaron la extracción óptima en poblaciones de Pampa Galeras (Perú) en base a la regla de umbrales de escape;

dichos autores validaron el modelo con datos de la Reserva Nacional San Guillermo, Provincia de San Juan, Argentina.

- b. Franklin y Fritz (1991) estudiaron los posibles niveles de cosecha de una población de guanacos en Chile en base a un modelo poblacional de matrices de proyección por clases de edades.

#### IV. Uso de otros modelos:

- a. Rabinovich (1995) llevó a cabo una comparación de los modelos logísticos, de Ricker, de Chapman, y de matrices de Leslie de 10 y de 2 clases de edad para poblaciones de guanacos en la Patagonia argentina, utilizándolos de manera comparativa para evaluar sus efectos sobre las decisiones de manejo.
- b. Skewes (2011) en un estudio de poblaciones de guanacos de Tierra del Fuego, Chile, utilizó los modelos exponencial, logístico y de matrices de Leslie, en base a datos de 23 años de censos para evaluar los efectos de extracciones.

En esta Tesis se propone avanzar, más allá de los modelos existentes para camélidos, en las siguientes líneas:

(a) incorporar en los modelos poblacionales matriciales ambos sexos (lo usual es usar modelos matriciales basados en poblaciones de solo hembras);

(b) como consecuencia del punto anterior, reflejar en el comportamiento de los modelos poblacionales matriciales de guanacos la dinámica de los harenes (no existen en la bibliografía de modelado poblacional modelos con estructura poligínica);

(c) incorporar en los modelos de dinámica poblacional de los guanacos factores estocásticos (variables climáticas impredecibles y la variabilidad biológica) para evaluar sus efectos sobre los parámetros demográficas,

(d) incorporar en los modelos de manejo la dinámica vegetación-herbívoro, tal que se contemple el efecto del manejo sobre la vegetación.

## 2. Objetivos de la tesis

---

### 2.1. Objetivo general

---

El objetivo general de esta Tesis es desarrollar modelos matemáticos de simulación para optimizar el manejo sustentable de poblaciones silvestres de guanacos (*L. guanicoe*) en ambientes Patagónicos. Las predicciones de estos modelos suelen estar afectadas por una serie de factores, generalmente de naturaleza aleatoria (demográfica y ambiental). Por ello en la presente Tesis se ha planteado la siguiente **hipótesis** nula: los factores estocásticos (como las variables climáticas impredecibles y la variabilidad biológica) que afectan la supervivencia y la reproducción, no inciden en los resultados de la aplicación de un modelo de dinámica de poblaciones a un modelo de manejo.

Para poner a prueba dicha hipótesis se realizarán una serie de ensayos/estudios que se describen en los siguientes objetivos específicos.

### 2.2. Objetivos específicos

---

- I. Desarrollar un modelo de dinámica poblacional de las poblaciones silvestres de guanacos, en base a matrices poblacionales por clases de edades, incluyendo algunos de sus aspectos etológicos y sociales, particularmente aquellos relacionados a la composición de la población silvestre en tropillas de diferente tipo, en especial la de las tropillas familiares.
- II. Estimar los parámetros demográficos fundamentales (supervivencia y fecundidad) a ser aplicados en los modelos de dinámica poblacional y de manejo de guanacos, bajo las condiciones ambientales de la Patagonia de Argentina y Chile.
- III. Identificar las principales variables ambientales y su grado de influencia en la dinámica poblacional de las poblaciones de guanacos en las zonas de estudio, particularmente mediante el análisis de la productividad vegetal y la capacidad de carga disponible para los guanacos.
- IV. Incorporar en los objetivos anteriores la presencia del ganado ovino y, a través de un análisis de la equivalencia guanaco-oveja, evaluar su incidencia en planes de manejo analizados.

- V. Identificar, mediante un análisis de sensibilidad de los modelos desarrollados, cuáles son las variables y parámetros de mayor importancia en determinar los resultados del manejo y la sustentabilidad de las poblaciones de guanacos y asociarlos a las fuentes de variabilidad estocástica.

Si bien en un principio se evaluó incorporar de manera explícita el furtivismo en el modelo de manejo, estos análisis no pudieron ser completados, ya que por su propia naturaleza ilegal fue imposible obtener los datos de campo necesarios. Así mismo, el efecto Allee solo se abordó de manera conceptual y no se incorpora en esta Tesis ya que no resultaron en avances o aportes de significancia.

El propósito de incorporar al modelo de manejo el aprovechamiento de la lana de guanaco mediante la esquila en silvestría, también fue descartado en base a los resultados preliminares de los modelos de manejo. Se observó que una regla de manejo basada en un criterio de tipo economicista (maximizar ganancia monetarias) debía ser descartado porque en las condiciones inflacionaria de Argentina implicaba la desaparición de las poblaciones silvestres de guanacos; dado que el manejo de esquila en silvestría no tiene efectos sobre la supervivencia de los individuos esquilados (Rey *et al.*, 2012) y su aporte monetario sería sólo un factor constante, no se justificaba incorporar la actividad de esquila en silvestría. La ausencia de este componente en el desarrollo del modelo de manejo se encuentra justificada más detalladamente en el Capítulo 7.

## CAPÍTULO 2

### DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE Y DEL ÁREA DE ESTUDIO

---



Foto: Juan Tellarini

## 1. Descripción de la especie

---

### 1.1. Ubicación taxonómica

---

La siguiente es la clasificación sistemática del guanaco:

Clase: Mammalia

Subclase: Theria

Infraclase: Eutheria

Orden: Cetartiodactyla

Suborden: Tilopoda

Familia: Camelidae

Género: *Lama*

Especie: *Lama guanicoe*

En América del Sur podemos encontrar dos especies de camélidos silvestres, el guanaco y la vicuña (*Vicugna vicugna*); y dos domésticos, la llama (*Lama glama*) y la alpaca (*L. pacos*). Algunos autores sugieren que la llama y probablemente la alpaca derivan del guanaco (Franklin, 1983), mientras que otros proponen al guanaco como antecesor de la llama y a la vicuña de la alpaca (Kadwell *et al.*, 2001). Así mismo, existe controversia sobre la monofilia o polifilia de la especie guanaco (Baldi *et al.*, 2016). Se han sugerido cuatro subespecies de guanacos (*L. g. cacsilensis*, Lönnberg, 1913; *L. g. voglii*, Krumbiegel, 1944; *L. g. huanacus*, Molina, 1782; y *L. g. guanicoe*, Müller, 1776), sobre la base de diferencias en las mediciones del cráneo, coloración del pelaje y el tamaño del cuerpo (Nowak, 1991; Torres, 1992; González *et al.*, 2006). Recientemente, algunos autores (Kadwell *et al.*, 2001) en base a la evidencia molecular consideran que no hay variación entre las subespecies propuestas y por tanto “guanaco” es un grupo monofilético. Sin embargo, los estudios genéticos recientes reconocen dos subespecies, *L. g. guanicoe* al Sur, en la Patagonia y Tierra del Fuego de Chile y Argentina (Marín *et*

*al.*, 2008; 2009) y *L. g. cacsilensis* al norte (González *et al.*, 2006), en los altos Andes de Bolivia, noreste de Chile y Perú (Torres, 1992).

Existen varios nombres vernáculos para la especie, dependiendo de la tribu indígena con la que convivían: luan, en Araucano; pichua, en Puelche; nau, en Patagón; amere, en Yamán; y jooohn, en Onas. Actualmente “guanaco” (de origen quechua) es el nombre más aceptado, y chulengo para identificar las crías (Raedeke, 1978).

---

## 1.2. Ecología y biología

---

El guanaco es el ungulado silvestre más ampliamente distribuido en Sudamérica y presenta un comportamiento alimenticio altamente flexible, que se refleja en la alternancia entre pastoreo y ramoneo, así como en la por su organización social (Wheeler, 1991; Puig *et al.*, 1996; Gonzales *et al.*, 2006; Barberena *et al.*, 2009). Se lo encuentra en estepas herbáceas, estepas arbustivas e incluso en zonas boscosas (Raedeke, 1979) y sus poblaciones pueden ser sedentarias o presentar movimientos migratorios (Raedeke, 1979; Franklin, 1983).

El guanaco es el camélido Sudamericano de mayor tamaño, con un peso promedio de aproximadamente 100 – 120 kg en los adultos de ambos sexos (Gonzalez *et al.*, 2006), mientras que el de las crías al nacer es de alrededor de 10 – 12 kg (alcanzando el 95% del peso adulto a los 3 años aprox., Raedeke, 1978). Esta especie no presenta dimorfismo sexual (Franklin, 1983), y la determinación de sexo suele realizarse en base a características de la cintura pelviana (diferencias en la cara sinficial, presencia de tuberosidad suspensora del isquion en machos) y la dentición, en especial el “índice canino” (en machos el ancho de los caninos suele ser igual a la altura, mientras que en las hembras el ancho rara vez llega a la mitad, Raedeke, 1978). Al igual que en muchos ungulados, el cambio y desgaste de la dentadura suele usarse como método confiable para determinar la edad de un individuo.

Al igual que otros camélidos, el guanaco camina sobre unas plantillas llamadas almohadilla digital en lugar de pezuñas (Wheeler, 1991); estas plantillas son

móviles y ayudan a dar agarre en terrenos rocosos y grava (Nowak, 1991; MacDonald, 2006).

La organización social del guanaco para la reproducción es a través de un sistema que se denomina poliginia por defensa de recursos (Raedeke, 1979; Franklin, 1983). En este tipo de organización reproductiva existen grupos familiares que están compuestos por un macho adulto (macho “alfa” o macho dominante, conocido comúnmente como “relincho”) que defiende un territorio en el que se alimentan una o más hembras con sus crías del año. En las poblaciones sedentarias, las unidades básicas de la organización social son: los grupos familiares, los grupos de solteros y los machos solitarios, mientras que en las poblaciones migratorias también se pueden observar grupos mixtos (Franklin, 1983; Ortega y Franklin, 1995). Los grupos de solteros están compuestos principalmente por machos adultos y juveniles, y ocasionalmente hembras, y los grupos mixtos están compuestos por todas las categorías poblacionales (Puig, 1995).

El depredador natural del guanaco es el puma (*Puma concolor*) (Wilson, 1984; Bank *et al.*, 2002), aunque recientemente se han registrado ataques de zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*) a individuos juveniles (Novaro *et al.*, 2009).

La hembra da a luz a una sola cría cada año, en primavera, después de una gestación de 11,5 meses, y está lista para aparearse de nuevo dentro de dos semanas de dar a luz (Franklin, 1982). El recién nacido es capaz de caminar y seguir la hembra casi inmediatamente después del nacimiento, y permanece con el grupo hasta alrededor de 13 a 15 meses de edad, cuando por lo general es forzado a salir por el macho adulto (Franklin, 1983). La madurez sexual se alcanza a los 12 a 24 meses y en cautividad pueden vivir hasta 28 años (Nowak, 1991). Después de abandonar el grupo familiar, jóvenes guanacos machos pasan tres o cuatro años en grupos de solteros, hasta alcanzar la “habilidad” o estar en condiciones de desafiar a los machos territoriales por el control del territorio y del grupo de hembras (Nowak, 1991).

### *Alimentación*

Entre los herbívoros de gran porte, el guanaco es la especie dominante en la estepa patagónica desde finales del Pleistoceno (Markgraf, 1985; Marín *et al.*, 2008; Borrero, 2014) por lo que ha co-evolucionado con la vegetación de la región (Puig *et al.*, 1997). 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; menor que la de los verdaderos rumiantes (San Martín y Bryant, 1989). El guanaco es un herbívoro generalista de selectividad intermedia (Nugent *et al.*, 2006), y su dieta incluye pastos y especies leñosas (Puig *et al.*, 1996; 2001; Baldi *et al.*, 2004).

### *Distribución y hábitat*

El guanaco es la especie de camélidos sudamericanos que tiene el mayor rango de distribución geográfica, lo que responde a su flexibilidad social y de comportamiento alimenticio (Franklin, 1983) que le permiten habitar una amplia gama de ambientes: existen como poblaciones sedentarias o migratorias, y ocupan hábitats áridos y semiáridos, incluyendo los pastizales del desierto, sabanas, matorral y hasta bosques; se los puede encontrar en elevaciones desde el nivel del mar a más de 4500 metros de altura (Raedeke, 1978; 1979; Franklin, 1982; Franklin y Fritz, 1991).

Actualmente el guanaco tiene una amplia pero fragmentada distribución en América del Sur, desde la faja cordillerana al norte de Perú, Bolivia, Paraguay y Argentina, atravesando la Patagonia argentina hasta la costa Atlántica, y llegando hasta la Isla Navarino (al sur de Chile) y Tierra del Fuego (sur de Chile y Argentina); también se pueden encontrar poblaciones silvestres en las Islas Malvinas (Baldi *et al.*, 2016) (Figura 1).



Figura 1. Área de distribución del guanaco (fuente Baldi *et al.*, 2016).

A pesar de que su distribución geográfica cubre la mayor parte de la Patagonia, las poblaciones de guanacos parecen ser menos abundantes hacia el norte de la región Patagónica (Chubut, Río Negro, Neuquén y provincias de Mendoza del sur) que en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego. En el centro y norte de Argentina la distribución del guanaco se evidencia muy fragmentada, y se limita a la mitad occidental del país, a lo largo de la pre-cordillera y cordillera de los Andes, hasta la frontera con Bolivia (Baldi *et al.*, 2016).

En Chile, las mayores poblaciones de guanacos se concentran en las regiones de Magallanes y Aysén, en el sur (con los números más altos de la isla de Tierra del Fuego), y la región de Tarapacá, en el norte. Se encuentran poblaciones relictas de guanaco en Bolivia, Paraguay, Perú (IUCN/SSC South American Camelid Specialist Group).

---

### 1.3. Estado de conservación

---

Aunque el guanaco todavía está distribuido de manera amplia, ahora ocupa casi el 30% de su área de su distribución original (calculado por Ceballos y Ehrlich 2002, citado en Baldi *et al.*, 2016), y ésta distribución se ha vuelto fragmentada en

poblaciones más pequeñas y relativamente aisladas, lo que aumenta el riesgo de extinciones locales en algunas áreas (Baldi *et al.*, 2016).

Las principales amenazas para el guanaco incluyen la degradación y fragmentación del hábitat debido a las industrias extractivas y al sobrepastoreo, la competencia con los herbívoros introducidos, así como también la caza furtiva que afecta tanto a las poblaciones pequeñas y de baja densidad (Baldi *et al.*, 2001; Wildlife Conservation Society, 2012, <https://www.wcs.org/about-us/literature/annual-reports>) como a las poblaciones numéricamente recuperadas (Lambertucci y Speziale, 2011). Los criadores de ovinos a menudo matan el guanaco, viéndolo como un competidor con las ovejas y una posible fuente de transmisión de enfermedades (Torres, 1992), aunque se ha sugerido que las enfermedades del ganado doméstico son una amenaza para el guanaco en lugar de a la inversa (Kareesh *et al.*, 1998; Beldomenico *et al.*, 2003).

El aumento de la presión de los ganaderos dedicados a la cría ovina de la Patagonia puede resultar en una amenaza para las poblaciones de guanacos cuando éstos existen en alta densidad. La esquila en vivo y posterior liberación de guanacos silvestres podría contribuir a su conservación sólo si los efectos de esta actividad se evalúan correctamente y sigue un plan de gestión (Lichtenstein, 2010; Carmanchahi *et al.*, 2015).

A pesar de que el guanaco es una especie catalogada por la IUCN como de Preocupación menor (*Least Concern*, Baldi *et al.*, 2016) por ser relativamente numerosa y estar ampliamente distribuida, y que además se encuentra en una variedad de áreas protegidas, se cree que el guanaco depende de medidas de conservación efectivas para su supervivencia a largo plazo (Torres, 1992).

El guanaco está incluido en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies en Peligro (CITES), lo que significa que el comercio internacional de guanaco y sus productos deben ser cuidadosamente regulado (CITES, 2009, <http://www.cites.org/>). Aunque protegidos por varias leyes sobre gran parte de su área de distribución, la caza y el comercio ilegal todavía persisten, y la falta de fondos suficientes, dificultades para hacer cumplir la legislación, y pocos incentivos para que la gente local participe en la conservación del guanaco a

menudo hacen una protección efectiva difícil para esta especie (Torres, 1992; Baldi *et al.*, 2016).

Las prioridades de conservación para el guanaco incluyen adecuada protección del hábitat y la gestión, la regulación de las cuotas de caza y un mejor control de la caza furtiva (Torres, 1992; Baldi *et al.*, 2016). Adicionalmente el uso sustentable de las poblaciones de guanacos silvestres puede proporcionar una alternativa a las prácticas agrícolas tradicionales en algunas zonas altamente desertificadas, contribuyendo a reducir el riesgo de exceso de pastoreo, y al desarrollo rural (Torres, 1992). Tales programas de un uso sustentable de guanacos a menudo toman la forma de iniciativas de esquila en silvestría, por las cuales luego de la captura y su posterior esquila los individuos son liberados. Sin embargo, aunque el proceso en sí mismo no puede causar una alta mortalidad, los efectos a largo plazo sobre las poblaciones de guanacos son aún desconocidos (Montes *et al.* 2006; Baldi *et al.*, 2016).

Situación en Argentina: La población global de guanacos ha sido clasificada como de “Preocupación menor” (LC) de acuerdo con los criterios de lista roja de IUCN, dado que en Argentina habita aproximadamente el 88% de la población global de guanacos y que su tendencia se ha reportado como estable, su riesgo de extinción relativo es bajo, ameritando en el Libro Rojo de Argentina la categoría de LC (Ojeda *et al.*, 2012)

Existe un Plan Nacional de Manejo del Guanaco, que ha sido refrendado por las provincias Argentinas con las mayores densidades de guanacos. Este plan fue coordinado por la Dirección de Fauna Silvestre del Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sustentable de Argentina, con la participación de diversas instituciones locales y provinciales, y focalizado principal hacia la Patagonia. La ley federal de protección de la fauna (Ley Nacional de Conservación de la Fauna) y varias leyes provinciales proporcionan una base legal para la protección y el uso del guanaco. En la Patagonia, las actividades de conservación del guanaco incluyen el uso sustentable de las poblaciones silvestres, la regulación de los cupos de caza, y el cierre de algunas vías de acceso y rutas de petróleo. Las áreas protegidas en la estepa patagónica abarcarían alrededor del 10% de los guanacos existentes si son

eficaces, pero la mayoría de las áreas protegidas son más bien nominales, ya que contienen ganado, no hay guardias y la caza furtiva es común. El porcentaje del área bajo una protección eficaz en la estepa patagónica se estimó en menos de 1% (Walker *et al.*, 2004).

Situación en Chile: de acuerdo a la Secretaría Técnica de Reglamento de Clasificación de Especies Silvestres, la categoría de conservación del guanaco es "Vulnerable" (VU) desde la región de Arica y Parinacota hasta la región de Los Lagos en base a una disminución observada e inferida de 10% de los individuos y a que se estima que ninguna subpoblación contiene más de 1000 individuos maduros. Desde la región de Aysén a la Región de Magallanes su categoría es LC.

El guanaco es una especie protegida por la Ley de Caza, Criaderos y Uso *in situ* (Ley de caza, cría y uso *in situ*). Sin embargo, el personal de aplicación de la ley es insuficiente. Sólo el 4% de los hábitats de guanaco tiene una protección eficaz (8354 km<sup>2</sup>, en ocho parques nacionales y cuatro reservas). Además, hay áreas fiscales y privadas en los que se prohíbe la caza, ya sea con poblaciones relictas (7750 Km<sup>2</sup>), o para proteger la especie (1212 Km<sup>2</sup>). No existe un plan de gestión a nivel nacional (Baldi *et al.*, 2016).

Situación en Perú: La legislación ratifica la clasificación del guanaco en el Perú como "en peligro" a partir de 2004. La gestión activa de las poblaciones se lleva a cabo por CONACS (Consejo Nacional de Camélidos Sudamericanos), y las comunidades locales.

Situación en Bolivia y Paraguay: Un equipo de la Wildlife Conservation Society (WCS) está trabajando con el gobierno, y las autoridades y población locales para fortalecer la gestión de las áreas protegidas. El gobierno ha emitido un comunicado a las oficinas policiales en la región en relación con la protección de guanaco. El principal objetivo de conservación se ha logrado gracias a la presencia permanente de para-biólogos indígenas capacitados en el campo restante de la especie (Cuéllar, datos no publicados, fuente Baldi *et al.*, 2016).

## 2. Descripción de las áreas de estudio

---

En el transcurso de esta Tesis se llevaron a cabo diversos análisis en base a datos disponibles (poblaciones de guanacos, ovejas y/o ambientales) de diferentes lugares: una estancia ubicada en Isla Grande de Tierra del Fuego, Chile (Estancia Cámeron), y diferentes sitios de la provincia del Chubut: Río Mayo en el SO de la provincia; la Península de Valdés en el Departamento Biedma al NE de la provincia; la reserva faunística Cabo Dos Bahías en el Departamento Florentino Ameghino; y tres estancias (La Juanelia, La Margarita y El Salpu) ubicadas también en el Departamento de Florentino Ameghino. Estos sitios se seleccionaron debido al aporte que podrán representar en los análisis la información o características de los datos que se contaban para esos lugares. A continuación se brinda una descripción de las diferentes áreas de estudio.

---

### 2.1. Estancia Cámeron (Tierra del Fuego, Chile)

---

Para los análisis se utilizó una serie de 36 años (1977 – 2012) de muestreos de campo de una población de guanaco silvestre de la estancia Cámeron (Tierra del Fuego, Chile, 53,9°S 69,3°O) ubicada en la región Sur de la Isla Tierra del Fuego. La estancia tiene un área de 2000 km<sup>2</sup>, y su rango altitudinal es de 0 – 300 msnm. Se encuentra en el límite de la estepa con los bosques deciduos, siendo en su porción norte dominante la estepa con manchas de bosques, y la parte sur un bosque continuo de lenga (*Nothofagus pumilio*). El ñire (*N. antartica*) se presenta como la vegetación de transición (Raedeke, 1978).

La parte de la estepa de la estancia Cámeron corresponde a la provincia de la Estepa Patagónica, y sus especies vegetales más comunes son *Festuca gracillina* y *F. pallencens*, *M. spinosum* (típicas de la parte norte de esta zona) donde aparece mezclado con especies de *Stipa*. A estos pastos se los conoce como “coirones” (Zubillaga *et al.*, 2014b). En las áreas más húmedas, especialmente en las vegas, se encuentran pastos como *Poa* y *Deschampia antartica*. Existen también grandes áreas de matorrales, especialmente en las partes provistas de agua, donde los arbustos más comunes son: romerillo (*Chiliotrichium diffusum*) y calafate (*Berberis buxifolia*), que presentan una altura de 1 a 1,5 m, aunque en los últimos años se

han eliminado con el fin de obtener un aumento en la producción de pastos para el ganado. En algunos sectores de la estepa se encuentran grandes áreas de tierra ácida y pobremente drenadas, cuya vegetación se compone casi totalmente de murtilla (*Empetrum rubrum*), que es muy poco apetecida por los herbívoros. Durante los meses de primavera, desde noviembre a principios de enero, en las estepas aparecen gran cantidad de plantas herbáceas (Raedeke, 1978).

En el zona en la que predominan los bosque deciduos, los árboles dominantes pertenecen a dos especies: la lenga y el ñire, que se encuentran formando bosques puros, aunque a veces estas dos especies están asociadas. El bosque de lenga es el que está mejor desarrollado, en tanto que el bosque de ñire es una zona de transicional entre la estepa y el bosque deciduo. Esta zona boscosa limita al este y al norte con la estepa, con el bosque perennifolio al oeste y sur, y con un ambiente tipo tundra a elevaciones superiores (Raedeke, 1978). Estos bosques son relativamente áridos, muy abiertos, su vegetación muy limitada, no existiendo helechos epífitos, salvo uno terrestre (*Blechnum penna-marina*). Los principales arbustos son: michay (*Berberis magellanicus*), calafate (*B. buxifolia*), parrilla (*Ribes magellanicum*) y chaura (*Pernettya mucronata*), que se encuentran en los lugares más húmedos del bosque. Las plantas herbáceas que forman el piso de los bosques están poco desarrolladas, siendo las más comunes el *Ranunculus*, *Geum magellanicum*, *Acaena ovalifolia* y el helecho *B. penna-marina* (Raedeke, 1978).

La Figura 2 muestra la distribución de los diferentes tipos de vegetación en el área de estudio. En esta región existe un predominio de llanuras y planicies con lomadas de pendientes suaves. La hidrografía del sector está representada por el Lago Lynch y parte del Lago Blanco, además del Río Grande y otros de menor caudal, y abundancia de arroyos y valles, con presencia de turberas en las partes bajas (Raedeke, 1978).

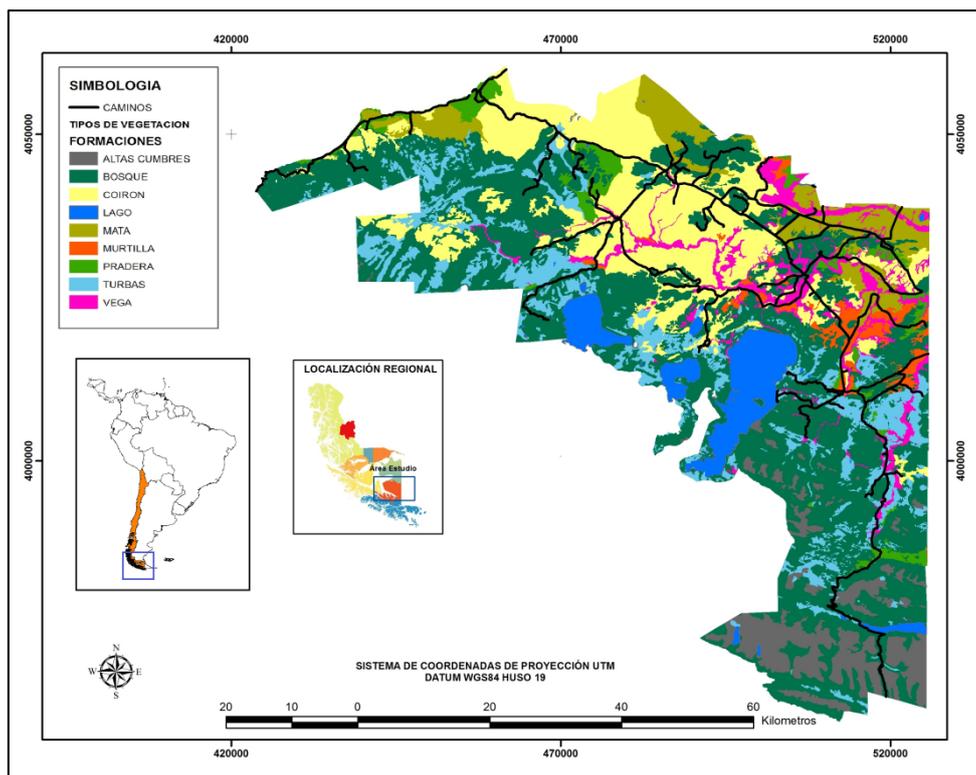


Figura 2. Ubicación de la estancia Cámara, Tierra del Fuego (Chile) y distribución de los tipos de vegetación (fuente Zubillaga *et al.*, 2014b).

En Isla Grande de Tierra del Fuego los guanacos no son atacados por los pumas (*Puma concolor*) como sucede en el continente (Bank *et al.*, 2002), en donde también se han registrado ataques de zorros (*Lycalopex culpaeus*) a las crías de guanacos (Novaro *et al.*, 2009).

En la zona de estepa patagónica, desde el este de los Andes hasta la costa, el clima se caracteriza por una precipitación media anual de 200 – 400 mm, mientras que en las áreas boscosas la precipitación promedio fluctúa alrededor de 400 – 600 mm por año. El NDVI (Índice de Vegetación Diferencial Normalizado) promedio anual, que es un valor adimensional en el rango 0 – 1, y usado como un indicador de productividad primaria, es alrededor de 0,56, pero altamente estacional (entre 0,6 – 0,7 en el período estival de diciembre-abril y alrededor de 0,4 – 0,5 en el período invernal de junio-agosto).

## 2.2. Áreas de la Provincia del Chubut (Argentina)

También se realizaron estudios para diferentes sitios de la provincia del Chubut: Río Mayo en el SO de la provincia (45,7°S 70,3°O); Península Valdés en el

Departamento Biedma al NE de la provincia (42,5°S 63,9°O); Reserva faunística Cabo Dos Bahías (44,9°S 65,5°O) en el Departamento Florentino Ameghino, y en tres estancias (La Juanelia, La Margarita y El Salpu, aproximadamente 44,3°S 65,8°O) ubicadas también en el citado Departamento.

La Península Valdés es una meseta a unos 60 – 80 msnm, con tierras bajas, de pequeña extensión con sedimentos en pendientes suaves (Baldi *et al.*, 1997). Por otro lado según Garrido *et al.* (1980) en la Reserva Provincial Cabo Dos Bahías se destacan dos rasgos fisiográficos: una región ondulada y de elevaciones varias (del orden de los 50 a 100 metros, llegando a una cota máxima de aproximadamente 190 msnm, en el Cerro Cabo Dos Bahías) que se podría denominar región serrana, y que está constituida por una fina y alargada faja de serranías de rumbo NO – SE de carácter volcánico. La otra se encuentra hacia el nor-noroeste de la primera, y se trata de una zona sin mayores desniveles, de sedimentos más modernos, y de cotas que no sobrepasan los 80 metros. En la zona de Río Mayo los suelos son derivados aluviales de arcillas arenosas (Adler *et al.*, 2004).

En la Reserva Cabo Dos Bahías el sistema hidrográfico es un sistema abierto con arroyos de tipo dendrítico que desaguan en el mar. Se trata de cauces sin agua permanente (temporarios o efímeros). La presencia de aguadas permanentes es escasa y está en relación con el macizo serrano. Sus suelos son de tipo esqueléticos, residuales e inmaduros, como resultado de una disgregación mecánica de la roca madre y de la acumulación de detritos por gravedad y que no han sufrido ningún proceso de evolución. Se pueden considerar pedregosos en el área serrana, arenosos en las zonas planas y ocasionalmente salitrosos en los bajos. Existe un neto predominio de las porfiritas conformando un típico relieve volcánico, pero se han podido identificar riolitas, andesitas y tobas de composición riolítica y/o andesítica (Adler *et al.*, 2004).

En cuanto al clima, el promedio anual de precipitaciones para la región del NE de la provincia del Chubut es de alrededor de 210 mm/año (con un rango que va de los 200 a los 225 mm/año a través de la Península Valdés) (CV= 40%), y 250 mm/año (CV= 26%) para el SE (Camarones, Cabo Dos Bahías y Florentino Ameghino) (Beeskow *et al.*, 1987, citado en Baldi *et al.*, 1997). Sin embargo en la localidad de

Río Mayo la precipitación media anual es bastante menor: 154 mm/año y la temperatura media es de 8,6°C (Adler *et al.*, 2004).

Este régimen de lluvia permite clasificar la región como una zona entre árida y semi-árida, en base al criterio de Naciones Unidas basado en la relación entre las precipitaciones (P) y la evapotranspiración potencial (PET). La región Norte de la Península Valdés pertenece al régimen árido superior ( $0,2 < P/PET < 0,3$ ), y la región SE al régimen semi-árido inferior ( $0,3 < P/PET < 0,5$ ) (Beeskow *et al.*, 1987, citado en Baldi *et al.*, 1997).

La temperatura media anual de la Provincia del Chubut es de 12,2°C en el NE y de 12,8°C en el SE; el rango de temperatura es de 4 – 6°C durante el mes de julio y entre 18 – 21°C en enero, mientras que la temperatura absoluta varía entre un mínimo de -18°C a un máximo de 41°C (datos de 1931 a 1970; Baldi *et al.*, 1997). En la localidad de Río Mayo la temperatura media anual es algo menor: 8,6°C (Beltrán, 1997, citado en Adler *et al.*, 2004).

Las dos fisonomías más importantes que caracterizan la vegetación de la Patagonia árida y semiárida son la estepa arbustiva y estepa herbácea (Beeskow *et al.*, 1995). La estructura de la vegetación en la estepa patagónica está constituida de manera dominante por “parches”, con alta cobertura vegetal en los “parches” de aproximadamente 1 a 100 m de diámetro (Aguiar y Sala, 1999), rodeados de importantes áreas de suelo desnudo (Bertiller *et al.*, 1991).

En la región SE de la Provincia del Chubut se encuentra la Reserva Cabo Dos Bahías con una vegetación típica de estepa gramínea con arbustos bajos en las partes altas (cobertura total oscila alrededor del 40% y 86% en las zonas bajas), mientras que en los acantilados y pendientes que dan al mar no hay vegetación o la misma está constituida por pequeñas comunidades halófitas (*Salicornia*, *Plumbago*, etc.). Las especies dominantes son: *Chuquiraga avellanadae* (quilembay), *Coliguaya intergerrina* (duraznillo), *Mulinum espinosum* (neneo) (Garrido *et al.*, 1980). Las principales gramíneas son *Vulpia megalura*, *Hordeum comosum* (cola de zorro, cebada patagónica), *Stipa speciosa* (coirón amargo), *S. humilis* (coirón amargo), *V. dertonensis*, *Poa lanuginosa* (pasto de hebra), *P. ligularis* (coirón pluma), *Bromus* spp. (cebadilla), y *Festuca argentina* (hucú), y los principales arbustos y

subarbustos son *C. avellanadae*, *C. aurea* (chilladora), *Schinus polygamus* (molle), *Brachyclados caespitosus*, *Lycium chilense* (fruto de víbora), *M. spinosum* (neneo), *C. intergerrima* (duraznillo), *Perezia recurvata*, *P. lanigera*, *Atriplex lampa* (zampa), *Ephedra frustillata* (salupe), *E. ochreatea*, *Baccharis darwinii*, *Verbena alatocarpa* (yaoyín), *Senecio spp* (mata mora, charcao), *Hoffmanseggia trifoliata* (pata de gallo), *Berberis heterophylla* (calafate), *Plantago patagónica* (Garrido *et al.*, 1980).

Las especies más representativas de la Provincia Fitogeográfica Patagónica son los arbustos *C. avellanadae*, *L. chilense*, *M. spinosum* y *Nassauvia spp.*, mientras que los pastos más dominantes son los pastos perennes en racimos: *S. tenuis* y *P. ligularis*. La cobertura vegetal varía de 35 a 65 %, pero puede aumentar considerablemente en períodos de lluvia, momentos en que las plantas anuales contribuyen en una proporción más importante a la cobertura total (Beeskow *et al.*, 1987, citado en Baldi *et al.*, 1997).

La Provincia Fitogeográfica del Monte se caracteriza por arbustos altos que cubren el 40 – 60% de la superficie del suelo (Ares *et al.*, 1990). El dosel está formado por un estrato alto (1,5 – 2 m) dominado por *Larrea divaricata*, *Condalia microphylla*, *Schinus johnstonii* y *C. hystrix*; un estrato intermedio (0,5 – 0,8 m) dominado por *C. avellanadae*; el estrato bajo (0,1 – 0,5 m), rico también en pastos perennes en racimos, está dominado por *S. tenuis* y *P. ligularis* (León *et al.*, 1998).

En Río Mayo la vegetación es representativa del Distrito Occidental (León *et al.*, 1998), y está constituida de manera dominante por pastos perennes como *S. speciosa*, *S. humilis* y *P. ligularis*, y por arbustos como *M. spinosum*, *Adesmia campestris* y *Senecio filaginoides*.

## CAPÍTULO 3

### ANÁLISIS Y MODELADO DEL CLIMA

---



Foto: Victoria Liviana

## 1. Introducción

---

Analizar la influencia del clima en los procesos de los ecosistemas suele ser de gran utilidad para una mejor comprensión del funcionamiento del sistema ecológico. Lamentablemente existe una importante deficiencia en la disponibilidad de datos que dificulta la caracterización del clima de la Patagonia. La densidad de estaciones meteorológicas oficiales es extremadamente baja, y ha ido decreciendo, desde aproximadamente 30.000 km<sup>2</sup>/estación hasta 1950 a aproximadamente 40.000 km<sup>2</sup>/estación en 1997 (Paruelo *et al.*, 1998).

La Patagonia se puede definir como una región templada o templada fría. El clima de en esta región está determinado en gran medida por la cordillera de los Andes. La distribución norte-sur de las montañas impone una importante barrera para las masas de aire húmedo procedentes del Océano Pacífico. La mayor parte del agua en estas masas de aire marítimas se descargan en el lado chileno, y el aire llega a ser más caliente y más seco a través del calentamiento adiabático mientras que desciende en el lado argentino de los Andes (Paruelo *et al.*, 1998; Garreaud *et al.*, 2013).

La región Patagónica se encuentra entre los anticiclones semipermanentes de los océanos Pacífico y Atlántico, los patrones generales de circulación, la influencia de las masas de aire del Pacífico y la barrera topográfica paralela a la costa del Pacífico, resultan en un fuerte gradiente de precipitación en dirección oeste-este de la región (Barros *et al.*, 1979; citado por Paruelo *et al.*, 1998). Desde la cordillera de los Andes y hacia el este la precipitación anual total disminuye exponencialmente. La mayor parte de la porción central de la Patagonia recibe menos de 200 mm por año (Paruelo *et al.*, 1998).

El movimiento estacional de los sistemas de baja y alta presión, y las corrientes oceánicas del ecuador determinan que la precipitación se concentre principalmente en invierno, la combinación del desplazamiento ecuatorial del Pacífico y con temperaturas oceánicas superiores a las temperaturas continentales, conduce a un aumento de las precipitaciones durante esta temporada. El noreste (NE de Chubut, N y E de Río Negro y E de Neuquén) y el sur (S de Santa Cruz y

Tierra del Fuego) partes de la región se ven afectados adicionalmente por las masas de aire procedentes del océano Atlántico. Esta influencia atlántica resulta en una distribución estacional más uniforme de la precipitación en esta parte de la Patagonia (Garreaud *et al.*, 2013).

A excepción de los sitios ubicados en la provincia fitogeográfica del Monte (NE de la región), el máximo de precipitación invernal resulta en un fuerte déficit veraniego. Un aumento en la precipitación anual total no sólo disminuye la magnitud del déficit hídrico, sino que también retrasa su inicio. Esta demora tiene un gran impacto en la fenología de las diferentes unidades de vegetación (Iglesias *et al.*, 2011).

Una característica del patrón de temperatura es la distribución NO-SE de las isotermas, determinada principalmente por la presencia de los Andes. Factores locales como la topografía y el viento afectan la temperatura del aire. Los fuertes y constantes vientos del oeste (vientos occidentales) son dominantes en toda la región y disminuyen la percepción de la temperatura media anual (frío del viento) en 4,2°C en toda la región (Coronato, 1993). Este factor de enfriamiento del viento podría tener efectos desfavorables en la producción de ovejas (Paruelo *et al.*, 1998).

Los vientos del oeste se caracterizan no sólo por su persistencia durante el año sino también por su intensidad, el bajo contenido de humedad caracteriza los vientos tanto del oeste como polares. La humedad relativa tiene una variación estacional opuesta a la de la temperatura, con mayor humedad en invierno que en verano (Beltrán, 1997).

Diversos trabajos analizaron y pusieron en evidencia los efectos que el clima puede tener sobre la dinámica poblacional de especies de herbívoros, ya sea afectando directamente alguna tasa demográfica, o indirectamente al influir sobre el recurso alimenticio. La respuesta de los herbívoros a las diferentes variables climáticas es muy variada, dependiendo de su historia genética y/o evolutiva (Coe *et al.*, 1976; Sæther, 1997). En un estudio llevado a cabo en poblaciones de vicuña al norte de Chile, se encontró que los modelos que mejor describen la dinámica poblacional de esta especie son aquellos que tienen en cuenta las fluctuaciones de las

precipitaciones (Shaw *et al.*, 2012). Es de esperar que, si el clima tiene un efecto significativo sobre la dinámica poblacional de esta especie también lo tenga sobre la de guanacos, ya que estas especies están estrechamente emparentadas. Así mismo, hay estudios realizados en poblaciones de guanacos en los que se observó una relación entre la cantidad de nieve acumulada y la mortalidad de crías (Sarno *et al.*, 1999).

Para poder llevar a cabo un análisis del efecto del clima sobre la dinámica poblacional de guanacos silvestre se llevó a cabo un análisis de las variables climáticas que se consideraron podrían tener influencia sobre los diferentes parámetros demográficos y también sobre la productividad de los pastizales. Así mismo, a partir de este análisis de las variables climáticas se llevó a cabo el modelado de las variables climáticas de interés para poder incorporar en el modelo poblacional y de manejo, no solo sus principales características sino también para reflejar su variabilidad y aleatoriedad en los modelos de simulación. Por lo tanto, el presente capítulo tiene como objetivo llevar a cabo análisis y estimaciones de diferentes parámetros y variables climáticas que serán usadas en los siguientes capítulos.

## 2. Metodología

### 2.1. Análisis de las variables climáticas

Los valores promedio de las variables climáticas para el Departamento Florentino Ameghino en la Provincia del Chubut (Argentina) y de la estancia Cámeron de Isla Grande de Tierra del Fuego (Chile), se extrajeron del programa *New\_LocClim*, Vers.1 (Gommes *et al.*, 2004); programa desarrollado por la FAO (por sus siglas en inglés: *Food and Agriculture Organization*). Este programa permite exportar los valores de las principales variables climáticas para cualquier coordenada, utilizando un programa de interpolación basado en la información de más de 20.000 estaciones meteorológicas de todo el mundo. En el Apéndice 1 se presenta un resumen de las características de este programa; los detalles técnicos pueden obtenerse de Gommes y Hoefsloot (1998). Para las zonas seleccionadas en la

provincia del Chubut (estancias SE del Departamento de Florentino Ameghino, Río Mayo, Reservas Península Valdés y Cabo Dos Bahías) se utilizaron las cuatro estaciones meteorológicas más cercanas y para la estancia Cámeron (Chile) las 10 estaciones meteorológicas más cercanas. El programa *New\_LocClim* genera valores promedios y desvíos estándar de la lluvia, la temperatura y la velocidad del viento, tanto mensuales como anuales. El método de interpolación del programa *New\_LocClim* usado fue el de Cressmanns.

Para los casos en que interesaba la información climática en forma de series de tiempo, se recurrió a la base de datos de una serie de tiempo de 102 años (1901–2002), obtenidos de la compilación que realizó el Dr. Tim Mitchell del Tyndall Centre, disponible en Internet mediante los servicios del CRU (*Climatic Research Unit*) de la Facultad de Ciencias Ambientales de la Universidad de East Anglia, Reino Unido ([http://www.ipcc-data.org/obs/cru\\_climatologies.html](http://www.ipcc-data.org/obs/cru_climatologies.html)). Se accedió al conjunto de datos de CRU TS 2.1 que comprende una grilla de 1224 celdas con los valores mensuales, para el período 1901 – 2002 y que cubren la superficie terrestre del globo con una resolución de 0,5 de grado de coordenadas. Dicho conjunto de datos contenía los valores de nueve variables climáticas: media, mínimo y máximo diario de temperatura, amplitud de la temperatura diaria, precipitación, frecuencia de días húmedos, frecuencia de días con heladas, presión de vapor y nubosidad. Si bien se descargó el conjunto de datos completo se utilizaron para este análisis sólo las lluvias y las temperaturas, y las mismas se analizaron sólo a nivel mensual. Se puede encontrar más información y detalles de las variables climáticas disponibles en el CRU consultando a Mitchell y Jones (2005).

La extracción de la información se realizó mediante la identificación de las coordenadas correspondientes de las áreas de interés: la estancia Cámeron en Tierra del Fuego (Chile) (53,9°S 69,3°O) y el área correspondiente a tres estancias (El Salpu, La Juanelia y La Margarita) al SE del Departamento de Florentino Ameghino (Argentina) (44,35°S 65,82°O). Una vez identificados los datos en el ámbito geográfico se importaron a una planilla electrónica para su procesamiento (con las correcciones apropiadas por las unidades en que se graba la información,

ya que la base de datos de CRU TS 2.1 registra la información como números enteros). Dado que para la estancia Cámeron se disponía de una serie de datos de muestreo de poblaciones de guanacos silvestres que abarcaba desde el año 1977 hasta el año 2012, resultó de interés obtener una serie de datos de lluvias y temperaturas de ese período. Con dicho objetivo, y dado que los datos de las series temporales del CRU TS 2.1 finalizaban en el año 2002, se descargaron del sitio de Internet de la Dirección General de Aeronáutica Civil, de la Dirección Meteorológica de Chile (<http://www.meteochile.gob.cl/>) los datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica más cercana a la estancia Cámeron, que resultó ser la de Punta Arenas (Chile). Se evaluó el grado de correlación entre estas dos fuentes de datos (CRU y estación meteorológica Punta Arenas), para que, en caso de estar correlacionadas significativamente, aplicar una función de regresión que permitiera completar los datos de la estancia Cámeron desde 2003 a 2012. Se descargaron los valores diarios de precipitación y temperatura desde 1974 hasta 2012, para luego calcular los promedios anuales y mensuales de las lluvias, procediéndose de manera similar con las temperaturas medias y mínimas, también anuales y mensuales.

También se usaron los valores quincenales promedio del NDVI (*Normalized Differential Vegetation Index* o Índice de Vegetación Diferencial Normalizado) como indicador de la vegetación, gracias a la colaboración de la Dra. Gabriela Possé del INTA (Castelar), aunque para algunos sitios se obtuvieron los valores promedio de NDVI de los datos satelitales obtenidos mediante AVHRR (*Advanced Very High Resolution Radiometer*) a bordo de los satélites polares de la NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*) de EE.UU. Las principales características de esta base de datos se encuentran descriptas en el Apéndice 2.

Adicionalmente, se estimó el NDVI a partir de regresiones de otras variables climáticas, en particular de las lluvias. En el Apéndice 3 se presentan tablas que resumen la información climática utilizada para estimar varios indicadores de productividad y de parámetros poblacionales de los guanacos.

Para el modelado de estas variables climáticas se realizaron análisis estadísticos para estimar la frecuencia con que se desviaban los valores puntuales (i.e. de un

año dado) de la lluvia y de la temperatura de sus respectivas medias anuales; de esta manera se identificaban posibles condiciones tanto favorables como adversas para las poblaciones de guanacos desde el punto de vista climático. Se definió como año adverso aquél en el que, tanto en términos de temperatura como de lluvia, un año dado tenía valores menores al promedio en un porcentaje dado. Por el contrario, cuando en un año dado esos valores eran superiores al promedio en un porcentaje dado se lo consideró como un año favorable, los valores cercanos al promedio se consideraron años “benignos”. No existen razones o criterios estándar para determinar el “nivel porcentual” de desvío de los valores mensuales respecto del promedio anual con el cual caracterizar años adversos (“secos” o “fríos”) y años favorables o benignos (“húmedos” o “templados”). Por ello se decidió utilizar, con carácter de ensayo, dos valores del “nivel porcentual” de desvío que se consideraron razonables: un 20 y un 25% por encima y por debajo de los valores anuales promedio.

### 2.1.1. Análisis de la precipitación

Se consideró como “período de sequía” (o “evento de sequía”) aquel en el que la precipitación media anual es inferior en un 20% o 25% al promedio y se analizaron las siguientes estadísticas: i) el intervalo promedio entre períodos de sequía, es decir, el tiempo (en años) que transcurre desde un evento de sequía al siguiente; ii) la duración promedio de dicho períodos (cantidad de años consecutivos que dura un evento de sequía); y iii) la intensidad promedio de las lluvias (el promedio de las precipitaciones anuales que se registraron en los períodos de sequía).

Aquellos períodos que no eran de sequía se consideraron como períodos húmedos. Estos tres estadísticos utilizados (el intervalo promedio entre períodos de sequía, la duración promedio de dicho períodos, y la intensidad promedio de las lluvias) se obtienen de manera simple y directa a partir de la serie de tiempo de los años de datos disponibles, realizando los cálculos de proporciones y promedios en una planilla electrónica.

Dado que muchos autores sugieren que, en general, las precipitaciones siguen distribuciones diferentes a la normal, más semejantes a las distribuciones binomial negativa, gamma o log-normal, se llevaron a cabo análisis de los estadísticos de las precipitaciones según distribución gamma para poder implementar este tipo de distribución en los modelos de clima. Los ajustes de los parámetros estadísticos se llevaron a cabo por medio del software *Statistica* (StatSoft, Inc. 2005, version 7.1. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).) para el área correspondiente a la estancia Cámeron (Tierra del Fuego, Chile) y el Departamento de Florentino Ameghino (Chubut, Argentina).

### 2.1.2. Análisis de la temperatura

---

Las estadísticas de la temperatura se elaboraron mediante el mismo procedimiento al del análisis de las estadísticas de las lluvias, y también en base a la serie de datos de 1901 – 2002 de CRU TS 2.1, más los datos de proyección hasta el año 2011 para el caso de Cámeron (1901 – 2011), y para las estancias de Ameghino (1901 – 2002). Para la temperatura se decidió llevar a cabo un análisis particularizado para la estación del invierno (junio, julio y agosto), ya que las bajas temperaturas constituyen un potencial factor de supervivencia de los guanacos, particularmente las crías (Sarno y Franklin, 1999a; Bank *et al.*, 2002). En esta tesis se consideró como “inviernos severos” aquellos en los que la temperatura fue menor en un 20% al promedio de la temperatura invernal, y se consideró “inviernos muy severos” aquellos en los que la temperatura fue menor en un 25%.

### 2.1.3. Análisis del NDVI

---

Los valores del Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI) elaborados en base a datos satelitales obtenidos mediante AVHRR (*Advanced Very High-Resolution Radiometer*) a bordo de los satélites polares de la NOAA de EE.UU (*National Oceanic and Atmospheric Administration*) son sensibles a los mismos factores que limitan la productividad primaria neta aérea (PPNA, Fabricante *et al.*, 2009). El NDVI relaciona la reflectancia del rojo y del infrarrojo cercano del dosel, lo que está estrechamente asociado con la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (Sellers *et al.*, 1992, citado en Fabricante *et al.*, 2009).

A partir de la información compuesta de origen satelital se suele calcular el Índice de Vegetación Diferencial Normalizado Integrado (NDVI-I). El NDVI-I puede estimarse de diversas formas: (a) como el valor anual del NDVI de un año completo (promediándose los valores mensuales o quincenales, dependiente de la naturaleza del dato compuesto del NDVI original), (b) los datos de NDVI de un año completo pero excluyendo los datos correspondientes al invierno; en nuestro caso se eliminaron la 2ª quincena de junio, y las dos quincenas de julio y agosto; y (c) la suma de los valores de NDVI de cada quincena ponderados por el factor que representa una quincena en el año ( $15/365 = 0,041$ ). En el presente análisis se decidió usar esta última forma de estimar el NDVI-I anual que es el recomendado y utilizado por Oesterheld *et al.* (1998) y por Paruelo *et al.* (1997).

Dado que los factores que limitan la PPNA pueden llegar a ser distintos en las diferentes regiones, en nuestro análisis de la Provincia del Chubut (en particular debido al fuerte gradiente de reducción de las lluvias en el sentido Oeste-Este), y a pesar de que la capacidad de predicción de la PPNA en base a los NDVI aún es un tema de debate, se consideró de interés conocer los resultados de regresiones múltiples para predecir el NDVI a partir de una serie de variables climáticas independientes. Para ello se utilizaron los datos del programa *NeoClimatico* (Apéndice 2). Con ese fin, y debido al gradiente de lluvias Oeste-Este, se dividió la provincia del Chubut en nueve bandas con un ancho longitudinal de 1 grado de longitud, y con un rango de latitudes que cubría toda la Provincia del Chubut de Norte a Sur (Figura 3); las regresiones que estiman el NDVI a partir de diversas variables climáticas fueron analizadas para cada una de esas bandas de manera independiente.

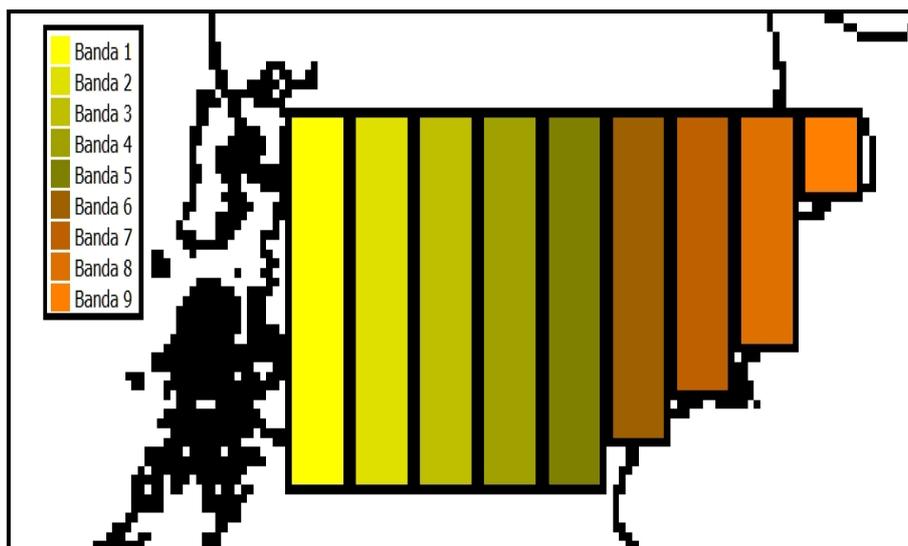


Figura 3. Mapa de la provincia del Chubut dividido en las 9 bandas de 1 grado de longitud de ancho utilizada para verificar la relación entre NDVI y 20 variables climáticas para representar el gradiente pluvial oeste-este.

Se llevaron a cabo una serie de regresiones lineales múltiples por paso, las que se basaron en un número variable de observaciones, ya que el número de coordenadas en cada banda varió desde 20 coordenadas en la banda 9 hasta 286 coordenadas en la banda 4. La variable dependiente fue el NDVI y las variables independientes fueron 20 variables climáticas (Tabla 1). De las ecuaciones de regresión finales (después que se eliminaron las variables independientes que no aportaban de manera significativa a la varianza del NDVI) se realizaron las predicciones del NDVI esperado para cada una de las coordenadas para cada banda, para poder evaluar los residuales de las predicciones del NDVI.

Tabla 1. Listado de las 20 variables climáticas utilizadas como variables independientes en las regresiones lineales múltiples por pasos para predecir el NDVI . Temperaturas en °C y lluvias en mm /año.

1. AET (Evapotranspiración Real) (mm)	11. Precipitación del mes más lluvioso
2. Altitud	12. Predictibilidad de Colwell para lluvias
3. Precipitación del mes más seco	13. Temperatura máxima del mes más
4. Amplitud térmica	14. Temperatura mínima
5. Temperatura máxima	15. Temperatura mínima del mes más frío
6. Temperatura media	16. Lluvia media
7. Coeficiente de variación (%) de la	17. Límite confianza inferior 95% de la
8. Humedad relativa (%)	18. Límite confianza superior 95% de la
9. Escorrentía (mm)	19. Insolación
10. Humedad del suelo (%)	20. Velocidad del viento

También se ensayaron otras ecuaciones de regresión obtenidas de la bibliografía para predecir el NDVI a partir de datos de precipitación ( $R$ , mm/año) y de temperaturas medias anuales ( $T$ , °C), aplicadas de manera independiente a esas dos variables climáticas.

Las regresiones propuestas por Jobbágy *et al.* (2002) (ecuaciones 1 y 2), se basaron en el área de la región de la estepa patagónica (diferentes sitios pertenecientes a las provincias de Río Negro, Chubut y Santa Cruz), con un rango de precipitaciones desde 500 mm/año (al pie de los Andes) hasta 100 mm/año (en la región central). Las ecuaciones son:

$$NDVI-I = -0,1056 + 0,001 R \tag{1}$$

esta regresión tiene un coeficiente de determinación estadísticamente significativo ( $r^2 = 0,95$ ;  $p < 0,0001$ ), y

$$NDVI-I = -0,00263 T^2 + 0,0230 T + 0,0301 \tag{2}$$

que tiene un coeficiente de determinación más bajo pero aun significativo ( $r^2 = 0,51$ ;  $p < 0,0001$ ).

La relación entre el NDVI-I (NDVI Integral, que es el NDVI en base solo a la estación de crecimiento) y la precipitación también fue analizada por Fabricante *et al.* (2009) en 11 sitios de la provincia de Río Negro. Se ensayaron regresiones entre el NDVI total y los NDVI estacionales y la precipitación pero se obtuvieron regresiones estadísticamente significativas solo en cuatro de los 11 sitios analizados. Entre los siete sitios cuyas regresiones no fueron significativas se encontraba el Distrito Central, el cual representaba el sitio más similar a las zonas de la provincia del Chubut que se analizan en esta tesis. Por consiguiente los resultados del trabajo de Fabricante *et al.* (2009) no fueron utilizados en las predicciones de NDVI.

Además de las comparaciones de las estimaciones del NDVI por regresión con los datos de la base de datos *NeoClimatico*, también se recurrió a los valores obtenidos de datos satelitales para los sitios analizados (gentileza de la Dra. Gabriela Possé, INTA, Castelar); dichos datos estaban disponibles a nivel quincenal, y se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Valores mensuales (a escala quincenal) del NDVI en base a promedios entre los años 2000-2009, para sitios seleccionados de la provincia del Chubut (Argentina) y la estancia Cámeron (Tierra del Fuego, Chile).

Período		Río Mayo		Estancias Ameghino	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Estancia Cámeron
Mes	Quincena	Con vega	Sin vega				
Enero	1ra.	0,270	0,155	0,162	0,199	0,211	0,675
	2da.	0,274	0,155	0,159	0,183	0,209	0,681
Febrero	1ra.	0,277	0,150	0,167	0,204	0,208	0,683
	2da.	0,259	0,143	0,167	0,201	0,219	0,689
Marzo	1ra.	0,263	0,148	0,170	0,231	0,233	0,687
	2da.	0,261	0,155	0,188	0,248	0,255	0,655
Abril	1ra.	0,252	0,156	0,192	0,261	0,270	0,631
	2da.	0,223	0,156	0,214	0,243	0,323	0,568
Mayo	1ra.	0,223	0,156	0,214	0,243	0,323	0,568
Junio	1ra.	0,218	0,159	0,224	0,303	0,328	0,504
	2da.	0,181	0,139	0,229	0,292	0,353	0,357
Julio	1ra.	0,199	0,157	0,235	0,280	0,366	0,388
	2da.	0,178	0,147	0,238	0,310	0,369	0,354
Agosto	1ra.	0,179	0,141	0,233	0,310	0,368	0,403
	2da.	0,196	0,153	0,231	0,304	0,342	0,490
Septiembre	1ra.	0,201	0,157	0,226	0,309	0,330	0,503
	2da.	0,200	0,150	0,218	0,290	0,324	0,494
Octubre	1ra.	0,232	0,166	0,217	0,283	0,305	0,512
	2da.	0,236	0,169	0,204	0,297	0,285	0,518
Noviembre	1ra.	0,260	0,171	0,192	0,238	0,268	0,559
	2da.	0,272	0,172	0,177	0,230	0,247	0,580
Diciembre	1ra.	0,275	0,168	0,173	0,213	0,227	0,624
	2da.	0,269	0,161	0,164	0,189	0,209	0,644
Promedio		0,235	0,156	0,200	0,255	0,286	0,555

A partir de estos datos se estimó el NDVI anual como el promedio de los datos quincenales y el NDVI sin invierno como el promedio de los datos quincenales pero sin considerar la segunda quincena de junio, todo julio y todo agosto.

## 2.2. Modelado de la precipitación

La Figura 4 muestra un esquema con la forma en que se implementó la generación de la variabilidad de las lluvias para ser utilizado en el modelo poblacional y en el modelo de manejo. En dicho esquema se muestra, en forma de un diagrama de flujo, los procesos de estimación de los períodos secos y húmedos, y sus respectivos valores de precipitación, en base a suponer las lluvias con una

distribución normal. En los casos en que no se simularon períodos con sequía, se asignó a las lluvias los ajustes realizados con la distribución gamma (sección 2.1.1).

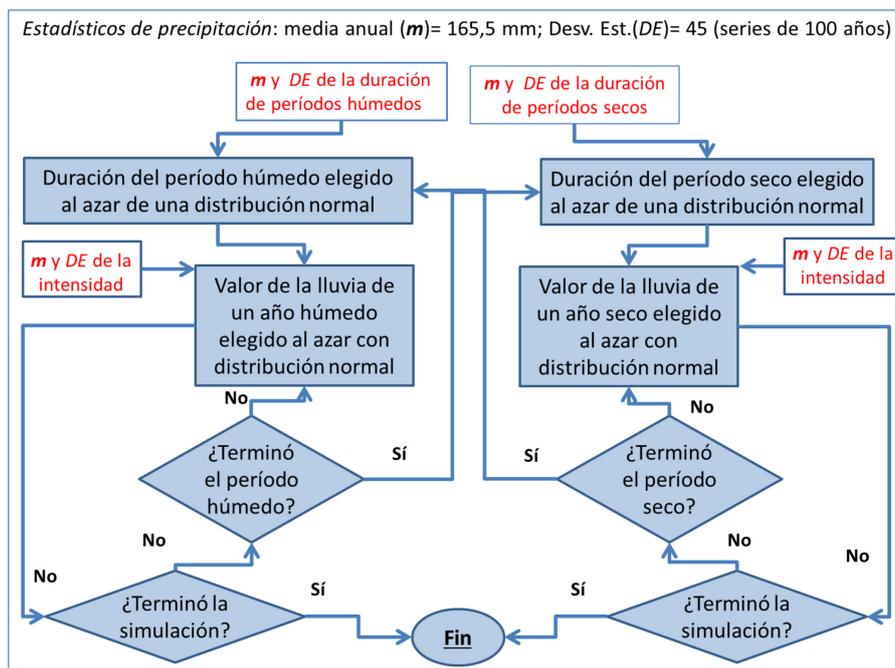


Figura 4. Esquema del uso de las estadísticas de precipitación para implementar la generación de la variabilidad de las lluvias en el programa *Glimso*. Los valores anuales corresponden ( $m$ = promedio y  $DE$ = desvío estándar) se presentan aquí solamente a título de ejemplo numérico, y corresponden al Depto. Florentino Ameghino de la prov. del Chubut.

Para dichas simulaciones se aplicaron las suposiciones más simples: que los parámetros de las tres variables que gobiernan la generación de lluvias en el modelo (Intervalo entre períodos de sequía, Duración de la sequía, e Intensidad de la sequía) tienen una distribución normal. Eso permitió programar de manera sencilla la generación de lluvias ya que el programa *Glimso* (*General Language for the Implementation of Model Simulation and Optimization*) dispone de una rutina de generación de números al azar de acuerdo a los parámetros media y desvío estándar de una distribución normal. Sin embargo, dado que es frecuente que las precipitaciones muestren características apiñadas (en especial, en áreas semi-desérticas como la Patagonia) más afines a distribuciones de tipo binomial negativa, gamma o log-normal, se implementaron en el programa *Glimso* las sentencias necesarias para utilizar los parámetros de la distribución gamma estimados en la sección (2.1.1). En simulaciones con el lenguaje *Glimso* se programó la posibilidad de seleccionar tanto las lluvias con una distribución tipo

gamma, como una de eventos de sequía con distribución normal, para así poder elegir el tipo de precipitaciones deseado para distintos fines.

El código del programa en *Glimso* para simular las lluvias tanto con distribución gamma o como normal (con o sin eventos de sequía) se presenta en el Apéndice 6.

---

### 2.3. Modelado de la temperatura

---

Para evitar redundancias se optó por no describir aquí el modelado de las temperaturas anuales, ya que sigue el mismo esquema que para las precipitaciones; ver la sección 2.2 y la Figura 4 para mayores detalles, y reemplazar temperaturas por precipitaciones. Por ello tampoco se muestra el programa de simulación de temperaturas ya que es casi idéntico al de la simulación de las lluvias (Apéndice 6), cambiando solo los valores y los nombres de las variables.

Antes de ensamblar los resultados de los análisis de las precipitaciones y la temperatura en los sub-modelos poblacional y de manejo, se decidió llevar a cabo una simulación independiente solo con los datos de las lluvias para verificar su comportamiento; dicho modelo climático se desarrolló en el programa *Glimso*, herramienta de simulación y de análisis de sensibilidad desarrollado por los Drs. Jorge Rabinovich y Waldo Hasperué (Rabinovich y Hasperué, inédito, ver descripción en el Apéndice 5).

## 3. Resultados

---

### 3.1. Análisis de las variables climáticas

---

En la Figura 5 se muestran los resultados de las regresiones a partir de las cuales se proyectó y extendió la serie de lluvias de la estancia Cámeron desde 2003 al 2011 para lograr una serie de datos de 111 años (1901 – 2011). La regresión se llevó a cabo entre los datos de lluvia obtenidos del CRU TS 2.1 y los obtenidos de la Dirección General de Aeronáutica Civil, de la Dirección Meteorológica de Chile para Punta Arenas para los años de 1974 – 2002. El coeficiente de correlación ( $r^2=0,677$ ) fue estadísticamente significativo ( $p < 0,05$ ).

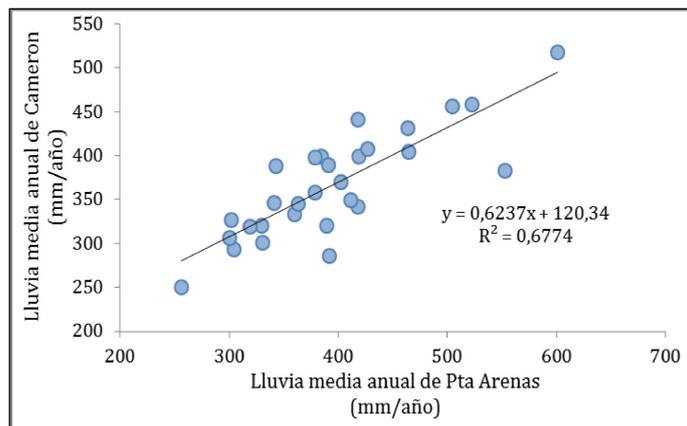


Figura 5. Regresión lineal simple entre las precipitaciones medias anuales de Punta Arenas y estancia Cámara, ambos sitios en Tierra del Fuego, Chile. Los datos representan las precipitaciones medias anuales entre 1974 y 2002.

Para poder extender la serie de temperaturas de la estancia Cámara hasta el año 2011 se procedió de igual manera que para las precipitaciones, pero en este caso se analizaron tanto los datos anuales (temperaturas medias anuales) como los datos de los meses más fríos (temperaturas medias de los meses de junio, julio y agosto). Los resultados se muestran en las Figura 6(a) y (b); el coeficiente de regresión lineal para los promedios anuales fue  $r^2 = 0,9391$  ( $p < 0,05$ ) y para las temperaturas medias de invierno fue  $r^2 = 0,9397$  ( $p < 0,05$ ).

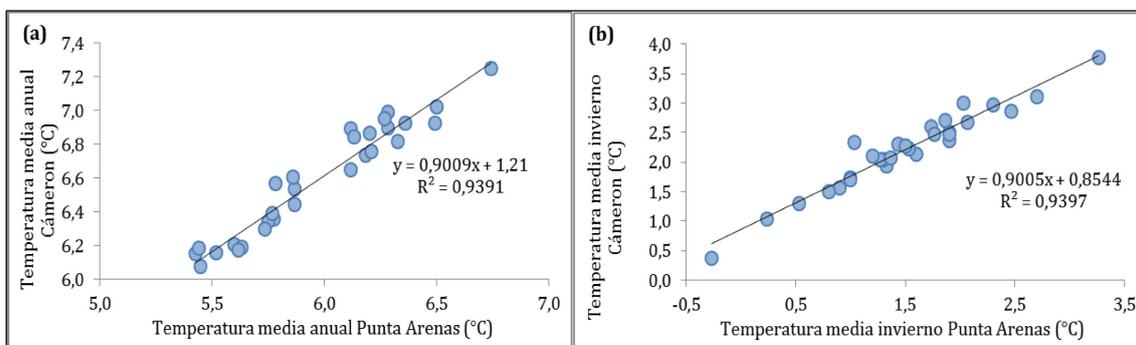


Figura 6. Regresión lineal simple entre las temperaturas medias anuales (gráfica a) e invernales (gráfica b) de Punta Arenas y la estancia Cámara, ambos sitios en Tierra del Fuego, Chile. Los datos representan las temperaturas anuales e invernales (en °C) entre 1974 y 2002.

### 3.1.1. Análisis de la precipitación

En la Figura 7 se muestran los promedios de las precipitaciones mensuales (en mm, con sus respectivas bandas de confianza al 95%) obtenidos del programa

*New\_LocClim*, para los cuatro sitios analizados en esta Tesis: tres en la Provincia del Chubut (Florentino Ameghino, Península Valdés y Río Mayo) y uno en la estancia Cámeron, Chile. Se observa que el sitio con mayor variabilidad (bandas de confianzas de mayor amplitud) corresponde al área de Río Mayo.

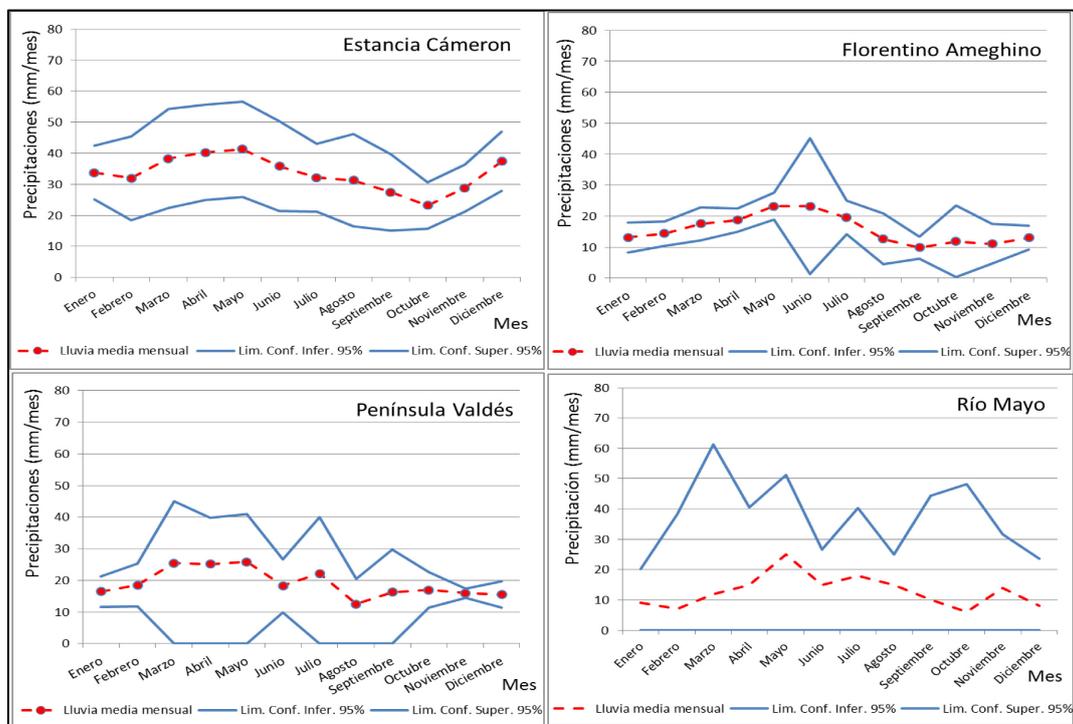


Figura 7. Precipitaciones mensuales promedio (mm), con sus respectivas bandas de confianza al 95%, de cuatro de los sitios utilizados en este estudio.

En la Tabla A1 del Apéndice 4 se presentan las tablas con los datos de precipitación obtenidos del programa *New\_LocClim*, a partir de los cuales se elaboraron las gráficas de la Figura 7. En la Tabla 3 se resumen las estadísticas de las precipitaciones para las áreas de la estancia Cámeron (Chile) y del SE del departamento Florentino Ameghino (Chubut). Los valores están expresados en mm/año.

Tabla 3. Resumen estadístico de las estimaciones de las precipitaciones para las áreas de Cámeron (Chile) y Florentino Ameghino (Chubut, Argentina).

Estadístico	Ea.	
	Cámeron	F. Ameghino
Promedio	369,2	165,4
Desvío estándar	64,3	45,0
Coefficiente de variación	17%	27%
Valor máximo registrado	541,8	296,6
Valor mínimo registrado	220,1	78,7
Nivel 20% menor a la media	295,4	132,2
Nivel 25% menor a la media	276,9	124,1

En las Tabla 4 y 5 se presentan los resultados de los promedios y su desvío estándar de las estadísticas de sequía en base a los dos últimos valores de la Tabla 3. La Tabla 4 refleja las “sequías” anuales para precipitaciones menores al 20% del promedio anual, y en la Tabla 5 para “sequías” cuando las precipitaciones anuales son menores al 25% del promedio anual. Se pueden observar las diferencias en las estadísticas de sequía entre la Ea. Cámeron y el Departamento de Florentino Ameghino: por ejemplo, los eventos de sequía en el área de Cámeron se dan con menos frecuencia que en el Departamento Florentino Ameghino. A su vez, las precipitaciones consideradas como de “sequía” estimadas para Cámeron son relativas a la precipitación media centenaria, aunque no se ha podido determinar si esos valores de precipitación de 295,4 mm/año (Tabla 3) representan una verdadera sequía en un sentido ecológico.

Tabla 4. Resumen de los promedios y desvíos estándar (DE) de períodos de sequías de la estancia Cámeron (Chile) y del Departamento Florentino Ameghino (Chubut, Argentina) utilizadas para simular las lluvias en el modelo de los guanacos. Los períodos de “sequía” corresponden a lluvias del 20% por debajo del promedio de los datos. Los intervalos y la duración están expresados en años; la intensidad está expresada en mm/año y refleja la lluvia promedio en los años de sequía. El valor promedio anual de la precipitación para la estancia Cámeron es de 369,2 mm/año (DE= 64,3) y de 165,4 mm/año (DE= 45) para el SE del Dpto. Florentino Ameghino.

Estadístico	Ea. Cámeron		F. Ameghino	
	Promedio	(DE)	Promedio	(DE)
Intervalo entre períodos de sequía	8,8	5,2	3,7	2,3
Duración de la sequía	1,4	0,7	1,2	0,5
Intensidad de la sequía	261,8	27,6	115,1	13,6

Tabla 5. Resumen de los promedios y desvíos estándar (DE) de períodos de sequías de la estancia Cámeron (Chile) y del Departamento Florentina Ameghino (Chubut, Argentina) utilizadas para simular las lluvias en el modelo de los guanacos. Los períodos de “sequía” corresponden a lluvias del 25% por debajo del promedio de los datos. Los intervalos y la duración están expresados en años; la intensidad está expresada en mm/año. El valor promedio de la precipitación para la estancia Cámeron es de 369,2 mm/año (DE= 64,3) y de 165,4 mm/año (DE= 45) para el SE Dpto. Florentino Ameghino.

Estadístico	Ea. Cámeron		F. Ameghino	
	Promedio	(DE)	Promedio	(DE)
Intervalo entre períodos de sequía	10,6	9,4	3,9	3,1
Duración de la sequía	1	0	0,9	0,53
Intensidad de la sequía	240,6	18,6	110,5	12,8

En la Figura 8 se muestran los valores de precipitaciones anuales, niveles de las “sequías” con precipitaciones menores al promedio en 20% y 25% y el nivel promedio de las precipitaciones obtenidos en base a la serie de 111 años de datos para la Ea. Cámeron (Chile).

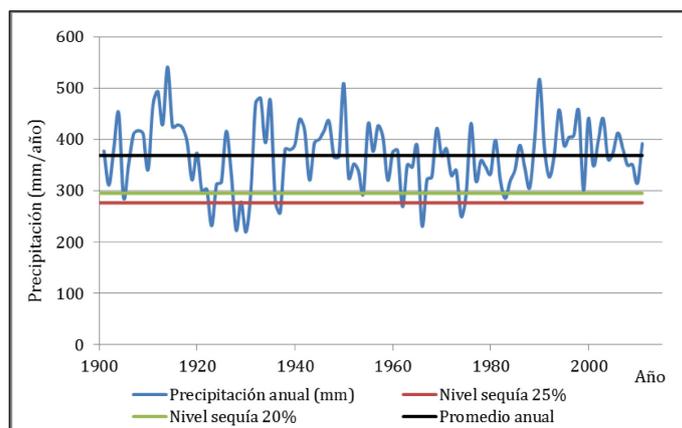


Figura 8. Datos de las precipitaciones anuales y de dos niveles de “sequías”, desde 1901 hasta 2011, para la estancia Cámeron (Chile). Las “sequías” representan niveles de precipitaciones inferiores en un 20% y 25% a la media de las precipitaciones anuales centenarias.

En la Figura 9 se muestran los valores de precipitaciones anuales, niveles de las “sequías” con precipitaciones menores al promedio en 20% y 25% y el nivel promedio de las precipitaciones obtenidos en base a la serie de 102 años de datos (1901 – 2002) para el área del Departamento de Florentino Ameghino, Chubut (Argentina).

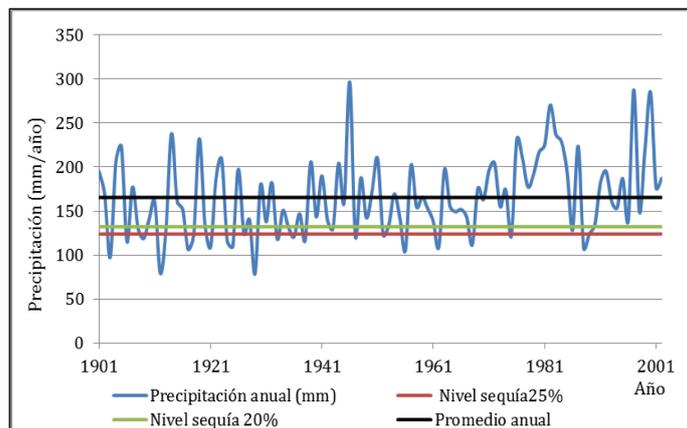


Figura 9. Datos de las precipitaciones anuales y de dos niveles de “sequías”, desde 1901 hasta 2002, para el Departamento de Florentino Ameghino, Chubut (Argentina). Las “sequías” representan niveles de precipitaciones inferiores en un 20% y 25% a la media de las precipitaciones anuales centenarias.

En la Tabla 6 se muestran los resultados del ajuste a los parámetros estadísticos (parámetro de forma y parámetro de escala), las medias y las varianzas observadas según distribución gamma para las precipitaciones de la estancia Cámeron y el Departamento de Florentino Ameghino. En la Figura 10 se muestran el gráfico la distribución de frecuencias para cada sitio analizado.

Tabla 6. Resultados de los parámetros de las precipitaciones ajustadas a una distribución gamma para la estancia Cámeron (Chile) y el SE del Departamento de Florentino Ameghino (Chubut). Núm. de categoría representa la división de las lluvias en categorías para calcular las frecuencias.

	Ea. Cámeron	F. Ameghino
Parámetro de escala	12,19	11,77
Parámetro de forma	30,24	14,06
Media observada	368,6	165,4
Varianza observada	4385,9	2022,9
Lím. Inferior	180	40
Lím. Superior	580	320
N (núm. de casos)	102	102
Núm. de categoría	20	9

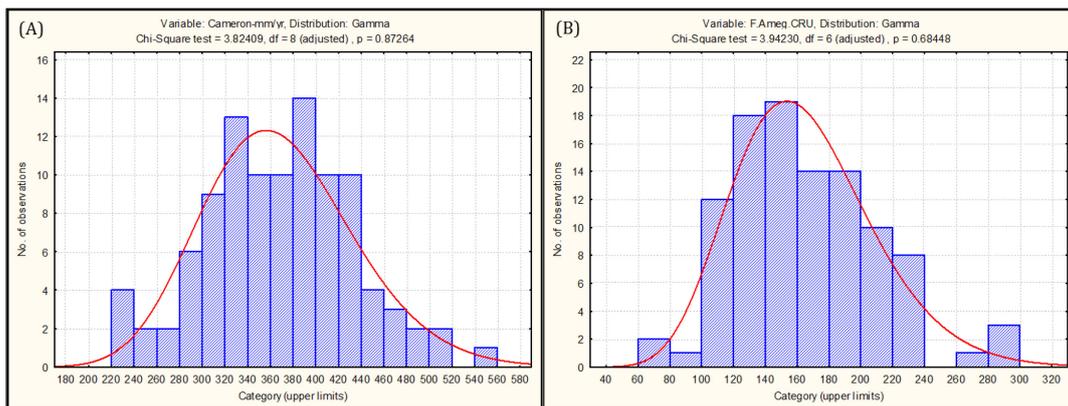


Figura 10. Gráficos de distribución de frecuencias de las precipitaciones de la estancia Cámeron (A) y del Dpto. Florentino Ameghino (B).

### 3.1.2. Análisis de la temperatura

La Figura 11 muestra los promedios de las temperaturas mensuales, °C (con sus respectivas bandas de confianza al 95%) obtenidos del programa *New\_LocClim*, para cuatro sitios utilizados en esta tesis: tres zonas en la Provincia del Chubut (SE del departamento Florentino Ameghino, Península Valdés y Río Mayo) y la estancia Cámeron en Chile. Al igual que con las precipitaciones, Río Mayo es el sitio en el que se observa mayor variabilidad, es decir bandas de confianzas de mayor amplitud.

En la Tabla A2 del Apéndice 4 se presentan las tablas con los datos de temperatura obtenidas del programa *New\_LocClim* a partir de las cuales se obtuvieron las gráficas de la Figura 11.

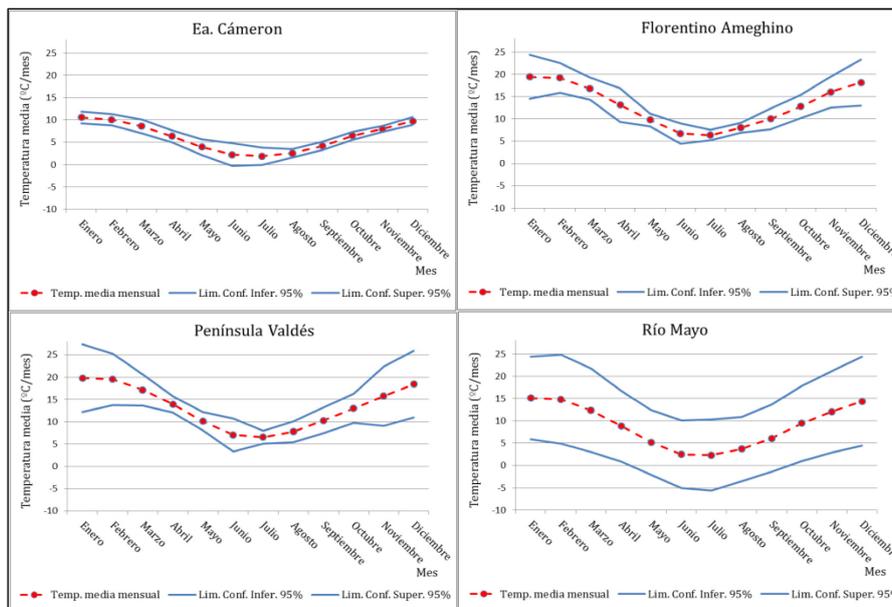


Figura 11. Temperaturas mensuales promedio (°C), con sus respectivas bandas de confianza al 95%, de cuatro de los sitios utilizados en este estudio.

En la Tabla 7 se resumen los resultados estadísticos obtenidos para la temperatura anual y de invierno en base a los 111 años (1901 – 2011) de datos para el área de la estancia Cámeron (Chile), y en la Tabla 8 ese tipo de resultados para la región SE del Departamento de Florentino Ameghino (Chubut) en base a 102 años (1901 –2002) de datos.

Tabla 7. Resultado de las estimaciones para la temperatura anual y de invierno para la región de la estancia Cámeron, Tierra del Fuego (Chile). El período invernal representa el promedio de los tres meses más fríos (junio, julio y agosto). Todos los valores de temperatura se dan en °C.

Estadístico	Período	
	Anual	Invernal
Promedio	6,45	2,07
Desvío estándar	0,4	0,7
Coeficiente de variación	6,2%	34%
Valor máximo registrado	7,67	3,97
Valor mínimo registrado	5,56	-0,43
Nivel 20% menor a la media	5,16	1,66
Nivel 25% menor a la media	4,83	1,55

Tabla 8. Resultado de las estimaciones para la temperatura anual y de invierno para la región del Departamento de Florentino Ameghino, Chubut (Argentina). El período invernal representa el promedio de los tres meses más fríos (junio, julio y agosto). Todos los valores de temperatura se dan en °C.

Estadístico	Período	
	Anual	Invernal
Promedio	12,57	6,76
Desvío estándar	0,42	0,86
Coefficiente de variación	3,4%	13%
Valor máximo registrado	13,57	10,1
Valor mínimo registrado	11,64	2,6
Nivel 20% menor a la media	10,1	5,4
Nivel 25% menor a la media	9,4	5,1

La variación de la temperatura media anual es muy pequeña (su coeficiente de variación anual es de entre 6,2% y 3,4%), mientras que el coeficiente de variación de la temperatura de los meses más fríos (los tres meses del período invernal) es más alto (entre el 13% y el 34%).

En la Tabla 9 se presentan los resultados de las estadísticas que determinan los períodos invernales “severos” –aquellos en los cuales la temperatura de los meses de invierno menores en un 20% al promedio invernal–, y en la Tabla 10 las correspondientes a los inviernos “muy severos” –cuando las temperaturas invernales menores en un 25% al promedio invernal–, tanto para el área de la estancia Cámeron (Chile) como para el Departamento Florentino Ameghino (Chubut). Los resultados estadísticos (promedio y desvío estándar) de las variables que determinan las “severidad” del invierno: los intervalos (en años) entre inviernos (tanto “severos” como “muy severos”); la duración de los mismos (expresadas en años); y la intensidad del frío (en °C); son usadas en la programación del modelo en el lenguaje del programa *Glimso*.

Tabla 9. Estadísticas (promedio y desvío estándar, (DE)) del análisis de la severidad de la temperatura en los períodos invernales: intervalos (en años) entre inviernos extraordinarios, la duración de los mismos (en años), y la intensidad del frío (en °C), para los “inviernos severos” (20% por debajo del promedio de las temperaturas centenarias) para la región de la estancia Cámeron (Chile) y del Departamento de Florentino Ameghino (Chubut).

	Cámeron		F. Ameghino	
	Promedio	(DE)	Promedio	(DE)
Intervalo entre “Inviernos Severos”	2,96	1,72	19	19,1
Duración de “Inviernos Severos”	1,17	0,65	1,0	0
Intensidad de “Inviernos Severos”	1,14	0,39	5,05	0,18

Tabla 10. Estadísticas (promedio y desvío estándar, (DE)) del análisis de la severidad de la temperatura en los períodos invernales: intervalos (en años) entre “inviernos muy severos”, la duración de los mismos (también en años), y la intensidad del frío (°C), para los “inviernos muy severos” (25% por debajo del promedio de las temperaturas centenarias) para la región de la estancia Cámeron (Chile) y del Departamento de Florentino Ameghino (Chubut).

	Cámeron		F. Ameghino	
	Promedio	(DE)	Promedio	(DE)
Intervalo entre “Inviernos muy severos”	3,55	2,28	42	16,97
Duración de “Inviernos muy severos”	1,2	0,7	1	0
Intensidad de “Inviernos muy severos”	1,09	0,39	4,87	0,14

En la Figura 12, para la estancia Cámeron, y en la Figura 13, para el Departamento Florentino Ameghino, se han identificado el valor promedio de las temperaturas de invierno (°C) y los niveles de temperaturas inferiores en un 20% y un 25% respecto al promedio invernal de los años de datos disponibles para cada región.

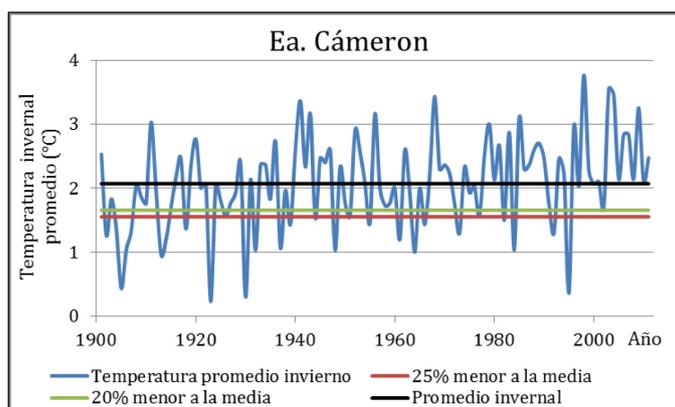


Figura 12. Temperatura (°C) promedio de los meses de invierno (junio, julio y agosto), desde 1901 a 2011 para la estancia Cámeron (Chile), y los valores de referencia correspondientes a temperaturas del 20% (inviernos severos) y 25% (inviernos muy severos) por debajo de la media centenaria.

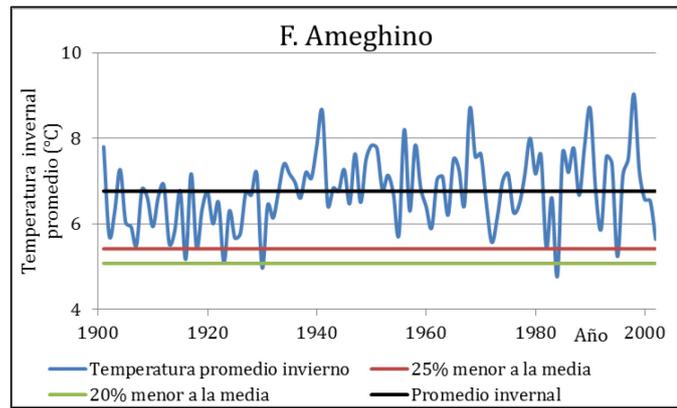


Figura 13. Temperatura (°C) promedio de los meses de invierno (junio, julio y agosto), desde 1901 a 2002 para el Departamento de Florentino Ameghino, y los valores de referencia correspondientes a temperaturas del 20% (inviernos severos) y 25% (inviernos muy severos) por debajo de la media centenaria.

### 3.1.3. Análisis del NDVI

En la Figura 14 se muestra el mapa de la prov. del Chubut dividido en 9 bandas longitudinales, de un ancho de un grado de coordenada cada una, y las variables climáticas que resultaron significativas en la predicción del NDVI en cada una de esas bandas en base a las regresiones lineales por pasos.

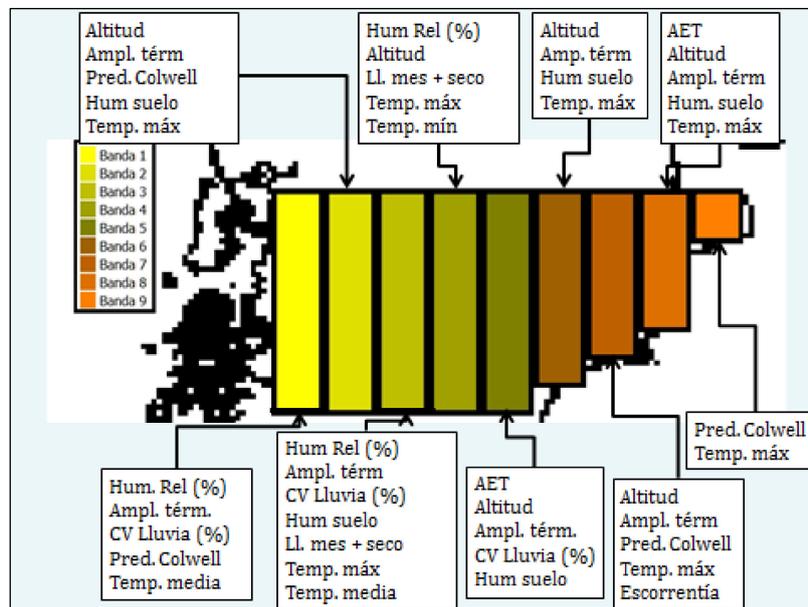


Figura 14. Mapa de la provincia del Chubut mostrando la división en las nueve bandas longitudinales de 1 grado de coordenada de ancho que se utilizó para los análisis de regresión lineal múltiple por pasos con el NDVI como variable dependiente, y 20 parámetros climáticos como variables independientes (solo se muestran aquellos parámetros climáticos que resultaron estadísticamente significativos en cada banda).

En la Tabla 11 se muestran los resultados de regresiones lineales múltiples por pasos obtenidos para las estancias La Juanelia, La Margarita y El Salpu ubicadas dentro de la banda 7, en el Departamento Florentino Ameghino de la Provincia del Chubut, utilizando el índice NDVI como variable dependiente y 20 variables climáticas como variables independientes (Tabla 1) en las regresiones lineales múltiples por pasos.

Tabla 11. Resultados de la regresión lineal múltiple por pasos para la banda 7 de las nueve bandas en que se dividió la provincia del Chubut. Las predicciones de NDVI por regresión se presentan acompañados de los valores medios de NDVI y sus límites de confianza inferior y superior al 95% calculados por la base de datos *NeoClimatico* para cada estancia. Se incluye el valor del coeficiente de regresión, el nivel de probabilidad de significación estadística de cada coeficiente de la regresión (*p-value*), los valores promedio de las cuatro variables independientes que resultaron estadísticamente significativas en la determinación del NDVI (la altitud en m, el coeficiente de predictibilidad de Colwell, valor entre cero y uno, sin unidades, y la amplitud térmica y la temperatura máxima en °C).

Variables independientes significativas	Coeficiente	<i>p-value</i>	Estancias		
			La Juanelia	La Margarita	El Salpu
(Constante)	1,4072				
Altitud	0,000229	<0,0001	260	220	290
Predictibilidad de Colwell	-1,5834	<0,0001	0,527	0,527	0,526
Amplitud térmica	-0,04478	<0,0001	17,8	17	18,75
Temperatura máxima	0,009745	<0,0001	43,6	42,7	44,3
<b>Predicción NDVI por regresión</b>			<b>0,261</b>	<b>0,279</b>	<b>0,232</b>
NDVI: Valor promedio <i>Neo_Clim.</i>			0,221	0,202	0,170
NDVI: Límite Inf. 95% <i>Neo_Clim.</i>			0,184	0,165	0,135
NDVI: Límite Sup. 95% <i>Neo_Clim.</i>			0,258	0,239	0,205

Nota= Coeficiente de correlación múltiple:  $r^2= 0,591$  (N= 198)

En la Tabla 11 se observa que las diferencias de los resultados de las predicciones de NDVI por regresión difieren de las obtenidas por el *NeoClimatico* son del orden del 18, 38 y 36% para La Juanelia, La Margarita y El Salpu, respectivamente. En ninguno de las estancias analizadas las predicciones de las regresiones quedan dentro del intervalo de confianza del 95% de los valores del NDVI de acuerdo a la base de datos *NeoClimatico*. Lo mismo ocurrió con el valor del NDVI obtenido en base a los datos quincenales de origen satelital para una zona muy próxima a estas

tres estancias (la zona de Camarones, Tabla 2), que presenta un promedio de NDVI anual de 0,2, con límites de confianza al 95% entre 0,18 y 0,22. Dado que las estancias de Chubut utilizadas en el presente estudio (El Salpu, La Juanelia y La Margarita) se encuentran muy próximas entre sí –las lluvias y temperaturas son prácticamente las mismas–, se estimó un único valor de NDVI-I (NDVI integral) para aplicar las ecuaciones propuestas por Jobbágy *et al.* (2002). Para la regresión según la ecuación (1) [NDVI-I= -0,1056 + 0,001\*Lluvia] los resultados se muestran en la Tabla 12.

Tabla 12. Estimación del NDVI-I (NDVI integral) de acuerdo a las ecuaciones propuestas por Jobbágy *et al.* (2002) (ecuación 1) y en base a los datos de precipitaciones (mm/año) obtenidas de diferentes fuentes.

	Eas. F. Ameghino	Estancia Cámeron	
Fuente de datos	CRU	CRU+ Proy Pta. Arenas	<i>New_LocClim</i>
Precipitación (mm/año)	165,4	369,2	401,7
NDVI-I estimado	0,060	0,264	0,296

La comparación de estos resultados con los datos de NDVI-I, estimados a partir de datos de NDVI cedidos por la Dra. Gabriela Possé (INTA, Castelar; Tabla 2), muestran diferencias suficientemente grandes como para concluir que la ecuación (1) no es un estimador confiable del NDVI-I para el área de la provincia del Chubut bajo estudio. La ecuación (2) de Jobbágy *et al.* (2002) se ensayó con una temperatura media anual de 12,8 °C (correspondiente al área del Dpto. de Florentino Ameghino) pero se obtuvieron valores negativos, sin sentido en términos de NDVI.

En la Figura 15 se muestran los valores mensuales del NDVI estimado de los datos satelitales para los diferentes sitios de estudio (gentileza de la Dra. Gabriela Possé, INTA, Castelar) (ver Tabla 2). En el Capítulo 2 se dan las coordenadas de la ubicación geográfica de cada uno de los sitios.

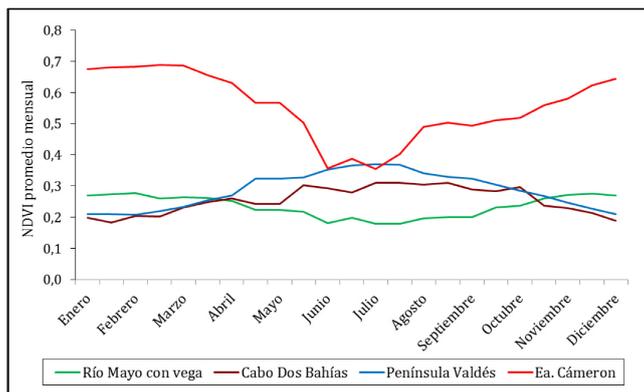


Figura 15. Valores mensuales del NDVI estimados como promedios de las compilaciones de las estimaciones quincenales de los datos satelitales, para los diferentes sitios de estudio utilizados en esta tesis. Los valores de Río Mayo muestran los promedios ponderados del NDVI mensual con y sin vegas, asignando pesos de 0,2 y 0,8 a cada una, respectivamente (ver valores en la Tabla 2).

De la Figura 15 se puede observar que existen importantes diferencias en magnitud y en la distribución mensual a lo largo del año entre la estancia Cámeron y las tres estancias de Chubut; también está claro que en esas tres estancias de Chubut las curvas de NDVI mensuales son bastante “suaves” (o sea, poca variación a lo largo del año), y que incluso alcanzan máximos en invierno, particularmente en la Península Valdés.

Los valores promedios de NDVI anual promedio estimados a partir de los datos quincenales (Tabla 2) se muestran en la Tabla 13, y los valores resultantes del NDVI promedio sin invierno en la Tabla 14.

Tabla 13. Resultados de NDVI promedio anual con el correspondiente desvío estándar (DE) y coeficiente de variación (CV %), estimados a partir de los datos quincenales calculados por la Dra. Possé para distintos sitios de la provincia del Chubut y para la estancia Cámeron (Chile).

	Río Mayo		Florentino	Cabo Dos	Península	Estancia
	Con Vega	Sin vega	Ameghino	Bahías	Valdés	Cámeron
NDVI anual	0,235	0,156	0,200	0,255	0,286	0,555
DE	0,035	0,009	0,028	0,043	0,058	0,108
CV (%)	15	6	14	17	20	20

Tabla 14. Resultados de NDVI promedio sin invierno con el correspondiente desvío estándar (DE) y coeficiente de variación (CV %), estimados a partir de los datos quincenales calculados por la Dra. Possé para distintos sitios de la provincia del Chubut y para la estancia Cámeron (Chile).

	Río Mayo Con Vega	Río Mayo Sin vega	Florentino Ameghino	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Estancia Cámeron
NDVI sin invierno	0,248	0,158	0,19	0,242	0,265	0,598
DE	0,026	0,008	0,024	0,041	0,047	0,073
CV (%)	11	5	13	17	18	12

### 3.2. Modelado de la precipitación

La Figura 16 muestra los resultados de dos simulaciones realizadas en base a los datos de precipitación de Cámeron; se identifican los dos niveles de “sequía severa” (precipitación menor en un 20% al promedio) y “muy severa” (precipitación menor en un 25% al promedio). El comportamiento es bastante similar al del campo (ver sección 3.1.1.). En el Apéndice 6 se adjunta el programa en lenguaje *Glimso* con el cual se realizó esta simulación.

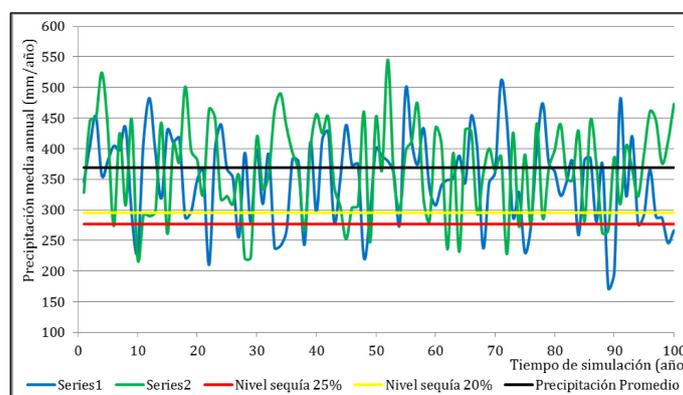


Figura 16. Resultado de dos simulaciones de lluvias aleatorias con sequías en base a los datos climáticos correspondientes a la estancia Cámeron, obtenidas por simulación con el programa *Glimso*. Se marcan los niveles que indican sequías “severas” (precipitaciones 20% menores de la media) (Series1) y “muy severas” (precipitaciones 25% menores de la media) (Series2). En estas simulaciones las precipitaciones tienen distribuciones de tipo normal.

En la Figura 17 se muestran, a modo de ejemplo, tres simulaciones a 100 años de precipitaciones con distribución gamma y la precipitación anual de campo obtenida para la estancia Cámeron de la base de datos CRU TS 2.1.

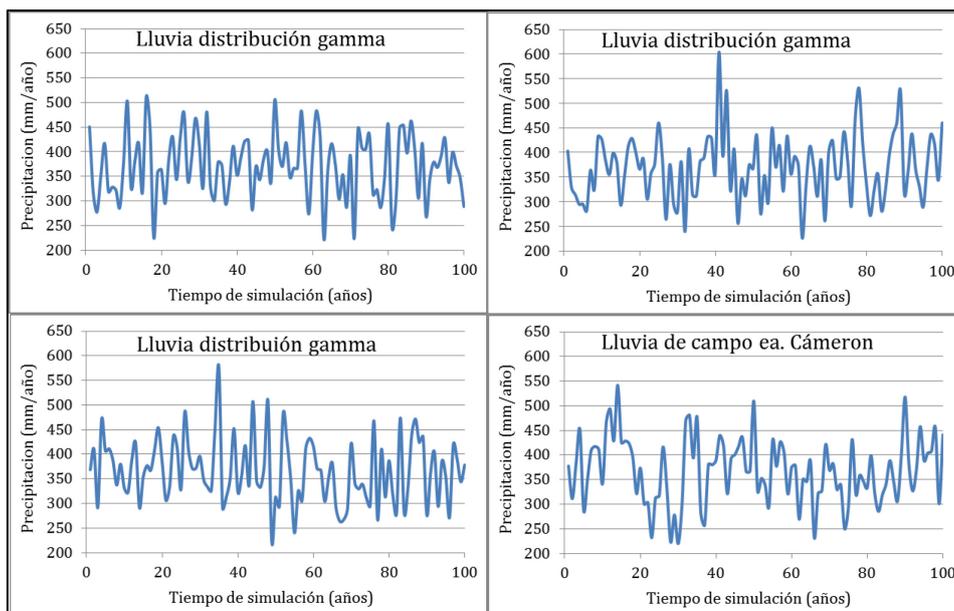


Figura 17. Resultado de tres simulaciones de precipitaciones (mm/año) con distribución gamma de la estancia Cámeron (Chile) y la precipitación anual de campo obtenida para la estancia Cámeron de la base de datos CRU TS 2.1.

Para poner a prueba el funcionamiento de estos modelos se llevaron a cabo análisis de distribución de frecuencias para evaluar si hay diferencias significativas entre el comportamiento de los datos simulados por los modelos con los de campo. En las Figuras 18 y 19 se muestran los histogramas de las tres tipos de distribuciones modeladas obtenidos para el Departamento de Florentino Ameghino y para la Ea. Cámeron, respectivamente. En las Figura 20 y 21 se muestran como diagrama de caja (*whisker*) los resultados del mismo análisis.

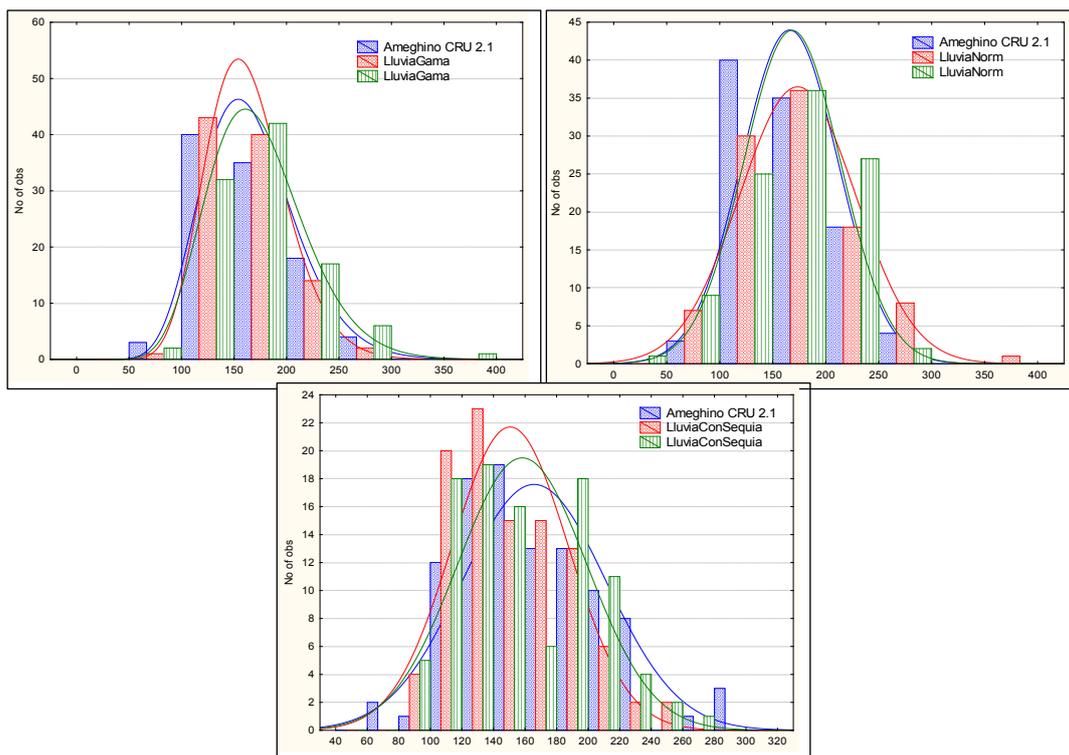


Figura 18. Resultados del análisis de la distribución de frecuencias de diferentes simulaciones del modelo de precipitaciones para el departamento Florentino Ameghino (Chubut). Gráfica superior izquierda: lluvias con distribución gamma, gráfica superior derecha: lluvias con distribución normal, y gráfica inferior: lluvias con sequía. En cada una de las gráficas, junto a los datos de “campo” (identificados como CRU 2.1) se presentan dos instancias independientes de simulaciones aleatorias.

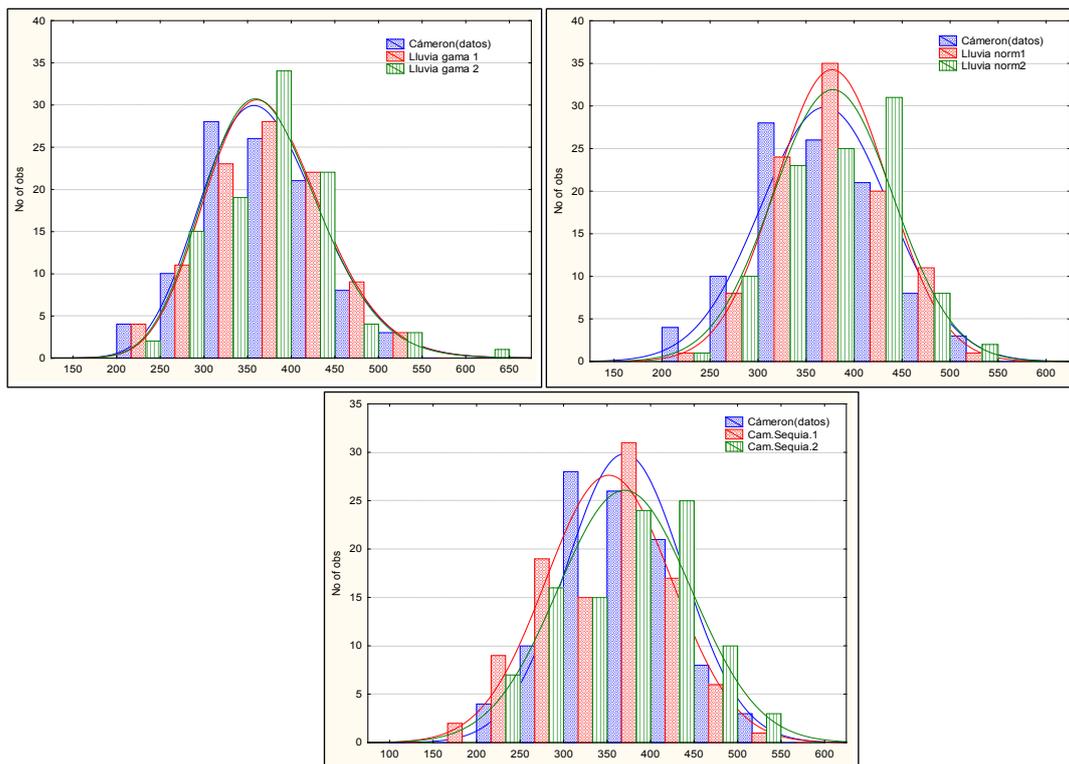


Figura 19. Resultados del análisis de la distribución de frecuencias de diferentes simulaciones del modelo de precipitaciones para la estancia Cámeron (Chile). Gráfica superior izquierda: lluvias con distribución gamma, gráfica superior derecha: lluvias con distribución normal, y gráfica inferior: lluvias con sequía. En cada una de las gráficas, junto a los datos de “campo” (identificados como CRU 2.1) se presentan dos instancias independientes de simulaciones aleatorias.

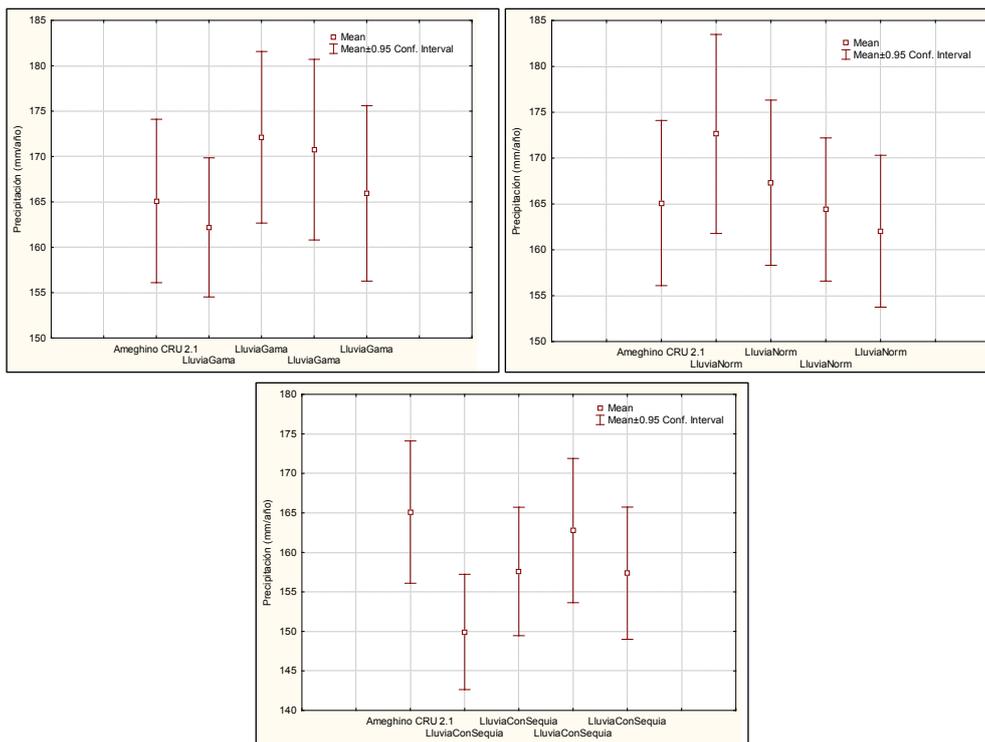


Figura 20. Diagrama de cajas obtenidas del análisis de distribución y frecuencias de diferentes simulaciones del modelo de precipitaciones para el departamento Florentino Ameghino (Chubut). Gráfica superior izquierda: lluvias con distribución gamma, gráfica superior derecha: lluvias con distribución normal, y gráfica inferior: lluvias con sequía.

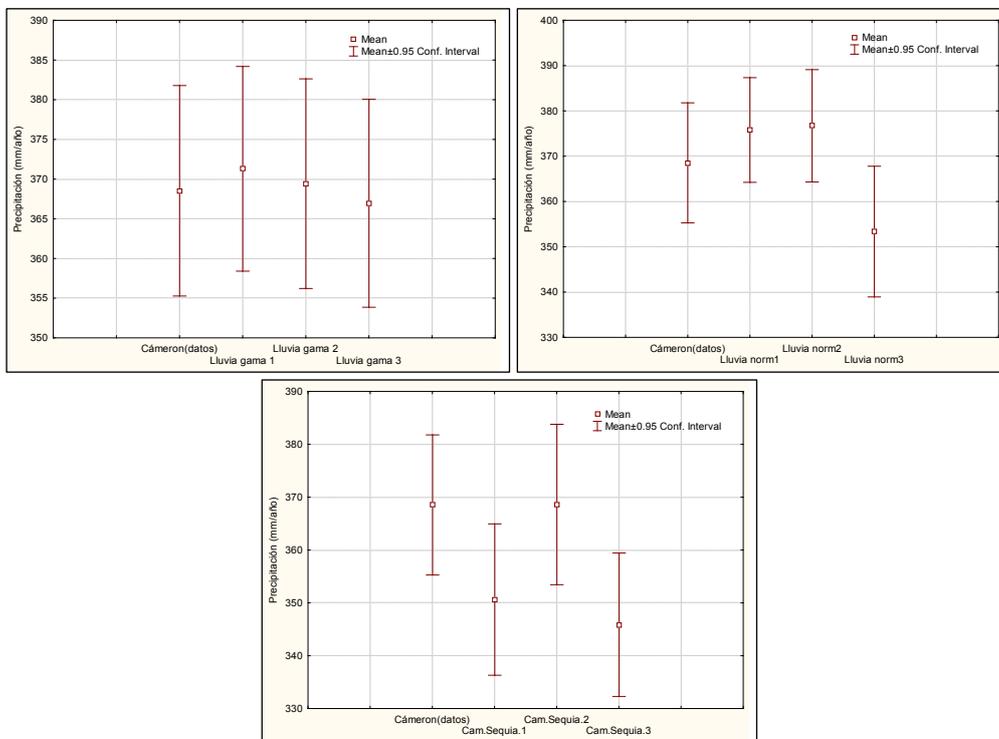


Figura 21. Idem Figura 20 para la estación Cámeron (Chile).

3.3. Modelado de la temperatura

En la Figura 22, a modo de demostración, se presentan los resultados de la programación en el lenguaje *Glimso* de tres simulaciones a 100 años de la temperatura de invierno (junio, julio y agosto) en la estancia Cámara en base a las estimaciones estadísticas del intervalo entre “inviernos severos” (en años), “la duración” (en años) e intensidad térmica (°C) de los mismos y la temperatura invernal promedio de campo obtenida para la estancia Cámara de la base de datos CRU TS 2.1.

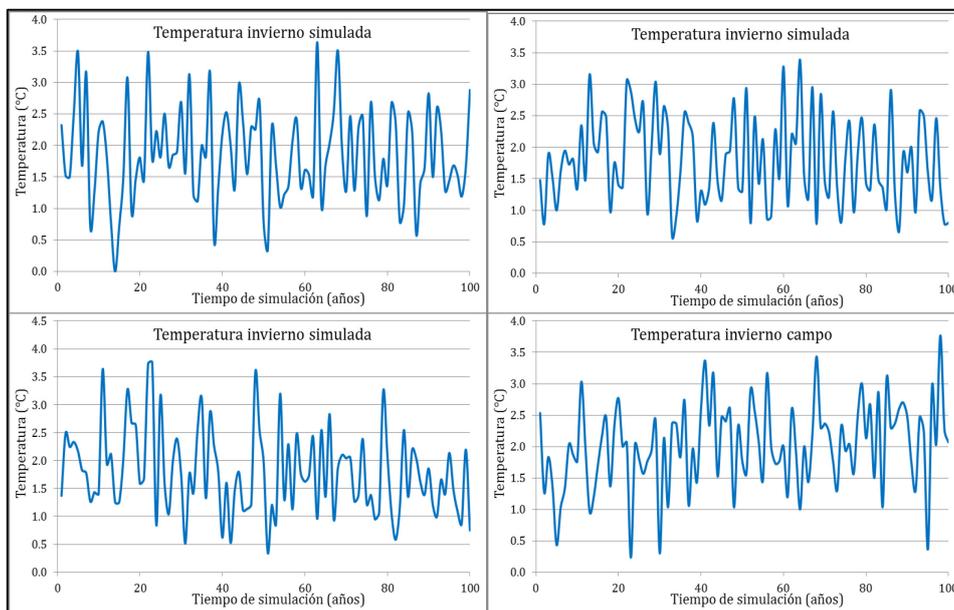


Figura 22. Resultados de tres simulaciones de temperatura de invierno (°C) en el programa *Glimso* con condición de “inviernos severos” y la temperatura de invierno de campo (gráfica inferior derecha) obtenida para la estancia Cámara de la base de datos CRU TS 2.

4. Discusión

El alto interés en los análisis de precipitación y otras variables climáticas, a largo plazo surge de la necesidad de evaluar el cambio climático y sus impactos en todas las escalas espaciales (Schneider *et al.*, 2008). Basándose en esta demanda, las organizaciones nacionales e internacionales iniciaron y apoyaron muchos programas de investigación y monitoreo. Se consideró que los datos obtenidos de la FAO (base de datos *New\_LocClim*) tienen la virtud de ofrecer desvíos y errores estándar de los datos, lo cual permite no solo calcular los límites de confianza sino

también evaluar el grado de variabilidad a nivel mensual y anual de las precipitaciones y las temperaturas. En el caso de la región de Río Mayo se observó una gran variabilidad la cual se debe a la fuerte heterogeneidad de la zona (pre-cordillera Andina), motivo por el cual las estaciones más próximas difieren ampliamente en sus datos. Los autores del programa *New\_LocClim* de la FAO recomiendan precaución en estas circunstancias (ver Apéndice 1) por lo cual para calcular las bandas de confianza de Río Mayo se tuvo que considerar el valor de al menos cuatro estaciones (ya que ése es el número mínimo de estaciones con el cual el programa calcula las bandas de confianza) pero para los análisis de productividad se usó el valor de precipitación de la estación más próxima, que es el más parecido a los datos de la bibliografía para ese sitio.

Como resultado de haber evaluado diferentes bases de datos y fuentes de información (datos aportados por el INTA para estancias), y de haber realizado numerosos análisis y ensayos para obtener la serie de datos lo más extensa y confiable posible, se observa una gran disparidad entre los valores obtenidos por los diversos métodos, principalmente para las áreas de interés de la prov. del Chubut. Por lo tanto, para evitar sumar errores debido al manipuleo de datos se optó por presentar y basar los estudios subsiguientes solo en base a la serie obtenida del CRU TS 2.1 para Chubut, y la serie resultante del CRU TS 2.1 más la interpolación con datos meteorológicos de Punta Arena para el caso de la Ea. Cámeron (se obtuvo un coeficiente de correlación muy alto y significativo entre las dos fuentes de datos).

Los patrones de distribución de las precipitaciones a lo largo del año son coherentes con lo observado por Paruelo *et al.* (1998) ya que se ve como la precipitación se concentra principalmente en invierno y en menor medida en otoño, mientras que en la época de crecimiento de la vegetación (primavera-verano) las precipitaciones son menores, lo que provoca un déficit hídrico en esa época. Según Paruelo *et al.* (1998) la cantidad total de agua que cae en estos pequeños eventos de lluvia se mantiene relativamente constante a lo largo de los años; en base a los coeficientes de variación estimados en este capítulo se observó que si bien hay mayor variabilidad en la región del SE de Florentino Ameghino (CV:

27%) que en estancia Cámeron (CV: 17%), estos resultados siguen siendo consistente con lo obtenido por Paruelo *et al.* (1998). En base al análisis de las estadísticas de sequía se observó que la duración de las sequías fue similar para Cámeron (1–1,4 años) que para Florentino Ameghino (0,9 – 1,2 años), pero el período entre sequías es mayor en Cámeron (8,8 – 10 años, según qué nivel de sequía se considere) mientras que en Florentino Ameghino el período entre sequías puede durar entre 3,7 y 3,9 años, lo que pone de manifiesto que el déficit hídrico es mayor en la zona de Florentino Ameghino que en la estancia Cámeron.

Si bien se consideró de interés llevar a cabo un análisis del NDVI debido a que, entre otros factores, es el más utilizado para estimar la productividad primaria neta aérea (Tucker y Sellers, 1986; Paruelo *et al.*, 1997), dado que se observó una importante discrepancia entre las predicciones de la regresión por pasos y los valores obtenidos de diferentes base de datos (*NeoClimatico* y datos proporcionados por Dra. Possé) se optó por no usar los valores de NDVI estimados por regresión ya que podrían no ser confiables.

Los resultados obtenidos con el método propuesto por Jobbágy *et al.* (2002) (ec.2) para estimar NDVI en función de las temperaturas –a pesar de que la ecuación fue calibrada por los autores para regiones con un rango de temperatura media anual comparables con la de los sitios aquí evaluados (0 a 10°C) –, se consideran poco satisfactorios ya que quedaban por fuera de los intervalos de confianza obtenidos de las bases de datos. Esto podría deberse a que los cambios de temperatura en el espacio están asociados a cambios en la composición de la comunidad vegetal, y los umbrales de temperatura para el crecimiento de las plantas pueden variar a lo largo de estos gradientes. Las plantas de ambientes fríos están adaptadas para crecer a temperaturas más bajas que las de ambientes más cálidos. Este cambio en la respuesta de la temperatura se observa para las plantas que viven bajo climas muy diferentes (Woodward, 1987), pero también en el mismo género de planta a lo largo de gradientes de la elevación dentro de una región (Woodward y Köhrner, 1987). Dado que no se han encontrado modelos adecuados para ajuste de NDVI para la zona de interés de esta tesis, se concluye que los valores más adecuados de NDVI son los provenientes de las propias bases de datos; y que debido a la

heterogeneidad presenta en la Patagonia no es factible obtener una ecuación de regresión generalizada ya que los riesgos de errores en la extrapolación son elevados.

Un análisis realizado para evaluar las correspondencias y/o discrepancias entre los datos observados de precipitación invernal de la Península Ibérica y de dos modelos climáticos globales se basó en comparar, por medio de un complejo análisis, los patrones de la media y la variabilidad y se estudió la adecuación de sus distribuciones promedio, así como sus modos de variabilidad (Nieto *et al.*, 2004). De igual manera, podemos concluir que los modelos de predicción climática aquí elaborados pueden considerarse como buenos descriptores del comportamiento de las precipitaciones y las temperaturas de campo de los sitios evaluados (Cámeron y Florentino Ameghino). Esta conclusión deriva de que no se encontraron diferencias significativas entre el comportamiento de los datos simulados con los de campo en las comparaciones de la variabilidad y la forma de las distribuciones, como se muestra en las Figuras 18 y 19. En las Figuras 20 y 21 se muestran como diagrama de caja (*whisker*) los resultados del mismo análisis.

## CAPÍTULO 4

### ANÁLISIS DE LA PRODUCTIVIDAD DE LA VEGETACIÓN Y DE LA CAPACIDAD DE CARGA DE HERBÍVOROS

---



Foto: Leticia Forte

## 1. Introducción

---

La principal actividad socio-económica de la Patagonia argentina es la ganadería ovina extensiva; esta región presenta un alto grado de deterioro o desertificación, siendo el inadecuado manejo del ganado ovino un factor importante en este proceso (Paruelo y Golluscio, 1994); para un adecuado aprovechamiento de los pastizales naturales es necesario estimar la disponibilidad del recurso forrajero, i.e. la producción primaria neta de la vegetación– principal fuente de alimentos para los herbívoros–, así como también estimar la capacidad de carga y/o receptividad de la vegetación para las diversas especies de herbívoros que lo utilizan.

La productividad primaria neta aérea (PPNA) es un atributo clave de los ecosistemas e integra en su valor diferentes aspectos de la estructura y funcionamiento de éstos, y es la fuente de la cual depende la productividad secundaria o biomasa de herbívoros (Paruelo *et al.*, 1999). Si bien la estimación de la productividad de los pastizales naturales no es sencilla, debido a la heterogeneidad espacial de la vegetación y su variación temporal, es necesario conocer la productividad de los pastizales y la disponibilidad de recursos de forraje para un adecuado manejo de los animales que usan esos recursos (Elissalde *et al.*, 2008).

Dado que la medición directa de la productividad primaria neta aérea en el campo es dificultosa y delicada, se suelen usar medidas indirectas que dependen de diferentes ecuaciones diseñadas para estimar la PPNA (Lauenroth *et al.*, 2006). Existe una variedad de trabajos en lo que se ha analizado la PPNA de diferentes pastizales del mundo, sin embargo se han publicado pocas estimaciones de PPNA para la Patagonia; Bertiller (1984) informó de la productividad de la estepa Distrito Central, y Defossé *et al.* (1990) informaron sobre la dinámica de la biomasa de los pastizales más méxicos del Distrito sub-andinas; Ares (1978) y Soriano (1983) estimaron la producción primaria de la estepa de gramíneas-arbustos del Distrito Occidental, pero sólo consideran la capa herbácea; Fernández-A *et al.* (1991) estimaron la PPNA de herbáceas (principalmente

pastos) y la vegetación leñosa en el Distrito Occidental de la Patagonia. Por otro lado, muchos de esos análisis de PPNA se llevaron a cabo a nivel de especie o tipo funcional y no de forma global o regional, lo cual es necesario para estimar la capacidad de carga de una región o sitio.

Existen diferentes modelos para estimar PPNA los cuales en general usan una o más variables ambientales como la precipitación, temperatura, escorrentía, etc.; otras se basan en índices que surgen de imágenes satelitales o sensores remotos, por ejemplo el NDVI, el EVI (*Enhanced Vegetation Index*), o el SAVI (*Soil-adjusted Vegetation Index*).

Se considera que, la capacidad de carga no es una atributo propio y estático de la vegetación sino más bien un sistema de equilibrio entre la densidad de la vegetación y de los herbívoros (Caughley, 1979), y se define como “capacidad de carga ecológica” para referirse los sistemas en los que se tiende a niveles de biomasa total de herbívoros menores (aunque con una mejor condición *per capita* de los herbívoros) y niveles biomasa de vegetación forrajera mayor. Conocer esos puntos de equilibrios o valores en términos de densidad de herbívoros es importante para poder realizar diferentes estudios sobre la dinámica poblacional de las especies, o cualquier aspecto de interés del sistema.

La capacidad de carga ( $K$ ) es un concepto que ha sido muy debatido y utilizado de formas muy diferentes (en particular por su diferente aplicación al ganado doméstico y a la fauna silvestre; Scarnecchia, 1990). Si bien originalmente el concepto fue considerado como un parámetro constante para un ambiente dado para un cierto conjunto de especies, rápidamente fue reemplazado por el concepto de un parámetro que fluctuaba de manera importante en función de muchas variables climáticas, físicas y biológicas (Bothma *et al.*, 2004). Adicionalmente, en el caso de los grandes herbívoros silvestres, la capacidad de carga es afectada por la presencia de herbívoros domésticos (y también viceversa). Ha habido muchas propuestas para estimar la capacidad de carga; en particular para la Patagonia argentina (Elissalde *et al.*, 2008) se han presentado varias formas de estimarla pero usando métodos que nunca se aplicaron a las poblaciones de guanacos (con la excepción de Lauenroth, 1998, quien hace una estimación aproximada).

Bothma *et al.* (2004) propone las siguientes definiciones; si bien las mismas reflejan la práctica tradicional y situación legal de Sudáfrica se puede considerar que tienen validez general:

(1) La carga de herbívoros por unidad de área (“*stocking density*”) expresa el número de animales silvestres de diverso tipo que pueden mantenerse en una dada unidad de tierra. La receptividad así considerada está basada en una decisión de manejo en relación a los objetivos de un establecimiento o estancia, pero que toma en cuenta la capacidad ecológica del hábitat para mantener los herbívoros silvestres (tanto pastoreadores como ramoneadores). Una baja capacidad de carga en relación a la capacidad ecológica del hábitat está orientada a la máxima producción por unidad animal (kg/animal), mientras que una alta capacidad de carga está orientada a la máxima producción por unidad de hábitat (kg/ha).

(2) La carga ganadera se refiere al área de tierra requerida para mantener una UG (Unidad Ganadera) para alcanzar el máximo beneficio, manteniendo la condición de la vegetación y los suelos de tal manera como para satisfacer las necesidades y aspiraciones de futuros usuarios de esa tierra. La carga ganadera generalmente se expresa en ha/UG.

(3) La “capacidad de pastoreo” (“*grazing capacity*”), para la fauna silvestre refleja el potencial productivo ecológico de la parte “pastoreable” de una unidad de vegetación homogénea; suele representar la superficie de tierra (ha) requerida para mantener una Unidad de Pastoreo (UP) (herbívoro pastoreador de gran tamaño) a lo largo de un período extenso de años sin producir deterioro de la vegetación o el suelo. Por ejemplo, en Sudáfrica el ñu (*Connochaetes taurinus*) de 180 kg de peso es usualmente considerado como 1 UP dado que es un herbívoro abundante, de gran tamaño, con una dieta fundamentalmente de pastos; en general la capacidad de pastoreo para la vida silvestre suele expresarse como UP/100 ha.

(4) La “capacidad de ramoneo” (“*browsing capacity*”), para la fauna silvestre refleja el potencial productivo ecológico de una porción “ramoneable” de una unidad de vegetación homogénea, y representa la superficie de tierra (ha) requerida para mantener una Unidad de Ramoneo (UR) a lo largo de un período extenso de años sin producir deterioro de la vegetación o el suelo. Por ejemplo, el gran kudu

(*Tragelaphus strepsiceros*) de 140 kg de peso es usualmente considerado como 1 UR dado que es un herbívoro abundante, de gran tamaño, con una dieta fundamentalmente de arbustos; de esta manera la capacidad de ramoneo para la vida silvestre suele expresarse como UR/100 ha.

En esencia, la capacidad ecológica de pastoreo y ramoneo de un hábitat es el máximo número de herbívoros de esos dos tipos que un área dada de tierra puede mantener a largo plazo y sin producir efectos negativos sobre los recursos biofísicos. Las capacidades de cargas propuestas rara vez son tan altas como las capacidades ecológicas de ramoneo y pastoreo. Para maximizar la producción de la vida silvestre en un establecimiento la capacidad económica de pastoreo y ramoneo se suele fijar en alrededor de un 70 – 80% de la capacidad de pastoreo o ramoneo (Bothma *et al.*, 2004); sin embargo, estos valores son muy variables y discutidos según las características de vegetación y de uso del sitio.

Se define aquí capacidad de carga como la cantidad de herbívoros que puede ser mantenida a largo plazo (de manera sustentable) por la vegetación de un lugar sin que se produzcan efectos negativos sobre el recurso pastizal o sus suelos.

En una primera etapa, se procedió a calcular la productividad primaria neta aérea a partir de diferentes variables ambientales, ya que la misma representa la principal fuente de energía para los herbívoros y constituye la variable más importante para estimar la capacidad de carga del sistema (Sala y Austin, 2000); en una segunda etapa se procedió a estimar la capacidad de carga considerando diferentes variables ambientales. Los siguientes análisis y estimaciones se realizaron por considerarse que tienen un efecto sobre la dinámica poblacional de los herbívoros y los resultados obtenidos serán utilizados en los análisis de los capítulos posteriores.

## 2. Metodología

### 2.1. Análisis de la PPNA

Dado que algunos autores sugieren establecer una relación entre la PPNA y la precipitación anual media (Paruelo *et al.*, 1999), se analizaron y compararon siete

regresiones para predecir PPNA en base a las lluvias propuesto por diferentes autores: Paruelo *et al.* (1999); Rabinovich *et al.* (1991); Sala *et al.* (1988); Hu *et al.* (2010); y un último método realizado en base a una recopilación datos de productividad y precipitaciones de la Patagonia. Son también diversos los autores que se basaron en el NDVI y el NDVI-I para estimar PPNA, por lo tanto se analizaron cuatro métodos para estimar PPNA a partir de NDVI propuestos por diferentes autores: Paruelo *et al.*, 1997 en base al NDVI y en base al NDVI-I; Paruelo *et al.* (2004) y Buono *et al.* (2010).

### 2.1.1. Predicción de la PPNA en función de la precipitación

Los datos de las precipitaciones (mm/año) usados para estimar la PPNA se obtuvieron del programa *New\_LocClim* (ver Capítulo 3 Sección 3.1.1) para Reserva Cabo Dos Bahías (muy próxima a la ciudad de Camarones por ende con los mismos valores de precipitación), Península Valdés y Río Mayo. Para el Dpto. de Florentino Ameghino se usaron los valores promedios obtenidos de 102 años de la serie de la base de datos CRU TS 2.1 (1901 – 2002), y para la estancia Cámeron la serie de 111 años obtenidos de la base de datos CRU TS 2.1 más interpolación con estación meteorológica de Punta Arenas (1901 – 2011).

#### 2.1.1.1. Método de Paruelo *et al.* (1999)

Con la finalidad de evaluar la eficiencia en el uso de la precipitación (PUE, o *Precipitation Use Efficiency*) de la vegetación, Paruelo *et al.* (1999) llevaron a cabo un análisis de la relación entre mediciones de campo de la PPNA y las lluvias a lo largo de un gradiente de precipitación (en un rango de aproximadamente 200 a 1200 mm/año) en 11 sitios (siete de la "Región de los Pastizales Centrales" de los EE.UU. y cuatro de Eurasia), obteniendo el siguiente modelo de regresión lineal (ecuación 3)

$$PPNA = - 49,4 + 0,64 R \tag{3}$$

donde *R* es la precipitación (mm/año) y la PPNA está dada en unidades de gramos de materia seca por metros cuadrados por año (gMS/m<sup>2</sup>/año). El resultado de esta regresión fue estadísticamente significativo (*r*<sup>2</sup>= 0,73, *p*< 0,001). Para su uso los

resultados de la PPNA fueron convertidos a unidades de kgMS/ha/año (kilogramos de materia seca por hectárea por año).

En un segundo análisis Paruelo *et al.* (1999) utilizaron los datos de la integral anual del Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI-I) como un sucedáneo de la PPNA (en gMS/m<sup>2</sup>/año) de 19 sitios de pastizales de la región del centro de Norte América y lleva a cabo una regresión lineal entre la PPNA y las correspondientes precipitaciones ( $R$ , mm/año). La ecuación resultante de la regresión está dada por (ecuación 4):

$$PPNA = - 19,7 + 0,48 * R \quad 4$$

El resultado de la regresión fue estadísticamente significativo ( $r^2= 0,78$ ,  $p < 0,001$ ). Después de aplicada la regresión se convirtieron los resultados a kgMS/ha/año.

#### 2.1.1.2. Método de Sala *et al.* (1988)

Sala *et al.* (1988) con el objetivo de evaluar a los patrones espacio temporales de la producción anual analizaron datos de 9498 pastizales de Estados Unidos, con una amplia variedad de condiciones climáticas: rangos de precipitación de 260 a 1200 mm/año, y temperatura media anual entre 3°C y 22°C; analizando los sitios de forma individual y luego agrupándolos para hacer análisis a nivel/escala regional. A escala sitio evaluaron la interacción entre el clima y la capacidad de retención de agua del suelo como determinantes de la producción primaria para poner a prueba la hipótesis de la textura inversa (Noy-Meir, 1973), que sostiene que la producción en las regiones secas debe ser mayor en suelos de textura gruesa (baja capacidad de retención de agua) que en suelos de textura fina (alta capacidad de retención de agua). Evaluaron a escala regional la importancia de las variables climáticas como determinantes del patrón espacio-temporal de la productividad.

La variabilidad en la producción a nivel de sitio se explica por dos variables, la precipitación anual y la capacidad del suelo para retener el agua. A nivel regional la precipitación anual explicó una gran parte de la variabilidad en la producción mientras que ninguna de las otras variables mejoró significativamente el modelo (las variables climáticas que pusieron a prueba a nivel regional fueron

evapotranspiración potencial, temperatura, precipitación, índice precipitación: evapo-transpiración potencial). Así, a nivel regional la predicción de la PPNA ( $\text{gMS}/\text{m}^2/\text{año}$ ) en base a la precipitación media anual ( $R$ ,  $\text{mm}/\text{año}$ ) quedó dada por la ecuación (5):

$$PPNA = - 34 + 0,6 R \quad 5$$

El ajuste de la regresión a los datos fue estadísticamente significativo ( $r^2=0,9$ ,  $p<0,01$ ). Después se aplicó esta regresión a los datos de los seis sitios de Chubut y uno de Chile, y los resultados se convirtieron a unidades de  $\text{kgMS}/\text{ha}/\text{año}$ .

La ecuación (5) se puede expresar:

$$PPNA = 0,6 (R - 56,67) \quad 6$$

donde, siguiendo lo propuesto por Noy-Meir (1973), 0,6 representa la pendiente de la ecuación y puede interpretarse como la eficiencia del uso del agua de la vegetación ( $\text{g}/\text{m}^2/\text{mm}$ ) y el coeficiente 56,67 ( $\text{mm}/\text{año}$ ) representa las pérdidas de agua por evaporación y escorrentía, conocido como "intercepto de producción cero".

### 2.1.1.3. Método de Rabinovich et al. (1991)

Rabinovich et al. (1991) usaron una regresión lineal para estimar la PPNA ( $\text{kgMS}/\text{ha}/\text{año}$ ), donde la precipitación ( $R$ ,  $\text{mm}/\text{año}$ ) era la variable independiente y que estaba basada en una compilación de la relación entre dichas variables con datos de diferentes partes del mundo presentados por Lauenroth (1979). A dichos pares de valores se agregaron los datos de cinco sitios de Argentina bajo condiciones áridas y/o semi-áridas (climáticas y de productividad) que son similares a las de la región de este estudio (los sitios agregados fueron: San Guillermo en la Provincia de San Juan; Pampa Galeras en Perú; Reserva Provincial La Payunia en la Provincia de Mendoza; Abra Pampa en la Provincia de Jujuy; y sitios del NO de Patagonia). La regresión se basó en un total de 57 sitios y está dada por la ecuación (7):

$$PPNA = 5,313 (R - 66,89) \tag{7}$$

donde  $R$  es la precipitación (mm/año) y la PPNA está en unidades de kgMS/ha/año. El coeficiente de determinación fue relativamente más bajo ( $r^2=0,53$ ); el desvío estándar de la pendiente (5,31) es  $\pm 0,67$ . En este caso, 5,31 representa la eficiencia del uso del agua de la comunidad en kg/ha/mm (o su equivalente, 0,531 g/m<sup>2</sup>/mm) y 66,89 (mm/año) representa el “intercepto de producción 0”.

*2.1.1.4. Método de Hu et al. (2010)*

Hu *et al.* (2010) sugirieron que el uso eficiente de las precipitaciones, PUE (*Precipitation Use Efficient*) aumenta de manera casi lineal a valores bajos de precipitaciones para luego disminuir con el aumento de la precipitación anual media a escala continental y mundial. Estos autores proponen un modelo conceptual que describe mediante un modelo exponencial la relación entre la ANPP y la precipitación media anual.

Hu *et al.* (2010) llevaron a cabo un análisis de la variación espacio-temporal del PUE a lo largo una transecta de 4500 km que atraviesa los pastizales templados y alpinos de China, y proponen un modelo exponencial donde la relación PPNA–Lluvia es de tipo exponencial. Estos autores analizaron datos de 580 sitios de Mongolia y NE de China, en la región fitogeográfica conocida como la Estepa Euroasiática, caracterizada por tener pastizales de clima templado-frío en donde la precipitación es el principal factor limitante en el crecimiento de las plantas; Hu *et al.* (2010) llevaron a cabo dos regresiones que vinculaban la PPNA y las lluvias; una en base a los 580 pares de valores usando los datos de toda la transecta (ecuación 8), y otra en base a 56 pastizales que contenían información de series de tiempo mucho más largas (ecuación 9):

$$PPNA = 22,53 \exp^{0,004 R} \tag{8}$$

$$PPNA = 24,47 \exp^{0,005 R} \tag{9}$$

donde PPNA estaba expresada en g/m<sup>2</sup>/año, y  $R$  en mm/año.

2.1.1.5. Método en base a una recopilación de datos de la Patagonia

Si bien muchos autores sugieren que la relación entre la PPNA y la precipitación para el rango de precipitación de 200 – 1300 mm/año es de tipo lineal (Sala *et al.*, 1988; Sala y Austin, 2000; Irisarri *et al.*, 2012), se consideró de interés evaluar otro tipo de relaciones entre estas variables.

A partir de datos de lluvias (en un rango de 120 mm a 556 mm anuales) y de productividad de diferentes tipos de pastizales de la Patagonia presentados en Elissalde *et al.* (2008), se llevó a cabo una regresión logarítmica y obteniéndose la ecuación (10):

$$PPNA = 66,276 \ln(R) - 297,98 \tag{10}$$

donde PPNA se expresa en g/m<sup>2</sup>/año, R en mm/año. La regresión resultó ser estadísticamente significativa, con un coeficiente de regresión r<sup>2</sup>= 0,7745.

Se compararon los resultados de la predicción de la PPNA con datos de la bibliografía obtenidos en terreno con el fin de evaluar cuál de estos modelos de PPNA era el más adecuado para ser usado en las áreas de interés de esta Tesis; es decir, se evaluó que las productividades predichas por el modelo estuvieran dentro del rango de las que se han medido en el terreno en zonas patagónicas (Tabla 15).

Tabla 15. Valores de productividad primaria neta aérea en kgMS/ha/año estimados a campo y sus los valores de precipitaciones (mm/año) consideradas por los respectivos autores para diferentes sitios de la Patagonia.

Lugar	PPNA	Precipitación	Fuente/ Referencia
Río Mayo	560	154	Jobbagy y Sala, 2000
Distrito del Monte (estepa arbustiva)	540	184	Bertiller <i>et al.</i> , 2001 (*)
Ecotono del Monte (estepa arbustivo herbácea de <i>Stipa</i> y <i>Chuquiraga</i> )	462	254	Beeskow <i>et al.</i> , 1995
Distrito del Golfo de San Jorge	448	243	Bertolami <i>et al.</i> , 2005
Distrito Central	200	150	Bertiller, 1984

(\*)citado en Elissalde *et al.*, 2008.

2.1.2. Predicción de la PPNA en función del NDVI

El uso de los índices derivados por los de sensores remotos son considerados por muchos autores como una opción rápida y no destructiva para medir la PPNA (Prince, 1991, citado en Irisarri *et al.*, 2012) con gran área de cobertura, alta resolución temporal y moderada resolución espacial (Irisarri *et al.*, 2012). Irisarri *et al.* (2012) analizaron la variación espacio temporal de la PPNA en mallines de la región sub-andina de la Patagonia y desarrollaron modelos de predicción de PPNA a partir de sensores remotos; concluyeron que entre los dos índices espectrales (NDVI y EVI), NDVI se comportó ligeramente mejor que EVI. Así mismo, existen diversas propuestas para estimar la PPNA en base al NDVI. Se analizaron para nuestra área de estudio las siguientes regresiones.

2.1.2.1. Método de Paruelo *et al.* (1997) a partir del NDVI

A partir de la relación  $NDVI = a + b * PPNA$ , Paruelo *et al.* (1997) presentan diferentes valores de los parámetros  $a$  (intercepto de la regresión) y  $b$  (pendiente de la regresión) obtenidos por otros autores, a la vez que proponen valores de 0,1038 para  $a$  y 0,00048 para  $b$ . A partir de dicho modelo se despejó la función para obtener la relación inversa, es decir, para estimar PPNA a partir de NDVI, obteniéndose la ecuación 11:

$$PPNA = (NDVI - a) / b = (NDVI - 0,1038) / 0,00048$$

$$PPNA = 2083,3 NDVI - 216,25 \tag{11}$$

Existe una variedad de ecuaciones con diferentes valores de  $a$  y  $b$  según diferentes sitios y autores, los cuales tienen diferente bondad de ajuste. Dichos valores de  $a$  y  $b$  fueron evaluados y analizados pero dado que se obtenían resultados poco satisfactorios (i.e., valores negativos o valores excesivamente altos de PPNA) no se tuvieron en cuenta en el presente trabajo de Tesis. Por consiguiente, se decidió sólo tener en cuenta aquellas regresiones cuyos parámetros resultaban en un coeficiente de determinación  $r^2$  igual o superior a 0,8 y que las características de los sitios fueran comparables a las áreas aquí estudiadas.

2.1.2.2. Método de Paruelo et al. (1997) a partir del NDVI-I

Paruelo et al. (1997) sugirieron que la relación ANPP–NDVI no es lineal a lo largo de todo el rango de ANPP. Estos autores usando un promedio de 4 años de datos de 19 sitios la Región Central de Estados Unidos (dominado por pastizales perennes templados, con precipitación media anual de 280 – 1150 mm) llevan a cabo una calibración empírica de la relación entre la integral anual del NDVI (NDVI-I) y ANPP.

Para estimar el NDVI-I, estos autores primero obtienen del EROS (*Earth Resources Observation System*) una composición del NDVI máximo una vez cada dos semanas para los 4 años de estudio (1990, 1991, 1992 y 1993) y luego suman los productos de NDVI para cada fecha por la proporción del año de cobertura de cada composición (0,0411, 15/365 días). Estos autores proponen un modelo de tipo lineal (ecuación 12) y uno de tipo exponencial (ecuación 13):

$$PPNA = - 181 + 1864 \text{ NDVI-I} \tag{12}$$

$$PPNA = 3803 \text{ NDVI-I}^{1,9028} \tag{13}$$

El coeficiente de correlación obtenido por Paruelo et al. (1997) para la regresión de la ecuación 12 es  $r^2= 0,89$  ( $n= 19, p< 0,0001$ ), y para la ecuación 13 es  $r^2= 0,92$  ( $n= 19, p< 0,0001$ ).

Por su parte, estos autores encontraron que para las zonas matorrales de América del Norte, con valores de PPNA más bajos que los 19 sitios considerados, el NDVI-I promedio es de 0,07, lo que corresponde a un PPNA negativo según el modelo lineal, mientras que el modelo potencial para esas áreas arrojó resultados satisfactorios. Esto proporciona un apoyo adicional para usar el modelo no lineal en las estimaciones de PPNA en función del NDVI, sobre todo en el extremo inferior del dominio (Paruelo et al., 1997).

2.1.2.3. Método de Paruelo et al. (2004)

Paruelo et al. (2004) llevaron a cabo un modelo de la relación PPNA–NDVI a partir datos de la región oeste de la Patagonia correspondientes a los Distrito Occidental

y Sub-Andino (Soriano, 1956), abarcando un clima templado frío, húmedo hacia los Andes (más de 1000 mm de precipitación anual) y árido en el extremo este (menos de 150 mm de precipitación). Estos autores seleccionaron 18 sitios los cuales incluyen diferentes clases fisonómicas de vegetación (un mallín, dos estepas herbáceas, cinco estepas gramíneo-arbustivas, cinco estepas arbustivo-graminosas, tres estepas arbustivas, y dos sitios de semi-desierto), y calcularon la PPNA a campo en la estación en que se producía el pico de la biomasa (diciembre-enero) y la compararon con el NDVI derivado de las imágenes del LandSat TM al 30 de diciembre de su respectivo año, y obtuvieron el siguiente modelo de regresión (14):

$$PPNA = 7951,5 \text{ NDVI} - 1088,4 \tag{14}$$

El coeficiente de correlación fue de  $r^2 = 0,84$  ( $n = 15, p < 0,01$ ).

#### 2.1.2.4. Método de Buono et al. (2010)

Buono et al. (2010) con el fin de describir la dinámica estacional de la producción primaria neta dentro de los mallines de la Patagonia (Río Mayo), diferenciaron tres zonas dentro de un mallín y para cada zona seleccionaron 6 sitios y midieron la PPNA a campo en la época de pico de biomasa, y para esa misma época estimaron el promedio de NDVI de cada una de las tres zonas seleccionadas dentro de un mallín. Con estos datos construyeron un modelo de regresión de tipo lineal entre PPNA y NDVI (ecuación 15) el cual tuvo un coeficiente de correlación  $r^2 = 0,96$  ( $n = 5, p < 0,01$ ),

$$PPNA = 592,9 \text{ NDVI} - 65 \tag{15}$$

---

## 2.2. Análisis de la capacidad de carga de herbívoros.

---

### 2.2.1. Predicción de $K$ en función de PPNA: método de Rabinovich et al. (1991)

---

Según Rabinovich et al. (1991) la capacidad de carga está directamente relacionada con la PPNA mediante la ecuación de regresión (16):

$$K = CF (PPNA * 100) / (DR * 365) \quad 16$$

donde K es la capacidad de carga de herbívoros en individuos/km<sup>2</sup>, los factores 100 y 365 son factores de conversión de ha a km<sup>2</sup> y de días a años, respectivamente; DR es el requerimiento de la ingesta promedio (kg de MS/día, donde MS es materia seca) de una especie dada de herbívoro, y CF es un factor de corrección de consumo que representa la proporción de la productividad primaria que puede ser efectivamente utilizada por los herbívoros de manera sustentable.

Para aplicar la ecuación 16 a los guanacos se tomó DR = 1,734 kgMS/día (Sarasqueta y de Lamo, 1995), que es del orden del propuesto por otros autores (San Martín y Bryant, 1989), que sostienen que en los camélidos sudamericanos el requerimiento dietario es del orden del 1,8 – 2% de su peso en vivo, en contraste con el 3% o más propuesto para otros rumiantes; este requerimiento dietario de los guanacos indica un consumo de 620 kgMS/guanaco/año.

El valor de CF es difícil de estimar, ya que varía con los tipos de pastizales, con la especie y tipo de herbívoro (ramoneadores, pastoreadores, etc.), con la eficiencia metabólica de la especie de herbívoro, y con el uso del pastizal y la densidad de los herbívoros. Se han propuestos diferentes valores, Seligman (comunicación personal) sugiere un CF de entre 10% y 30% de la PPNA que se produce anualmente; Delaney y Happold (1979, citado en Rabinovich *et al.*, 1991) proponen un 19% para ungulados; para Crawley (1983, citado en Rabinovich *et al.*, 1991) es menor a 10%; Lamotte (1983) ha estimado el CF entre 8% y 20%; y Phillipson (1975) lo estimó en 8% para elefantes. El caso de los herbívoros ramoneadores está mejor estudiado: en África los ramoneadores rara vez son capaces de utilizar más del 10% de la biomasa vegetal de un área dada (Owen y Wiegert, 1967; Von Holdt, 1999, ambos citados en Bothma *et al.*, 2004); de hecho en general ese porcentaje es bastante menor que el 10% (Emslie y Adcock, 1994; Von Holdt, 1999; ambos citados en Bothma *et al.*, 2004).

Se realizaron estimaciones, para diferentes sitios, de los valores de K que se obtienen al variar el CF; los resultados se presentan en la Tabla A3 del Apéndice 7.

También se llevó a cabo un análisis exhaustivo de este parámetro y un resumen de esas estimaciones se muestran en la Tabla 16.

Como se puede observar en las estadísticas basadas en estas 16 estimaciones bajo condiciones de climas, suelos y herbívoros son sumamente dispares, el promedio es de aproximadamente  $CF = 0,2$ , pero además es relativamente variable ( $CV = 59,1\%$ ), aunque los límites de confianza inferior y superior al 95% son de 0,1 y 0,25, respectivamente. En base a este análisis apoyado en datos de la bibliografía se decidió utilizar un valor de  $CF = 0,2$ .

Tabla 16. Algunas estimaciones del factor CF (fracción de la productividad primaria aérea neta que es consumida por los herbívoros de manera sustentable).

Fuente	Lugar	Tipos de herbívoros	CF
Deregibus (1997)	Patagonia		0,08
	San Luis	Ganado (vacuno)	0,20
	NE Argentino		0,35
Taylor y Walker (1978)	SE de Rhodesia (África)	Fauna silvestre	0,32
		Fauna doméstica	0,18
Bothma <i>et al.</i> (2004)	Sudáfrica	Ñu, kudu, zebras	0,21
Vickery (1972)	Armidale (Australia)	Ovejas merino (10 UGO/ha)	0,40
Stuth <i>et al.</i> (1981)	Texas (EE.UU)		0,30
			0,04
		Toros y vacas con crías	0,05
			0,07
Delagarde <i>et al.</i> (2011)	INRA: Agro-campo (Francia y España)		0,13
		Vacunos	0,18
			0,24
Wickstrom <i>et al.</i> (1984)	EE.UU		0,07
		Alces y ciervos	0,23
<b>Promedio global de las diferentes situaciones =</b>			<b>0,19</b>
IC inferior 95% =			0,13
IC superior 95% =			0,25
N = 16; Desv. est. = 0,11; Coef. Var. = 59,1%			

2.2.2. Predicción de *K* en función de forraje disponible: método de Golluscio (2009)

Golluscio (2009) estimó la receptividad ganadera (equivalente a la capacidad de carga, *K*, para la fauna silvestre) a partir de la relación entre el forraje disponible (*FD*) y el consumo individual anual (*CIA*) según la ecuación (17):

$$K = FD/CIA \tag{17}$$

donde *FD* representa la disponibilidad de forraje (kgMS/ha/año) y *CIA* es el consumo individual anual, expresado en unidades de kg de materia seca consumido por individuo por año (kgMS/ind/año). Para la estimación de la disponibilidad de forraje (*FD*), Golluscio (2009) propone el Método de la Productividad Primaria Neta Aérea (MPPNA) según la fórmula (17.b):

$$FD = PPNA * IC \tag{17.b}$$

donde *IC* es el índice de cosecha, que representa el porcentaje de la PPNA (kgMS/ha/año) que puede ser consumido en un sistema productivo dado, y que a su vez se calcula por medio de la fórmula (17.c):

$$IC(\%) = -5,71 + 0,7154 PPNA^{0,5} \tag{17.c}$$

Esta ecuación de regresión fue construida por Oesterheld *et al.* (1992) que indica el consumo de los herbívoros domésticos como % de la PPNA.

Las ecuaciones (17) y (17.b) permite despejar la ecuación de la capacidad de carga, que finalmente puede expresarse como:

$$K = (PPNA * IC)/CIA \tag{17.d}$$

y a partir de la ecuación (17.c) y (17.d) se obtiene una expresión operativa (ecuación 18) en base a la ecuación (18):

$$K = \frac{PPNA(-5,71 + 0,7154 PPNA^{0,5})}{CIA} \tag{18}$$

Aunque se cuente con los valores de productividad del pastizal, no toda ella es forraje, muchas especies de plantas no son pastoreadas por los herbívoros (domésticos o silvestres), otras solo son aprovechadas parcialmente, lo cual

complica aún más estimar la disponibilidad forrajera para los animales (Elissalde *et al.*, 2008); incluso, no todas las especies forrajeras son aprovechadas de igual forma por los herbívoros silvestres y los domésticos, y hay especies que son pastoreadas o ramoneadas por una especie de herbívoro y no por otra. Por esta razón, se decidió evaluar métodos alternativos que usen variables independientes de la PPNA (por ejemplo, las lluvias) como indicadores/predictoras de la capacidad de carga  $K$  del pastizal.

### 2.2.3. Predicción de $K$ en función de las precipitaciones: método de Coe *et al.* (1976)

---

Se evaluó el método propuesto por Coe *et al.* (1976) que relaciona la biomasa de herbívoros con las precipitaciones mediante la siguiente fórmula (19),

$$\log_{10}(Y) = 1,75596 \log_{10}(X) - 1,2202 \quad 19$$

donde,  $Y$  es la biomasa de herbívoros ( $\text{kg}/\text{km}^2$ ), y  $X$  es la precipitación ( $\text{mm}/\text{año}$ ). Esta regresión resultó significativa ( $r^2 = 0,799$ ;  $N = 24$ ,  $p < 0,05$ ), y si bien está basada en datos de la sabana africana y refleja condiciones diferentes a las del área de este estudio, se consideró de interés compararla con los resultados obtenidos por los otros métodos aquí utilizados.

### 2.2.4. Predicción de $K$ en función del NDVI: método de Oosterheld *et al.* (1998)

---

A partir de datos de NDVI y de carga ganadera (en  $\text{kg}/\text{ha}$ ) de 63 sitios (diferentes localidades de las provincias de Corrientes, Entre Ríos, Buenos Aires, La Pampa, San Luis, Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz) Oosterheld *et al.* (1998) obtuvieron la siguiente ecuación de regresión (20) que relaciona el NDVI con la biomasa de herbívoros:

$$\log_{10}(B) = 2,35359 \log_{10}(\text{NDVI}-I) + 3,1593 \quad 20$$

donde  $B$  es la biomasa de la carga de los herbívoros ( $\text{kg}/\text{ha}$ ) que incluye el ganado vacuno, ovino, caprino y equino; y el NDVI-I es el estimado por el método de la

ponderación anual (ver Cap.3, Sección 3.1.3); el coeficiente de regresión fue  $r^2=0,90$  ( $p < 0,001$ ).

Dado que los distintos sitios utilizados en (Oosterheld *et al.*, 1998) cubrían un rango de lluvias anual de 123 – 1611 mm/año, en la presente Tesis se optó por llevar a cabo un análisis de regresión solo en base a las cuatro provincias estrictamente patagónicas (Chubut, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz) y eliminar los datos de las provincia extra-patagónicas; de esta manera el número de sitios con dato (o sea, el “N” de la regresión) se redujo de 63 a 45 y se obtuvo la siguiente ecuación de regresión:

$$\log_{10}(B) = 1,0804 \log_{10}(NDVI-I) + 2,0098 \quad 21$$

Si bien el coeficiente de regresión ( $r^2= 0,438$ ) es menor al de la ecuación desarrollada por Oosterheld *et al.* (1998) es estadísticamente significativo ( $p < 0,001$ ).

---

### 2.3. *K ambiental vs. K demográfica*

---

Existen numerosos modelos para estimar la capacidad de carga de herbívoros a partir de variables ambientales –denominaremos esta capacidad de carga como *K ambiental* –, los cuales en general no consideran la composición de especie vegetales del pastizal, y los que la consideran suelen ser modelos complejos que no son fácilmente llevados a la práctica; por ello no han sido incorporados en esta Tesis. Por otra parte, evaluar la composición de especies en base al porcentaje de especies palatables y no palatables es también complejo ya que esta *palatabilidad* no es igual para todos los herbívoros (existen especies que pueden ser consumidas por algunos herbívoros y no por otros).

Por su parte, algunos autores (Marino *et al.*, 2016) sugieren que la capacidad de carga en especies con estructuras sociales con sistemas de defensa del recurso alimenticio –como es el caso de los guanacos– está determinada por otros factores además de la disponibilidad de forraje, y sostienen que en estos casos la capacidad de carga debería ser estimada a partir de modelos de tipo demográficos – denominaremos esta capacidad de carga como la *K demográfica* –. En general la *K demográfica* suele ser

menor que la  $K_{ambiental}$ , lo cual en el caso del guanaco podría estar reflejando, de manera indirecta, tanto la distribución jerárquica del recurso alimenticio dada por el carácter territorial de los machos relinchos como también la eficiencia metabólica y la capacidad de consumo de especie con valor forrajero pobre.

Dado que en la Sección 3.2.2 del Capítulo 5 se presenta el desarrollo de los modelos demográficos poblacionales, en este capítulo sólo se presentarán, con fines comparativos, sólo los resultados de la capacidad de carga obtenida por los modelos basados en la precipitación y otras variables ambientales, por lo cual se la identifica como  $K_{ambiental}$ .

### 3. Resultados

#### 3.1. Análisis de la PPNA

##### 3.1.1. Predicción de la PPNA función de las precipitaciones

En la Tabla 17 se resumen los resultados obtenidos al aplicar las ecuaciones (3), (4), (5–6), (7), (8), (9) y (10) que predicen la productividad primaria neta aérea (PPNA, en kgMS/ha/año) a partir de la precipitación anual (mm) para diferentes sitios.

Tabla 17. Productividad primaria neta aérea (PPNA) calculadas a partir de las precipitaciones según diferentes modelos de regresión, en base a las ecuaciones (3) y (4) propuestas por Paruelo *et al.* (1999); la ecuación (5) (o su equivalente la ec.6) de Sala *et al.* (1988); la ecuación (7) de Rabinovich *et al.* (1991); la ecuación (8 y 9) de Hu *et al.* (2010); y la regresión obtenida a partir de datos de de la Patagonia ecuación (10). Los datos de las precipitaciones (mm/año) se obtuvieron del programa *New\_LocClim* (método de interpolación de Cressmanns) y del programa CRU TS 2.1.

Sitio/estancias	mm/año	Ec.3	Ec.4	Ec.5-6	Ec.7	Ec.8	Ec.9	Ec.10
Rva.Cabo Dos Bahías	189,4	718,1	712,1	796,4	650,9	480,6	630,8	495,6
Península Valdés	228,8	970,3	901,2	1032,8	860,2	562,6	768,2	620,9
Río Mayo	154,0	491,6	542,2	584,0	462,8	417,1	528,5	358,5
Eas. F. Ameghino	165,4	565,2	597,4	653,0	523,9	436,8	559,8	406,2
Ea. Cámeron	369,2	1868,9	1575,2	1875,2	1606,2	986,6	1550	938,0

En la Figura 23 se muestran gráficamente el comportamiento de los siete modelos de regresión usados para estimar la PPNA (kgMS/ha/año) a partir de las precipitaciones (mm/año).

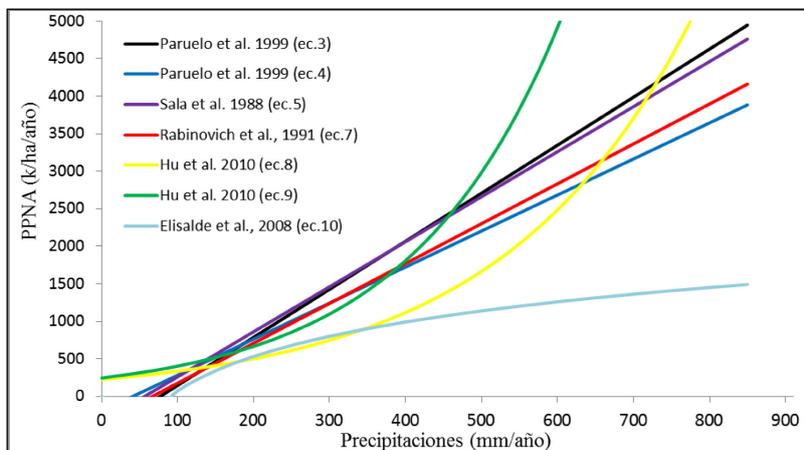


Figura 23. Comportamiento de los siete modelos de regresión analizados para la estimación de la productividad primaria aérea neta (PPNA, kgMS/ha/año) a partir de las precipitaciones (mm/año).

De estos resultados se decidió utilizar para futuros análisis los valores de PPNA obtenidos por el método correspondiente a la ecuación 7 de Rabinovich *et al.* (1991):  $PPNA = 5,313 \cdot (R - 66,89)$ , donde la PPNA es la productividad primaria aérea neta anual (en kgMS/ha/año), y R representa las lluvias en mm/año. El principal criterio utilizado para tomar esta decisión estuvo basado en que los valores predichos de la PPNA por dicha ecuación para algunos de los sitios eran los más similares a los de las estimaciones de campo disponibles (por ejemplo, de 560 KgMS/ha/año para Río Mayo, Jobbágy y Sala, 2000).

### 3.1.2. Predicciones de la PPNA en función del NDVI

Los resultados obtenidos con la ecuación (11) [ $PPNA = (NDVI - a) / b$ ] propuesto por Paruelo *et al.* (1997) permiten visualizar y comparar el efecto crítico que tiene la selección/cálculo de los parámetros *a* y *b* en los valores estimados de la PPNA (Tabla 18). Los valores de NDVI se estimaron como el promedio de los valores quincenales compilados a partir de datos satelitales para cada una de las regiones que figuran en la Tabla 2 (ver Cap. 3) (diferenciando Río Mayo según la presencia o no de vegas).

Tabla 18. Estimaciones de la productividad primaria neta aérea anual (PPNA, kgMS/ha/año) a partir de datos de NDVI (Índice de Vegetación Diferencial Normalizado), según la ecuación (11) de Paruelo *et al.* (1997) para cuatro sitios de la provincia del Chubut y para la estancia Cámeron (Chile). Se usaron los parámetros “a” y “b” del modelo propuesto por cada uno de los autores citados en el trabajo de Paruelo *et al.* (1997).

			Río Mayo		Eas. F. Ameghino	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Estancia Cameron
			Con vega	Sin vega				
NDVI anual			0,235	0,156	0,200	0,255	0,286	0,555
r <sup>2</sup>	a	b	PPNA = (NDVI-a)/b (kgMS/ha/año)					
0,89	0,1038	0,00048	2727	1086	1998	3146	3791	9398
0,82	0,0109	0,00113	1981	1283	1671	2159	2432	4814
0,8	0,2083	0,00101	262	-519	-85	461	767	3432
0,91	0,0301	0,00038	5385	3311	4463	5914	6728	13811

Se puede observar cómo pequeños cambios tanto en los valores de NDVI como de NDVI-I producen valores estimados de PPNA sumamente diferentes, ya sea al compararse los resultados de una misma ecuación como los resultados entre ecuaciones, y tanto al considerarse el NDVI-I (Tabla 19) como el NDVI (Tabla 20).

En la Tabla 19 se muestran los resultados obtenidos de las predicciones de la PPNA (kgMS/ha/año) a partir del NDVI-I, método propuesto por Paruelo *et al.* (1997) en las ecuaciones (12) y (13). En la Tabla 20 se muestran los estimados de PPNA a partir de NDVI por los métodos propuestos por Paruelo *et al.* (2004) y Buono *et al.* (2010) en las ecuaciones (14) y (15), respectivamente.

Tabla 19. Predicciones de PPNA (kgMs/ha/año) a partir de la Integral Anual de NDVI (NDVI-I) según el método propuesto por Paruelo *et al.* (1997), para cuatro sitios de la provincia del Chubut y para la estancia Cámeron (Chile).

	Río Mayo		Eas. F. Ameghino	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Estancia Cameron
	Con vega	Sin vega				
NDVI-I	0,222	0,147	0,189	0,241	0,270	0,525
PPNA (ec.12)	2325	937	1708	2680	3225	7967
PPNA (ec.13)	2167	995	1593	2534	3151	11.140

Tabla 20. Predicciones de PPNA (kgMs/ha/año) a partir de valores de NDVI anual según los métodos propuestos por Paruelo *et al.*, 2004 (ec. 14) y Buono *et al.*, 2010 (ec. 15), para cuatro sitios de la provincia del Chubut y para la estancia Cámeron (Chile).

	Río Mayo		Eas. F. Ameghino	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Estancia Cameron
	Con vega	Sin vega				
NDVI	0,235	0,156	0,200	0,255	0,286	0,555
PPNA (ec.14)	780	152	502	939	1186	3325
PPNA (ec.15)	743	275	536	862	1046	2641

Las predicciones de la PPNA en base a los NDVI resultaron en valores más altos que las predicciones obtenidas en base a las precipitaciones medias anuales, y aparentemente están fuera del rango de los valores medidos en campo (ver Tabla 15), por lo tanto no se tuvieron en cuenta para análisis ulteriores.

## 3.2. Análisis de la capacidad de carga de herbívoros

### 3.2.1. Predicción de $K$ en función de la PPNA: método de Rabinovich *et al.* (1991)

En la Tabla 21 se muestra la capacidad de carga ( $K$ , en guanacos/km<sup>2</sup>) en el área correspondiente a tres estancias del Departamento Florentino Ameghino (La Juanelia, La Margarita y El Salpu), a la Reserva Cabo dos Bahías, para la Península de Valdés, para Río Mayo, todos estos sitios en la Prov. del Chubut (Argentina), y para la estancia Cámeron, Tierra del Fuego (Chile); las estimaciones se obtuvieron aplicando el método de Rabinovich *et al.* (1991) utilizando la ec. (7) basada en la PPNA obtenida de las precipitaciones y considerando un valor de requerimiento dietario (DR) de 1,734 kgMS/guanaco/día, y un valor de factor de consumo (CF) de 0,2 (coeficiente de forrajeo, o fracción de la biomasa aérea disponible utilizada por los herbívoros). En la Tabla A3 del Apéndice 7 se presentan los resultados de  $K$  obtenidos al usar diferentes valores de CF.

Tabla 21. Capacidad de carga total de herbívoros estimada por el método de Rabinovich *et al.* (1991) y expresada en guanacos/km<sup>2</sup>, en base a un factor de consumo CF= 0,2 (ver Tabla 16) y a un requerimiento dietario DR = 1,734 kgMS/guanaco/día. Florentino Ameghino es el Departamento de Chubut donde se localizan tres estancias utilizadas en ensayos del modelo de manejo (La Juanelia, La Margarita y El Salpu).

	Eas. F. Ameghino	Ea. Cámeron	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Río Mayo
Precipitación (mm/año)	165,4	369,2	189,4	228,8	154
PPNA (kgMS/ha/año)	523,4	1606,2	650,9	860,2	462,8
<i>K</i> (guanacos/km <sup>2</sup> )	16,5	50,8	20,6	27,2	14,6

### 3.2.2. Predicción de *K* en función de forraje disponible: método de Golluscio (2009)

La estimación de la capacidad de carga (guanacos/km<sup>2</sup>) para los diferentes sitios analizados en base al método de Golluscio (2009) (ecuación 17) se muestran en la Tabla 22 junto con los correspondientes valores de los índices de cosecha estimados por la ecuación [ $IC (%) = -5,71 + 0,7154 * (PPNA)^{0,5}$ ]; donde el CIA = 633 (consumo individual anual) está en unidades de kgMS consumidos/individuo/año, y la PPNA tiene unidades de kgMS/ha/año. Los valores de PPNA son los obtenidos por el método Rabinovich *et al.* (1991).

Tabla 22. Estimación de la capacidad de carga (guanacos/km<sup>2</sup>) para los diferentes sitios por el método de Golluscio (2009), con sus respectivos valores de precipitación (mm/año), PPNA (kgMS/ha/año), e índice de cosecha (IC) estimado a partir de la ecuación [ $IC (%) = -5,71 + 0,7154 (PPNA)^{0,5}$ ], donde el CIA = 633 (consumo individual anual de un herbívoro) en unidades de kgMS consumidos/individuo/año. Florentino Ameghino es el Departamento de Chubut donde se localizan tres estancias utilizadas en ensayos del modelo de manejo (La Juanelia, La Margarita y El Salpu).

	Eas. F. Ameghino	Estancia Cámeron	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Río Mayo
Precipitación (mm/año)	165,4	369,2	189,4	228,8	154
PPNA (kg MS/ha/año)	523,4	1606,2	650,4	860,2	462,8
IC (%)	10,7	23,0	12,5	15,3	9,7
<i>K</i> (guanacos/km <sup>2</sup> )	8,8	58,3	12,9	20,8	7,1

### 3.2.3. Predicción de *K* en función de las precipitaciones: método de Coe *et al.* (1976)

En la Tabla 23 se presentan los estimados de capacidad de carga que surgen al aplicar la ecuación (19) propuesta por Coe *et al.* (1976) [ $\text{Log}_{10} Y = -1,2202 + 1,75596 \text{Log}_{10} R$ ], donde *R* representa las precipitaciones (mm/año), e *Y* representa la capacidad de carga como biomasa de herbívoros (kg de herbívoro/km<sup>2</sup>), la que hemos convertido a capacidad de carga en unidades de guanacos/km<sup>2</sup>.

Tabla 23. Estimación de la capacidad de carga (guanacos/km<sup>2</sup>) en función a las precipitaciones (mm/año) para los diferentes sitios aplicando el método de Coe *et al.* (1976).

	Eas. F. Ameghino	Estancia Cámeron	Cabo Dos Bahías	Península Valdés	Río Mayo
Precipitación (mm/año)	165,4	369,2	189,5	228,8	154
Y (kg/km <sup>2</sup> )	473,7	1940,0	600,9	837,4	417,8
K (guanacos/km <sup>2</sup> )	4,7	19,4	6,0	8,4	4,2

### 3.2.4. Predicción de *K* en función del NDVI: método de Oosterheld *et al.* (1998)

Aplicando la ecuación (20) de Oosterheld *et al.* (1998) se obtiene una capacidad de carga de herbívoros (*K*) de entre 28 y 66 kg/ha para diversos sitios de la Provincia del Chubut y de más de 300 kg/ha en la estancia Cámeron (Chile), mientras que los estimados a partir de la ecuación (21), la cual se obtiene al incluir en la regresión sólo los sitios de las cuatro provincias patagónicas de los datos de Oosterheld *et al.* (1998), van de 16 a 25 (kg/ha) para los sitios de Chubut y casi 51 (kg/ha) para la estancia Cámeron (Tabla 24). Esta última función (21) muestra rangos de *K* más afines a los esperados para esas regiones.

Tabla 24. Predicciones de capacidad de carga (expresada como biomasa en kg/ha) basada en el NDVI-I de cuatro sitios de la provincia del Chubut y de la estancia Cámeron (Chile) en base a la regresión de Oosterheld *et al.* (1998) (ec. 20) y a la regresión elaborada a partir sólo los sitios de las cuatro provincias Patagónicas (ec. 21) de los datos de Oosterheld *et al.* (1998).

	NDVI-I	K (kg/ha)	
		Ec. (20)	Ec. (21)
Estancias F. Ameghino	0,189	28,5	16,9
Rva. Cabo Dos Bahías	0,241	50,6	22,0
Península Valdés	0,270	66,3	24,9
Río Mayo (con vegas)	0,222	41,7	20,1
Estancia Cámeron (Chile)	0,525	316,0	50,9

Los valores de la capacidad de carga de la Tabla 24 dados en kg/ha son equivalentes en unidades de guanacos/km<sup>2</sup>, ya que para pasar de ha a km<sup>2</sup> se debe multiplicar por 100, mientras que para pasar de kg a guanacos se debe dividir por 100 (asignando a los guanacos un peso promedio de 100 kg de peso vivo por individuo adulto). Sin embargo, esta transformación directa debería corregirse por la eficiencia metabólica de las diferentes de herbívoros, lo cual no fue factible de realizar ya que Oosterheld *et al.* (1998) no proporcionaron una identificación cuantitativa de los herbívoros en cada sitio utilizado en la regresión.

A partir de los resultados de las estimaciones de *K* antes presentadas se observa que el método de Coe *et al.* (1976), basado en las precipitaciones, resultó en los valores más bajos de *K* en todos los sitios analizados; por su parte los valores obtenidos a partir del método de Oosterheld *et al.* (1998), en base a NDVI resultaron del orden de los obtenidos por el método de Rabinovich *et al.* (1991) basado en la PPNA y usando un CF de 0,2. Finalmente, el método de Golluscio (2009), basado en la oferta forrajera, estimó el valor de *K* más alto (correspondiente a la ea. Cámeron), pero valores intermedios para los otros sitios (Tabla 25).

Tabla 25. Resultados de la capacidad de carga (guanacos/km<sup>2</sup>) estimada con los cuatro métodos analizados en este estudio para cinco regiones de la provincia del Chubut y la estancia Cámeron (Chile).

	Rabinovich <i>et al.</i> (1991)	Golluscio (2009)	Coe <i>et al.</i> (1976)	Oesterheld <i>et al.</i> (1998)
Eas. F. Ameghino	16,5	8,8	4,7	16,9
Rva.Cabo Dos Bahías	20,6	12,9	6	22
Península Valdés	27,2	20,8	8,4	24,9
Río Mayo	14,6	7,1	4,2	16,5*
Ea. Cámeron (Chile)	50,8	58,3	19,4	50,9

\*K promedio entre sin vega (12,9 guanacos/km<sup>2</sup>) y con vega (20,1 guanacos/km<sup>2</sup>)

### 3.3. *K ambiental vs. K demográfica*

En la Tabla 26 se muestran los resultados de la estimación de capacidad de carga por medio de modelos que usan variables de tipo ambientales (precipitación, PPNA, NDVI), y que se ha designado como *K ambiental*; pero era de interés comparar esos resultados con los de la que se ha designado como *K demográfica* (estimada en base a modelos demográficos). Aunque esos modelos demográficos se desarrollan en el Capítulo 5, se adelantan sus resultados en forma de tablas, para tener una idea comparativa; dado que para los modelos demográficos sólo se usan la serie los muestreos de la estancia Cámeron, la comparación entre la *K ambiental* y la *K demográfica* se presentan sólo para ese sitio. Para facilitar la comparación la capacidad de carga se expresa en densidad (guanacos/km<sup>2</sup>).

Tabla 26. Estimaciones de *K ambiental* (**A**), obtenida de modelos que usan variables ambientales para su estimación, y de *K demográfica* (**B**), obtenidas a partir de modelos demográficos; para las estancia Cámeron (Chile). Todos los valores de *K* en unidades de guanacos/km<sup>2</sup>.

<b>(A)</b>		<b>(B)</b>	
Modelo	<i>K ambiental</i>	Modelo	<i>K demográfica</i>
Coe <i>et al.</i> , 1976	19,4	Bellows 1981	27,1
Rabinovich <i>et al.</i> , 1991	50,8	Beverton-Holt	28,2
Oesterheld <i>et al.</i> , 1998	50,9	Theta-Logístico	28,9
Golluscio, 2009	58,3	Logístico discreto	40,7
		Ricker	41,6

En el modelo demográfico de tipo Bayesiano se obtuvo una *K demográfica* = 23,3 guanacos/km<sup>2</sup> (ver Cap. 5 sección 3.1.3.3 y Zubillaga *et al.*, 2014a).

#### 4. Discusión

---

→ *En relación al análisis de PPNA en función de las precipitaciones*

Con el objetivo de encontrar el mejor modelo para estimar PPNA a partir de diferentes variables ambientales, se analizaron algunos modelos que fueron desarrollados para otras regiones del mundo pero con rangos de precipitación similares a los de los sitios de la Patagonia aquí analizados, sin embargo se observó que con estos modelos no se obtuvieron resultados satisfactorios. Dado que en los sistemas patagónicos la precipitación máxima ocurre en invierno y se produce una asincronía en régimen de precipitación y temperatura que podría contribuir a las diferencias en PPNA observadas en sitios patagónicos con respecto a otros ecosistemas de precipitación similar. La baja disponibilidad de agua durante la temporada de crecimiento puede resultar en estrés hídrico, lo cual no ocurriría en sistemas donde la alta temperatura y la disponibilidad de agua coinciden. Por lo tanto, la estación de crecimiento efectiva puede ser más corta en estos sitios de precipitaciones predominantemente invernales, y una temperatura media anual similar, y resultar en un ANPP más bajo. Resultados similares obtuvieron Austin y Sala (2002), quienes llevaron a cabo un análisis espacial del patrón de la producción primaria y la disponibilidad de nutrientes a lo largo de una transecta en la región sur de la Patagonia argentina (44 – 45°S) (gradiente de precipitación 100–800 mm/año) y concluyeron que pastizales con similares valores de precipitación pero con diferente estacionalidad van tener diferentes PPNA, por lo tanto los modelos desarrollados para otros pastizales del mundo no deberían ser usados para la Patagonia.

Si bien algunos autores sostienen que la respuesta de PPNA con la precipitación en un amplio intervalo de precipitación es curvilínea (Austin, 2002) con un umbral de saturación que depende de la temperatura. Sin embargo, los modelos evaluados en esta Tesis, tanto el exponencial propuesto por Hu *et al.* (2010) (ec. 8 y 9) como el modelo logístico ajustado con datos obtenidos de la bibliografía para distintos sitios de la Patagonia (ec. 10) fueron los que dieron los resultados menos confiables ya que con valores de precipitación de +200 mm/año con el modelo exponencial se sobre-estimaban la PPNA mientras que con el logístico se sub-

estimaban, esto se puede ver claramente en la Figura 23. Por lo tanto, como sugiere Hu *et al.* (2010) este tipo de modelos no resultan adecuados para ecosistemas áridos y semi-áridos.

Al comparar los resultados obtenidos con los diferentes modelos se encontró que los que mejor se ajustaban a los datos de la bibliografía (Tabla 15) fueron los de Rabinovich *et al.* (1991) y Sala *et al.* (1988), así mismo los valores que indican la eficiencia uso del agua de la comunidad fueron de 0,53 y 0,6 g/m<sup>2</sup>/mm, respectivamente. Estos valores están dentro del rango sugerido por Noy-Meir (1973) para ecosistemas áridos y semi-áridos que varía de 0,5 – 2 g/m<sup>2</sup>/mm.

→ *En relación al análisis de PPNA en función de índices espectrales (NDVI)*

Algunos autores (Piñeiro *et al.*, 2006) indicaron que los índices espectrales pueden correlacionarse directamente con ANPP siempre y cuando “fAPARg” (fracción de la radiación activa fotosintéticamente absorbida por la vegetación verde), “PAR” (radiación activa fotosintéticamente entrante) y “ea” (uso eficiente de la radiación por la producción aérea) están correlacionados estacionalmente. En contraste, cuando estos componentes no están estrechamente correlacionados, son necesarios modelos más complejos. En consecuencia se sugiere que, a fin de inferir ANPP de teledetección, el mejor modelo tiene que ser elaborado para cada sistema en particular estudiado. Sin embargo, a pesar de su relevancia práctica, la variabilidad espacial y temporal de “ea” casi no se ha cuantificado, y por evaluar esta correlación estacional no es tarea sencilla (Irisarri *et al.*, 2012).

A partir de los análisis realizados en esta Tesis se puede observar que: i) pequeñas variaciones en los valores de NDVI (o NDVI-I) generan saltos abruptos en los estimados de PPNA, lo cual por un lado exige gran exactitud en los valores de NDVI usados, y además hace que ninguna de estas ecuaciones pueda usarse para más de un sitio, ya que se pueden obtener en contados casos valores aceptables de PPNA para un sitio pero no para los otros; ii) se observa que los valores de las predicciones de la PPNA en base a los NDVI (o NDVI-I) son muy diferentes (generalmente más altos, pero en algunos lugares más bajos e incluso negativos) que los obtenidos a partir de las predicciones en base a las precipitaciones medias anuales; iii) estarían fuera del rango de los valores obtenidos a campo, por ejemplo

no se obtuvo con ningún modelo valores similares a los obtenidos a campo por (Jobbágy y Sala, 2000) para Río Mayo, que sugieren una PPNA del orden de los 560 kgMS/ha/año (correspondientes a un valor de precipitación de 154 mm/año). En base a estas observaciones las ecuaciones de predicción de PPNA a partir de datos de NDVI no fueron consideradas en los análisis siguientes.

→ *En relación a la capacidad de carga (K)*

Se considera que, la capacidad de carga no es un atributo propio y estático de la vegetación sino más bien un sistema de equilibrio entre la densidad de la vegetación y de los herbívoros (Caughley, 1979), sin embargo, conocer esos puntos de equilibrios o valores en términos de densidad de herbívoros es importante para poder realizar diferentes estudios sobre la dinámica poblacional de las especies involucrados en dicho sistema. Por su parte, algunos autores (Marino *et al.*, 2016) proponen el término de *K ambiental* para referirse a la *K* estimada a partir de variables climática y *K demográfica* para referirse *K* estimada a partir de modelo demográficos. Esta *K ambiental*, al menos para el caso de los guanacos, suele ser mayor *K demográfica*, lo cual puede deberse a que los modelos de *K demográfica* reflejan (tienen incorporados) aspectos propios de cada especie de herbívoro mientras que los modelos de *K ambiental* no los consideran, como por ejemplo los hábitos o comportamientos forrajeros, la palatabilidad, eficiencia de consumo o eficiencia metabólica, etc. Marino *et al.* (2016) sugieren que en el caso de guanacos esto se debe a que la distribución del recurso no es equitativa entre todos los individuos sino más bien de tipo jerárquica, reflejando los hábitos socio-ecológicos de esta especie en donde el macho relincho seleccionan las áreas de mejores recursos para su grupo familiar y la defiende o restringen el uso a otros grupos sociales.

En esta Tesis se obtuvo a partir de un modelo demográfico de tipo bayesiano (Zubillaga *et al.*, 2014a) una *K demográfica* = 23,3 guanacos/km<sup>2</sup>, y un valor de *K* similar a éste (25 guanacos/km<sup>2</sup>) se obtuvo al asignar al parámetro CF (factor de consumo) un valor de 0,1 en la ecuación (7) de Rabinovich *et al.* (1991), la cual estima la *K* a partir de la PPNA, *K ambiental* (ver Tabla A3 del Apéndice 7). Si consideramos al parámetro CF como un indicador del porcentaje de la

productividad primaria que puede ser consumida sin producir efectos adversos en el pastizal y teniendo en cuenta la historia evolutiva entre los guanacos y los pastizales patagónicos, esta relación podría sugerir que para los pastizales patagónicos un factor de consumo sustentable tendría valores próximos a 0,1, y que valores significativamente mayores pueden generar problemas de recuperación del pastizal, deterioro de los mismos y a largo plazo desertificación.

Por lo tanto se puede concluir que, el valor de CF no es un valor fijo ni constante y varía de acuerdo a la especie y el tipo de uso que se le esté dando al sitio. Es importante establecer los valores sustentables de este parámetro ya que de estar superando dicho valor se corre riesgo de producir sobrepastoreo y a largo plazo llegar a condiciones de desertificación. Una alternativa para determinar el valor sustentable de CF podría ser a través del análisis del factor de consumo de la especie nativa en condiciones naturales ya que va a estar va a estar orientando en el valor que asume este parámetro en el equilibrio.

## CAPÍTULO 5

### ANÁLISIS Y MODELADO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE GUANACOS

---



Foto: Leticia Forte

## 1. Introducción

---

Los modelos de dinámica poblacional representan una herramienta de utilidad en los análisis demográficos, en la elaboración de planes de manejo, etc., ya que permiten hacer predicciones cuantitativas en función de diversos escenarios posibles, tanto biológicos, ecológicos como de manejo (Buckland *et al.*, 2004). Así por ejemplo, las reglas de manejo y otras decisiones asociadas a las mismas, se podrán establecer con mayor confiabilidad en función de la existencia de un modelo poblacional funcional a los intereses de los diversos actores involucrados (funcional en el sentido que haya contemplado las variables de interés de cada uno de esos actores) (Pascual *et al.*, 1997).

Existen ya algunos antecedentes de modelos poblacionales de camélidos tanto en términos exclusivamente poblacionales como orientados al manejo (Franklin y Fritz, 1991; Cattán y Glade, 1989; Rabinovich, 1985); Rabinovich (1995) compara los efectos que pueden tener sobre las decisiones de manejo distintos tipos de modelos poblacionales para poblaciones de guanacos. Los cinco modelos poblacionales comparados por Rabinovich (1995) fueron:

- El modelo logístico
- El modelo de efectivo-recluta ("stock-recruitment model") de Ricker
- El modelo de efectivo-recluta ("stock-recruitment model") de Chapman
- Un modelo matricial tipo Leslie con 10 edades
- Un modelo matricial tipo Lefkovitch con 3 clases de edades

En la presente Tesis se estudiarán los dos tipos que modelo de dinámica poblacional que mostraron las predicciones más realistas en dicho trabajo (Rabinovich, 1995),

- Los modelos de tipo logísticos, como un ejemplo de un modelo sin estructuras de edades
- Modelos matriciales de tipo Lefkovitch, como un ejemplo de un modelo con estructura de edades

Así mismo, es sabido que en la naturaleza ninguna población biológica puede crecer indefinidamente, y llega un momento en el cual su crecimiento poblacional

comienza a frenarse regulado y/o limitado por factores que producen un aumento de la mortalidad, una disminución de la natalidad, o una emigración (Bonenfant *et al.*, 2009). Estos factores se pueden clasificar como denso-dependientes (dependientes de la densidad), en los cuales las tasas (de nacimiento, mortalidad, etc.) *per capita* se ven afectadas por la densidad de la población; y denso-independientes (independientes de la densidad), factores cuyo efecto sobre la natalidad o mortalidad *per capita* de una población es independiente de la densidad poblacional. Estos factores se pueden actuar aislada o conjuntamente. Los factores denso-dependientes suelen ser factores biológicos tales como competencia intra e inter-específica por recursos y enemigos naturales (depredación, parasitismo, patógenos). Se considera que estos factores son reguladores del tamaño poblacional y gobiernan los procesos de retroalimentación negativa (*feedback*) (Abrams, 2009). En resumen, los factores denso-dependientes se caracterizan por: i) su efecto actúa a través de la densidad poblacional, ii) afecta a procesos demográficos (tasas de reproducción, mortalidad, migración), y iii) tienen carácter regulador. En cambio los factores denso-independientes son de tipo físicos: clima, desastres naturales, contaminación, etc. y su efecto sobre el tamaño poblacional es independiente del tamaño poblacional. Por lo tanto se considera que i) su efecto ni es afectado ni varía con la densidad poblacional, ii) afecta cantidades no procesos – su efecto sobre la población es proporcional al tamaño poblacional pero no varía en base a este–; y iii) no tienen efecto regulador (Kendeigh, 1961; Case, 2000).

Un modelo poblacional debe ser capaz de reflejar los procesos que actúan sobre dinámica poblacional y regulan y/o limitan el crecimiento poblacional (Abrams, 2009; Colchero *et al.*, 2009), por lo tanto en los análisis llevados a cabo en esta Tesis se ha usado una metodología que pone a prueba la forma de acción de estos factores y se identifican los mecanismos estadísticamente significativos de su modo de acción, para así incorporarlos en los modelos de dinámica poblacional de los guanacos, sin y con estructura de edades.

Una de las etapas clave en la elaboración de un modelo de dinámica poblacional es la parametrización del modelo; es decir, identificar los valores de los parámetros

del modelo de manera que reflejen lo mejor posible los valores de campo (Moilanen, 2002). Por otro lado, para poder llevar a cabo una correcta estimación de los parámetros es necesario contar con una serie de datos confiables, donde los posibles errores hayan sido minimizados. Por lo tanto, antes de proceder a dicha parametrización se llevó a cabo un análisis de la serie temporal de los muestreos de campo. También se analizó la información bibliográfica para una correcta determinación de la equivalencia entre las ovejas y los guanacos.

## 2. Análisis de los datos poblacionales

---

### 2.1. Metodología

---

#### 2.1.1. Detección y corrección de valores atípicos

---

Muchos procesos ecológicos suelen estar afectados por acontecimientos ocasionales e imprevisibles que a menudo generan observaciones atípicas. Ello puede ocurrir debido a errores en las mediciones, toma de muestras, o a la manipulación de los datos durante su análisis, y en estos casos dichos valores representan valores atípicos propiamente dichos. Pero hay ocasiones, en las que estas observaciones atípicas también pueden ocurrir como respuesta a ciertos fenómenos o acontecimientos de naturaleza (y por ello de interés) ecológica pasan a constituir datos o valores que aportan información útil (Battaglia y Orfei, 2005).

Los valores atípicos pueden afectar los resultados de cualquier metodología estándar (particularmente para el análisis de series de tiempo), así como también pueden tener un fuerte impacto en el desarrollo de modelos dinámicos, ya que suelen afectar la estimación de los parámetros (Trívez, 1994; Battaglia y Orfei, 2005). Así mismo, el efecto de estos valores atípicos en el análisis de series de tiempo va a depender del tipo de valor atípico, del efecto cuantitativo de los mismos, del período de ocurrencia (si está más o menos próximo al horizonte temporal desde el que comenzamos a calcular las predicciones) y del proceso estocástico generador de los datos. En base a estos criterios (Chen y Liu, 1993;

Trívez, 1994) se han clasificado los valores atípicos en las series de tiempo en cuatro tipos:

- i) Aditivos (AO, “*additive outliers*”): responden a un evento (o efecto) externo que afecta la serie de tiempo en un instante dado y por lo tanto causan un efecto único e inmediato en la serie observada;
- ii) Innovacional (IO, “*innovational outliers*”): es un suceso cuyo efecto se propaga en conformidad con el modelo ARMA (medias móviles auto-regresivas) del proceso, afectando todos los valores después que ha ocurrido el valor atípico;
- iii) De cambio de nivel (LS, “*level shift*”): es un evento externo que afecta a la serie de tiempo durante un período dado, y cuyo efecto es permanente provocando cambios bruscos y permanentes; se trata de valores atípicos que suelen manifestarse en forma de escalón; y
- iv) Temporal (TC, “*temporary change*”): se trata de eventos externos que ocurren cuando un evento externo tiene un impacto inicial, pero cuyo efecto decae exponencialmente con un factor de amortiguamiento.

En los últimos años se han elaborado numerosos métodos sobre la forma de detectar y tratar adecuadamente los valores atípicos (Trívez, 1994; Battaglia y Orfei, 2005); sin embargo, no se han encontrado métodos prácticos para la identificación rutinaria de valores atípicos en el uso de modelos de regresión no lineal (Motulsky y Brown, 2006).

En esta Tesis se llevó a cabo un análisis para detectar la posible presencia y la ubicación de los valores atípicos utilizando el paquete *tsoutliers* (Lopez de Lacalle, 2014) del programa R (R Version 3.2.1, [www.r-project.org](http://www.r-project.org), fecha de acceso 18 de junio de 2015) aplicable a series de tiempo no-lineales; este programa usa un procedimiento descrito por Chen y Liu (1993). Este paquete puede ser aplicado a los procesos de media móvil auto-regresiva (ARMA), tanto estacional como no estacional, detectando los tipos y efectos de los valores atípicos y su ubicación; en este paquete se aplica un procedimiento iterativo que identifica los valores atípicos secuencialmente mediante la búsqueda de la anomalía más relevante, la estimación de su efecto, para luego excluirlo de los datos, procediéndose a una nueva

estimación de los parámetros del modelo en la serie corregida; este proceso se repite hasta que ya no quede ninguna perturbación significativa (Battaglia y Orfei, 2005).

Por las características de la serie de tiempo de la población de los guanacos, y los procesos dinámicos de la misma, se consideró que el/los valores atípicos presentes tendrían un efecto inmediato y único, por lo cual se justificaba asumir que se trataba de valores atípicos de tipo AO. Una vez detectados los valores atípicos, los mismos se corrigieron haciendo un promedio de los valores poblacionales del anterior y posterior al valor atípico.

---

### 2.1.2. Análisis de las auto-correlaciones

---

Se realizó un análisis de auto-correlaciones de la serie temporal de la Ea. Cámeron, el cual orienta sobre las posibles correlaciones desplazadas en el tiempo entre distintas variables poblacionales y da una idea de posibles procesos de denso-dependencia. Este método de las auto-correlaciones de series temporales fue implementado en el paquete de estadística *Statistica* (StatSoft, 2009). Se aplicó sobre la serie de 36 años de datos de la población total de guanacos de la estancia Cámeron, permitiendo tiempos de retraso de hasta 15 años (se realizan correlaciones de la serie de tiempo contra sí misma, pero desfasadas por un cierto valor de rezago *-lag-* de hasta k observaciones). Se utilizó la opción de auto-correlación parcial, para todos los rezagos de 1 a k-1.

---

### 2.1.3. Análisis de la equivalencia guanaco-oveja

---

En esta Tesis se analiza la carga total de herbívoros de los pastizales, lo cual redundará en determinar la intensidad de pastoreo; dado que los herbívoros dominantes de Patagonia (por su tamaño y abundancia) son el guanaco (silvestre) y la oveja (doméstica), no se han incluido otros herbívoros. Como es usual en este tipo de análisis para determinar la intensidad de pastoreo total, es necesario expresar esa carga animal en una sola unidad (es decir, en base a densidades o abundancias basadas en unidades de una sola especie). Por ello es necesario determinar la equivalencia entre el guanaco y la oveja.

Si bien algunos autores proponen una equivalencia basada simplemente en el peso vivo de cada una de estas dos especies -lo cual daría una equivalencia aproximada de 2 ovejas/guanaco-, debido a los diferentes hábitos alimenticios y eficiencias metabólicas, una equivalencia más realista sería tomar en cuenta esos procesos energéticos y etológicos. Raedeke (1978) propone establecer la equivalencia ovejas/guanaco basándose en los hábitos alimenticios. Warmington *et al.* (1989) analizan el consumo y la digestión de diferentes tipos pastos y los requerimientos de agua en experimentos utilizando cinco ovejas y cinco individuos de la cruce llama x guanacos (*L. glama* x *L. guanicoe*). También ayuda a interpretar la equivalencia ovejas/guanaco el análisis de la selectividad en la dieta de estas dos especies; aunque no se analiza ese tipo de datos en esta Tesis, se ha realizado una comparación cualitativa. Los análisis de los requerimientos energéticos se obtuvieron de San Martín y Bryant (1989).

## 2.2. Resultados

### 2.2.1. Detección y corrección de valores atípicos

Se encontraron tres valores atípicos de tipo aditivo (AO) que correspondieron con los años 1984, 2007 y 2012 y cuyos tamaños poblacionales fueron 19.078, 33.125 y 40.548, respectivamente. Luego de corregir estos datos mediante el promedio del año anterior con el posterior al respectivo valor atípico, los nuevos valores fueron de 10.945 y 56.895 guanacos para los años 1984 y 2007, respectivamente. Dado que en ese momento no se disponía del dato poblacional para el año 2013, no fue posible corregir el valor atípico del año 2012, y ese año fue eliminado de los análisis.

### 2.2.2. Análisis de auto-correlaciones de la serie de tiempo poblacional

Se encontró que solo hay un efecto significativo con un año de retraso (Figura 24), pero el coeficiente de correlación es positivo, de manera que no se puede tomar como indicador de denso-dependencia.

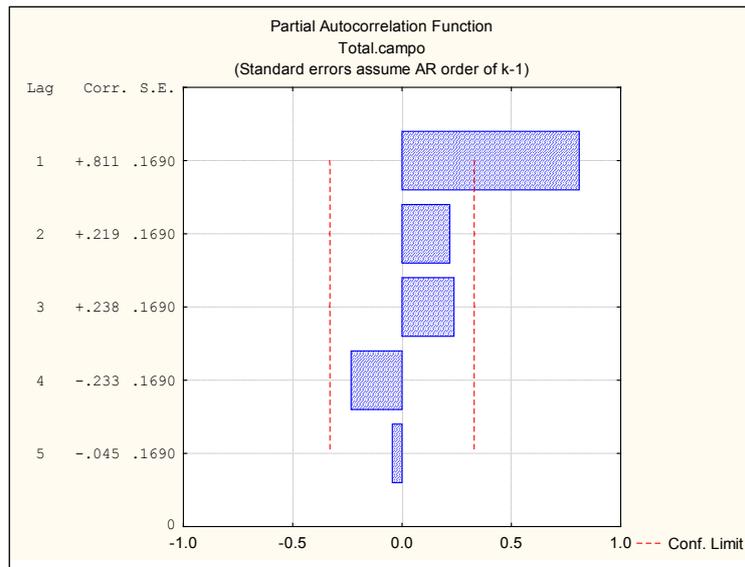


Figura 24. Diagrama de auto-correlación de la serie temporal de 35 años de las poblaciones de guanacos de la estancia Cámeron (Chile); las líneas rayadas rojas indican los límites de confianza al 95% para detección de una auto-correlación estadísticamente significativa, que indica que sólo un año de retraso es el que tiene esos efectos.

Resultados similares se obtuvieron en las correlaciones cruzadas entre la población total y la población de crías y juveniles (Figura 25). En este caso se dan correlaciones estadísticamente significativas con varios años de retraso, pero siempre con su máximo valor en retraso cero, y siempre con signo positivo, por lo cual de acuerdo a este análisis no debería esperarse denso-dependencia entre población total y crías y juveniles.

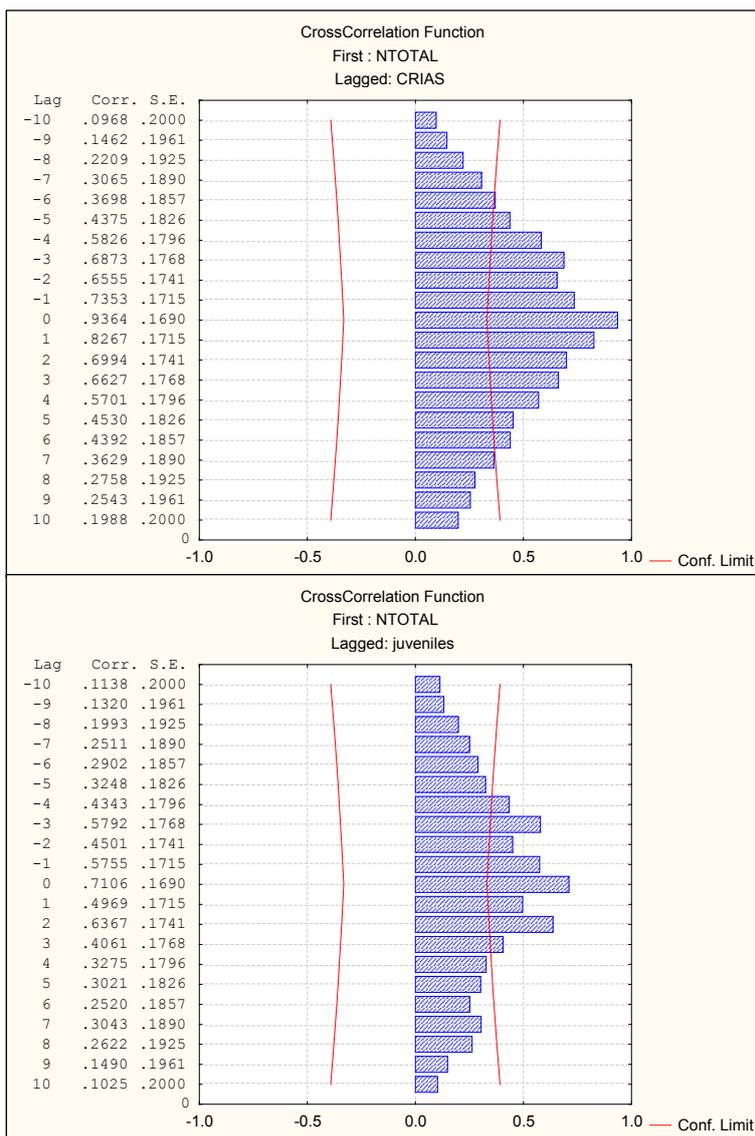


Figura 25. Correlaciones cruzadas entre la población total y la población de crías (gráfica superior), y entre la población total y la población de juveniles (gráfica inferior).

### 2.2.3. Análisis de la equivalencia guanaco-oveja

Siendo el requerimiento dietario de las ovejas de 0,853 kgMS/día y el de los guanacos 1,366 kgMS/día (Warmington *et al.*, 1989), se obtiene una equivalencia de 1,6 ovejas/guanaco; si se incorporara el consumo de agua la equivalencia es menor (0,91 ovejas/guanaco), pero se considera que el factor consumo de pastos es dominante frente al factor consumo de agua, y por ello se optó por usar como equivalencia oveja-guanaco el valor de 1,6 ovejas/guanaco como fuera dado por Warmington *et al.* (1989). Raedeke (1978), en base a criterios alimenticios, determinó una equivalencia ovejas/guanaco de 1,5 – 1,8. Por otro lado, en

términos energéticos (San Martín y Bryant, 1989) estimaron que el llamado peso metabólico de las llamas era de  $61,2 \text{ kcal/kg}^{0,75}$ , en comparación con las  $98 \text{ kcal/kg}^{0,75}$  en las ovejas; en estas unidades la equivalencia ovejas/llama también es de 1,6.

### 2.3. Discusión

---

→ En relación al análisis de las auto-correlaciones

El análisis de las auto-correlaciones y de las correlaciones cruzadas de las poblaciones de guanacos de la estancia Cámeron (Chile) resultó en coeficientes de correlación positivo, por lo tanto no son indicadores de efecto denso-dependencia; sin embargo esto probablemente se deba a que la mayor parte de la serie de tiempo refleja un crecimiento casi exponencial debido a los bajos números iniciales de la población cuando comenzó la protección por parte del gobierno de Chile.

→ En relación a la equivalencia oveja/guanaco

Se ha considerado que siendo la llama y el guanaco dos especies similares, las generalizaciones obtenidas a partir de experimentos con la llama se pueden hacer razonablemente extensivas a los guanacos. El consumo promedio de materia seca en alpacas y llamas es menor que el de ovinos; los valores son de 1,8% y 2% del peso vivo para alpacas y llamas respectivamente (San Martín y Bryant, 1987), lo cual indica que realmente los camélidos sudamericanos son más eficientes que las ovejas. Adicionalmente, en los estudios de la equivalencia con ovejas debe tenerse presente de que la selectividad de la dieta (tanto de ovejas como de guanacos está muy influenciada por las estaciones del año; Baldi *et al.*, 2004), lo que se ha confirmado por los estudios de San Martín y Bryant (1987) que sugieren que la selectividad de la dieta en ovinos sigue las mismas variaciones estacionales observadas en llamas y alpacas. Al aceptar los valores provenientes de las llamas se ha tenido en cuenta que si bien algunos de los resultados han sido obtenidos con alimentos concentrados y bajo condiciones estabuladas, se considera que, en términos generales, siguen siendo válidos para su uso en la comparación entre camélidos sudamericanos y ovejas. En resumen, se considera que el estimado de

una equivalencia de 1,6 ovejas/guanaco es robusto ya que coincide con los análisis energéticos, y los de Warmington *et al.* (1989) en términos de consumo, y además queda abarcado por la estimación de Raedeke (1978) de 1,5 – 1,8 ovejas/guanaco basándose exclusivamente en los hábitos alimenticios.

Se considera correcta la interpretación de San Martín y Bryant (1987) de que los camélidos sudamericanos son más eficientes que los ovinos en la digestión de alimentos de mediana y baja calidad. Es interesante tratar de interpretar esta mayor eficiencia de los camélidos sudamericanos, particularmente en base a los análisis energéticos del consumo por parte de ovejas y llamas. En tal sentido se considera plausible la interpretación de Florez (1973; citado en San Martín y Bryant, 1987) de que esta mayor eficiencia digestiva en los camélidos sudamericanos está relacionada con el mayor tiempo de retención del alimento en el tracto digestivo. Por otro lado observaciones sobre las características selectivas de la dieta en llamas inducen a pensar que la llama está naturalmente adaptadas a ambientes áridos en mayor grado que las ovejas, lo que también ha sido observado en los camélidos del viejo mundo (San Martín y Bryant, 1987). Sin embargo, quizás esto no sea extrapolable al guanaco, ya que Raedeke (1980) sugiere que el guanaco no es un animal tan especializado en la selección de su dieta debido a que, en la Patagonia, carece de la presión de otros grandes herbívoros.

### 3. Modelos de dinámica poblacional sin estructura de edades

---

Los modelos sin estructura de edad son aquellos en los que no diferencia entre tipos de individuos (ni por sexos, ni por edad, o condición), y los análisis y estimaciones de parámetros se llevan a cabo en base a la población total. Si bien este aspecto limita fuertemente su aplicación, ya que generalmente no representa adecuadamente aquellas especies en que las diferencias entre las edades son importantes (tanto biológicamente como desde el punto de vista del manejo), pueden ser útiles en los casos en lo que los datos de campos no son los adecuados para elaborar modelos más complejos, y también son útiles para estimar algunos parámetros demográficos (por ejemplo, tasa de crecimiento) o algunos procesos (como regulación poblacional) como una primera aproximación. Por ello se llevó a



$$y = 0,6914 - 0,2622 * x \tag{23}$$

donde  $y$  estima la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r_0$ ) y  $x$  es la biomasa en gramos, ambas variables transformadas a logaritmos decimales. Esta regresión, que fue estadísticamente significativa ( $r = -0,69, p < 0,01$ ), se utilizó asignando a los guanacos un peso promedio de 100 kg.

### 3.1.1.3. Estimación de $r_0$ en base al crecimiento exponencial

Se utilizaron los datos de campo de los muestreos realizados en la estancia Cámeron, restringidos a sólo los primeros 10 años de muestreo considerando que en esos años el efecto de denso-dependencia debería ser prácticamente despreciable. El análisis se realizó ajustando la población de campo a un modelo de crecimiento exponencial, expresado según la ecuación 24 (Skalski *et al.*, 2005):

$$N_{t+1} = N_0 \exp(r_0 * t) \tag{24}$$

donde  $N_0$  es la población total inicial (el primer año de datos), y  $N_{t+1}, N_{t+2}, \dots, N_{t+15}$  es el tamaño de la población en años sucesivos (hasta el año 10); con un programa desarrollado en el lenguaje R se estimó el valor de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r_0$ ), su error estándar y su varianza, usando la el paquete "nls" (R Development Core Team, 2007).

### 3.1.2. Modelos de tipo logístico

Un método clásico usualmente utilizado para realizar análisis demográficos, tanto teóricos como aplicados al manejo, es el modelo poblacional logístico. En esta Tesis se ensayaron diferentes variantes del modelo logístico, tres propuestas por Shaw *et al.* (2012): el modelo de Ricker, el modelo de Beverton Holt, y el modelo logístico discreto; y otros dos modelos: el modelo de Bellows (1981) y un modelo logístico discreto de tres parámetros (Tabla 27).

En estos modelos las poblaciones muestran un crecimiento casi exponencial a densidades bajas pero, a medida que el tamaño de la población aumenta, la pendiente de la curva de crecimiento se hace cada vez más suave hasta llegar a una meseta o asíntota en la cual el tamaño poblacional se mantiene a niveles

relativamente constantes. Estos niveles suelen estar determinados por la capacidad de carga del ambiente ( $K$ ), es decir, la cantidad máxima de individuos que el ambiente puede sostener sin que se produzcan efectos negativos. A pesar que se ha aceptado que el valor de  $K$  no es constante en la naturaleza este tipo de modelos ha sido ampliamente utilizado para evaluar reglas de manejo.

Tabla 27. Lista de modelos sin estructura de edades evaluados.

Modelo	Ecuación	nº
Ricker	$N_{t+1} = N_t \exp^{[r(1 - \frac{N_t}{K})]}$	1
Logístico Discreto	$N_{t+1} = N_t [1 + r(1 - \frac{N_t}{K})]$	2
Beverton-Holt	$N_{t+1} = rN_t / (1 + N_t/K)$	3
Bellows	$N_{t+1} = N_t \exp^{r[1 - (\frac{N_t}{K})^\theta]}$	4
Logístico discreto de tres parámetros	$N_{t+1} = N_t + N_t r [1 - (\frac{N_t}{K})^\theta]$	5

Estos cinco modelos incorporan una no-linealidad en el efecto denso-dependiente; adicionalmente en el modelo logístico de tres parámetros el parámetro ( $\theta$ ) le otorga una mayor flexibilidad a la respuesta de la población a la denso-dependencia.

En todos estos modelos se evalúa la tasa instantánea de crecimiento poblacional ( $r$ ) lo largo del tiempo (subíndice  $t$ ), teniendo en cuenta el efecto de la denso-dependencia sobre dicho crecimiento. Así el efecto de la denso-dependencia está dado por la razón:  $N_t/K$ , donde  $K$  representa la capacidad de carga del ambiente de la población y  $N_t$  el tamaño poblacional al tiempo  $t$ .

### 3.1.2.1. Parametrización de los modelos logísticos

Los parámetros de los diferentes tipos de modelos logísticos presentados en la Tabla 27 se estimaron por medio del ajuste a los datos del muestreo de la población total de la estancia Cámeron (Chile), usando como criterio de bondad de ajuste la minimización de la suma cuadrática del error, SSE (según sus siglas en inglés “*sum of square error*”) entre la población observada (dato de campo) con la

población esperada (obtenida por el modelo). Esto se llevó a cabo utilizando la herramienta *Solver* de Excel.

### 3.1.3. Detección de procesos de denso-dependencia y del efecto del clima en la población sin estructura de edad

Existen numerosos métodos para poner a prueba la existencia de procesos que regulan el crecimiento poblacional. Para el análisis en base a serie de tiempo sin estructura de edades se consideraron los siguientes métodos: a) un análisis de regresión múltiple entre la tasa de crecimiento poblacional y las densidades poblacionales y diferentes variables climáticas; b) el método de Dennis y Taper (1994) de detección de denso-dependencia directa y clima en base a un enfoque frecuentista (estadística clásica); y c) el método de Dennis y Taper (1994) de detección de denso-dependencia directa y clima en base a un enfoque Bayesiano.

#### 3.1.3.1. Regresión múltiple entre tasa de crecimiento poblacional vs. densidad y clima

A partir de la serie de datos de muestreo de la población de guanacos de la estancia Cámara, se construyeron 34 matrices de transición elaboradas para el ajuste de los parámetros de los elementos de la matriz (ver descripción de esta metodología en la siguiente sección 4.1.2.1) y se estimó para cada una de esas matrices el autovalor positivo más grande como una estimación de la tasa de crecimiento finito ( $\lambda$ ), usando el suplemento Pop-Tools, un programa de Excel desarrollado por Greg Hood (<http://www.cse.csiro.au/poptools/>).

Con esta serie de 34 valores de  $\lambda$  se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple para poner a prueba si existía alguna relación entre la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) como variable dependiente y las siguientes como variables independientes: (i) el tamaño total de la población de guanacos (en logaritmos naturales), (ii) la cantidad de ovejas (también en logaritmos naturales), y (iii) la precipitación media anual (mm/año), y (iv) la temperatura media de invierno ( $^{\circ}\text{C}$ ). En el caso de las variables climáticas también se evaluaron sus efectos considerando varios rezagos ( $T$ ), con  $T= 1$  a 7 años para la precipitación y  $T= 1$  año para la temperatura invernal. Los retrasos se aplicaron promediando los años  $T$

retrasados anteriores, como sugiere Shaw *et al.* (2012) para la población de vicuñas. La inclusión de lapsos de tiempo es conveniente porque puede detectar posibles efectos climáticos acumulativos sobre las tasas de crecimiento de la población de ungulados, como se ha observado, por ejemplo, en ciervos y alces (Mech y McRoberts, 1987) y en vicuñas (Shaw *et al.*, 2012). Previo al análisis de regresión múltiple se verificó si había co-linealidad (correlaciones significativas entre las variables independientes), y se utilizó el valor de  $p < 0,05$  para determinar la significación estadística de esas correlaciones múltiples; para este análisis se usó el software *Statistica*, vers. 9.

Los datos de abundancia de ovejas se basaron en las series temporales de “stock” ovino en Cámeron (Zubillaga *et al.*, 2014a). Se encontraron nueve años de datos (1980, 1985, 1990, 1995, 2000, 2005, 2006, 2008 y 2011), con abundancia de ovejas de 45.000, 43.000, 41.000, 26.000, 35.000, 37.000, 37.227, 22.000, 45.000 animales respectivamente. El invierno de 1995 fue extremadamente duro y resultó en la muerte de 15.000 ovejas; por ello, en base al conteo de ovejas de 1995, se corrigió el conteo de ovejas de 1994 a 41.000 ovejas (26.000 ovejas en 1995 más 15.000 ovejas muertas en invierno). Por otro lado como el número de ovejas cambiaba muy poco entre años (información personal del Sr. Dalmiro Guineo, administrador de la estancia Cámeron en 2011, y de Kevin Mac Lean, administrador de la estancia en 2009, y de estadísticas del Servicio de Ganadería y Ganadería de Chile de 2006), se decidió imputar valores estimados estadísticamente a los años con datos faltantes; de esta manera se podía disponer de una serie de tiempo completa de abundancia de ovejas para los 35 años analizados. Para este procedimiento se utilizó el paquete *BaBooN* en lenguaje R (Meinfelder *et al.*, 2015), que usa un algoritmo *bootstrap* Bayesiano de imputación múltiple, procedimiento considerado más eficiente que los métodos paramétricos para datos discretos cuando los datos faltantes son muy abundante.

La regresión múltiple se llevó a cabo utilizando el paquete *lm* del lenguaje R, y se lo aplicó como una regresión múltiple por pasos (*stepwise*, tanto *forward* como *backward*) usando el criterio de Akaike (AIC) para la selección de los modelos de mejor ajuste. Luego se llevaron a cabo análisis de varianzas (ANOVA) entre los

mejores modelos para evaluar la diferencias entre los mismos y seleccionar el mejor de ellos.

### 3.1.3.2. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque frecuentista

El método de Dennis y Taper (1994) se basa en evaluar dos modelos, uno con denso-dependencia y otro denso-independiente (i.e. sin denso-dependencia), y comparar estadísticamente los coeficientes de dichos modelos para determinar así si existe un proceso de denso-dependencia significativo o no.

Una forma sencilla de implementar esta filosofía es usando una versión discreta de los modelos logístico (modelo de Ricker) (ecuación 25),

$$n_{t+1} = n_t \exp[r*(1-\frac{n_t}{K})] \tag{25}$$

donde  $n$  representa el tamaño poblacional total al tiempo  $t$ ,  $r$  la tasa de crecimiento poblacional, y  $K$  es la capacidad de carga. El mecanismo de denso-dependencia en este modelo está dado por el segundo término  $(1-(n_t/K))$ , y que representa una especie de retroalimentación de la población sobre su propio crecimiento.

Considerar que no existe retro-alimentación sería el equivalente a considerar que  $K$  tiende a infinito, con lo cual en el segundo término  $(n_t/K)$  se hace cero, y  $(1-n_t/K)$  se hace uno, quedando entonces el modelo exponencial, dado por (ecuación 26):

$$n_{t+1} = n_t \exp^r \tag{26}$$

Este ensayo se realizó de acuerdo a su implementación en lenguaje R, en el cual la ecuación del modelo de crecimiento logístico queda dada de la siguiente manera (Clark, 2007):

$$n_{t+1} = n_t \exp^{(b_0 + b_1 * n_t)} \tag{27}$$

donde el parámetro  $b_0$  equivale a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) y  $b_1$  es el parámetro que representa el efecto de denso-dependencia ( $-r/K$ ) del modelo. Aquí se confirma que si  $b_1$  es cero, entonces se obtiene el modelo exponencial. De manera poner a prueba que  $b_1$  difiere estadísticamente de cero es una manera de demostrar si existe la denso-dependencia.

Este modelo se programó para llevar a cabo un análisis de re-muestreo (*bootstrap*), que permite estimar los límites de confianza de los parámetros indicadores de denso-dependencia.

En el Apéndice 8 se expone el código en lenguaje R utilizado para detectar denso-dependencia por este método.

### 3.1.3.3. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano

El estudio del efecto de la denso-dependencia y de las co-variables ambientales en la regulación de poblacional de guanacos también se abordó desde un enfoque Bayesiano (Clark y Bjørnstad, 2004), usándose el método de denso-dependencia de Dennis y Taper (1994). Esto resultaba de interés no solo para profundizar el estudio de estos procesos, sino también a modo de comparar la efectividad de estos dos enfoques (Frecuentista y Bayesiano).

Este análisis se realizó asumiendo que los conteos de población pueden estar afectados de errores y, dado que el tamaño real de la población se considera desconocida, se definieron la variable aleatoria  $N_t$  para el tamaño de la población, y la variable aleatoria ( $O_t$ ) para los recuentos de la población, ambos en el momento ( $t$ ). La probabilidad condicional de una observación de los recuentos en el tiempo  $t \sim 0, 1, 2, \dots, T$ , (donde  $T$  es el último año de muestreo), se da por el modelo de observación binomial negativa. Se usó el modelo binomial negativo para dar cuenta de la sobre-dispersión potencial en los recuentos (Ver Hoef y Boveng, 2007; Lindén y Mäntyniemi, 2011). Por otra parte, la probabilidad condicional de un tamaño de población  $N_t$  está dada por un proceso de Poisson. El tamaño poblacional esperado a  $t > 0$ , es una función del tamaño poblacional esperado a  $t-1$ , y está dado por la función de crecimiento poblacional:

$$\lambda_t = f(n_{t-1} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{x}_t), t = 1, 2, \dots, T \tag{28}$$

donde  $\boldsymbol{\beta}$  es el vector de los parámetros a ser estimados y  $\mathbf{x}_t$  es el vector de las co-variables.

Se utilizó un algoritmo de cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC) que combina el muestreo Metropolis (Metropolis *et al.*, 1953; Clark, 2007) para los parámetros

$\beta$  de crecimiento de la población, el tamaño poblacional latente  $\mathbf{n}$ , y el muestreo directo de la probabilidad  $p$  en el llamado modelo de datos (*data model*, Clark, 2007). Se utilizaron distribuciones normales *a priori* para los parámetros de crecimiento poblacional tal que  $\beta \sim N_k(\mathbf{b}_p, \mathbf{d}_p)$ , y se usó un *a priori* beta conjugado para  $p$ .

Se simularon diez cadenas paralelas de 210.000 iteraciones, con una finalización en la simulación 10.001 y se filtraron las secuencias resultantes cada 200 pasos para reducir la auto-correlación serial. Cada cadena se inició a partir de diferentes valores iniciales. Se utilizó la escala potencial de reducción y se calculó la reducción potencial de escala para evaluar la convergencia (Gelman *et al.*, 2004).

Se construyeron también dentro del muestro MCMC las distribuciones predictivas para las observaciones mediante el muestreo de un nuevo conjunto de predictores  $\mathbf{o}, \mathbf{o}'$ , integrada a través de las densidades posteriores de los parámetros. Se predicen  $\mathbf{o}'$  en todos los  $m$  pasos restantes del MCMC para un total de  $M= 10.000$ , y luego se calcula la media y la cuantiles para cada observación para construir intervalos de predicción. Se usaron estas distribuciones predictivas para la selección del modelo por el cálculo de la pérdida de la capacidad de predicción ( $D_m$ ) que combina una medida de la bondad del ajuste del modelo basado en la suma de cuadrados ( $G_m$ ) con una medida de dispersión modelo ( $P_m$ , o término de penalización), medida como la varianza de predicción.

El modelo seleccionado es el que presenta el valor  $D_m = G_m + P_m$ , más bajo. Esta aproximación tiene la ventaja sobre los métodos más tradicionales como el uso del criterio información de Akaike (AIC), ya que no se basa únicamente en una medida de la bondad del ajuste y un término de penalización, sino que evalúa la capacidad predictiva del modelo y penaliza el exceso de ajuste basado en la propagación de las distribuciones predictivas (Clark, 2007). Por lo tanto, las co-variables relevantes que pueden ser descartadas automáticamente en un método tradicional pueden todavía ser consideradas siempre y cuando su efecto sea significativo.

Para evaluar si la población de guanacos de la estancia Cámeron es regulada por denso-dependencia, precipitación y/o temperatura de invierno, se definió la

función  $f(.)$  en la ecuación 28 como una función de crecimiento exponencial discreta de la forma,

$$\mathbf{E}[n_t] = f(n_{t-1}|\boldsymbol{\beta}) \tag{29}$$

$$= n_{t-1} \text{EXP}(x_t^T \boldsymbol{\beta}), t = 1, 2, \dots, T$$

donde  $\boldsymbol{\beta} = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$  es el vector de los parámetros a ser estimados, y  $x_t^T$  es el vector transpuesto de co-variables. Se pusieron a prueba una serie de modelos anidados, comenzando con un modelo simple de crecimiento exponencial de la forma  $E[n_t] = n_{t-1} \exp[\beta_0]$ , donde  $\beta_0$  corresponde a la tasa intrínseca de crecimiento de la población. Este modelo implica que la población no está regulada por denso-dependencia. Las co-variables se pueden incluir como:

$$E[n_t] = n_{t-1} \text{EXP}[\beta_0 + \sum_{j=1}^{k-1} \beta_j x_{j,t}] \tag{30}$$

donde  $x_{j,t}$  es la  $j^{\text{ava}}$  co-variable ambiental. Para estimar el efecto de denso-dependencia se extiende la ecuación 30 al modelo poblacional de Ricker, el cual toma la siguiente forma,

$$E[n_t] = n_{t-1} \text{EXP}[\beta_0 + \beta_1 n_{t-1} + \sum_{j=1}^{k-1} \beta_j x_{j,t}] \tag{31}$$

donde  $\beta_1$  es el parámetro que estima intensidad de la denso-dependencia en el crecimiento poblacional.

Todos estos análisis estadísticos se llevaron a cabo en lenguaje R (Team 2007, [www.R-project.org](http://www.R-project.org)). En el Apéndice 9 se presenta de manera más detallada la metodología utilizada.

### 3.2. Resultados

#### 3.2.1. Estimación de la tasa de crecimiento poblacional

### 3.2.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Caughley y Krebs (1983)

Considerando que el peso promedio de un guanaco adulto es de 100 kg, la ecuación propuesta por Caughley y Krebs (1983) queda dada por:

$$r_0 = 1,5 * 100^{-0,36}$$

tal que,  $r_0 = 0,2858$

### 3.2.1.2. Estimaciones de $r_0$ en base a la biomasa de Hennemann (1983)

A partir de la ecuación propuesta por Hennemann (1983) que relaciona la biomasa (en gramos) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r_0$ ) se obtiene que para guanacos (100.000 grs):

$$y = 0,6914 - 0,2622 * \log_{10} 100.000 = - 0,6305 ;$$

tal que,  $r_0 = 0,2401$ .

### 3.2.1.3. Estimaciones de $r_0$ en base al crecimiento exponencial

En base a la función de crecimiento exponencial y considerando sólo los 10 primeros años de muestreo de la estancia Cámeron, se obtuvo un valor de  $r_0 = 0,0993$  (error estándar = 0,0071, varianza= 0,0078). En la Figura 26 se muestra los 10 primeros años (1977 – 1986) de datos de campo de la población guanacos de dicha estancia y su correspondiente curva del modelo exponencial.

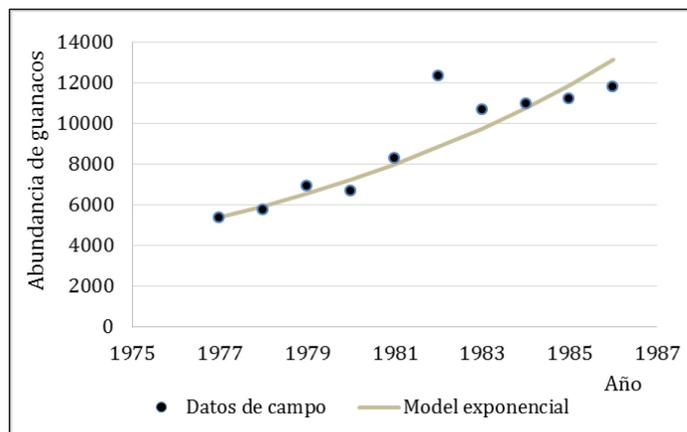


Figura 26. Datos de muestreos de los años 1977 – 1986 de la población guanacos de la estancia Cámeron y su correspondiente curva del modelo exponencial.

3.2.2. Modelos de tipo logístico

Aunque para la elaboración del modelo de manejo finalmente no se utilizaron modelos sin estructura de edades, con fines comparativos se consideró que era útil ajustar los parámetros de los modelos de tipo logístico a los datos de campo de la estancia Cámeron. En la Tabla 28 se muestran los resultados de dichos ajustes, ordenándose los modelos de mayor a menor en base a los SSE obtenidos, y en la Figura 27 se observan los comportamientos de cada modelo.

Tabla 28. Resultados de los ajustes de los parámetros de los modelos sin estructura de edad. SSE represente la suma de las diferencias cuadráticas entre la serie de datos de población de campo con la serie poblacional obtenida de los modelos.

Modelo	$r$	$K$	$\theta$	SSE
Theta logístico discreto	0,080	57.896	55,3	494.979.333
Bellows 1981	0,080	54.326	54,2	535.944.221
Logístico discreto	0,103	81.434	-	1.167.890.083
Ricker	0,098	83.236	-	1.171.822.139
Beverton-Holt	0,203	56.442	-	1.556.557.500

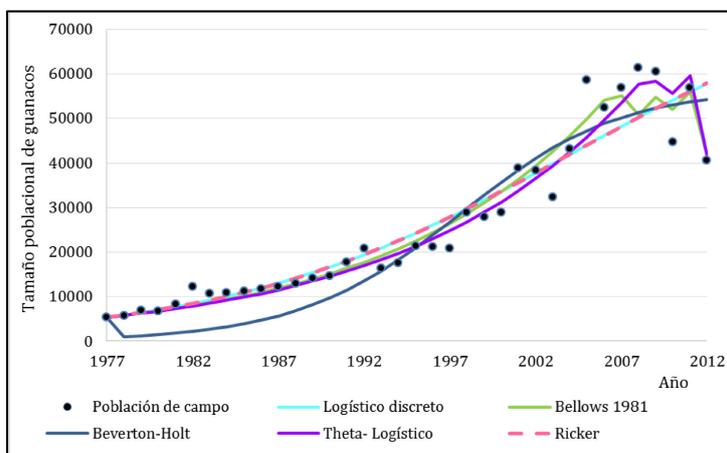


Figura 27. Ajuste de los modelos poblacionales sin estructura de edad a los datos de muestreo de campo de la estancia Cámeron (círculos negros).

3.2.3. Detección de proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población sin estructura de edad

3.2.3.1. Regresión múltiple entre tasa de crecimiento poblacional vs. densidad y clima

El análisis de co-linealidad entre las variables climáticas mostró una correlación estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ) entre la temperatura anual ( $T.a$ , en °C) y la temperatura de invierno ( $T.i$  en °C); también la correlación fue estadísticamente significativa entre las variables de precipitación para todos los retrasos de 1 a 7 años (pero no con precipitación no retardada, o sea que esta variable resultó la única sin evidencias de co-linealidad, Tabla 29).

También resultó estadísticamente significativa la correlación entre la abundancia de guanacos (en logaritmo natural) y la abundancia de ovejas (en logaritmo natural) con un coeficiente de correlación de  $-0,61$  ( $p < 0,05$ ). Se hubiera podido elegir alternativamente la abundancia de guanacos o la de ovejas, pero se optó por mantener como variable independiente la abundancia de guanaco y no la abundancia de ovejas ya que: (1) el objetivo era evaluar el efecto de la densidad de los guanacos sobre parámetros demográficos (efecto denso-dependencia); y (2) no se encontró en la literatura información que respaldara la idea de que la abundancia de ovejas altere la supervivencia o la fecundidad de los guanacos.

Tabla 29. Análisis de co-linealidad entre las variables climáticas independientes. Se marca en negritas las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $p < 0,5$ ).

	Pt	T.a	T.i	T.i <sub>(t-1)</sub>	Pt <sub>(t-1)</sub>	Pt <sub>(t-2)</sub>	Pt <sub>(t-3)</sub>	Pt <sub>(t-4)</sub>	Pt <sub>(t-5)</sub>	Pt <sub>(t-6)</sub>	Pt <sub>(t-7)</sub>
Pt	1,00	-0,02	0,23	-0,09	0,08	0,05	0,13	0,26	0,31	0,27	0,20
T.a	-0,02	1,00	<b>0,72</b>	-0,08	0,03	0,00	0,11	0,11	0,02	0,04	0,06
T.i	0,23	<b>0,72</b>	1,00	-0,20	-0,14	-0,13	0,03	0,05	-0,06	-0,05	0,02
T.i <sub>(t-1)</sub>	-0,09	-0,08	-0,20	1,00	0,21	0,06	0,03	0,14	0,14	0,04	0,03
Pt <sub>(t-1)</sub>	0,08	0,03	-0,14	0,21	1,00	<b>0,70</b>	<b>0,49</b>	<b>0,47</b>	<b>0,51</b>	<b>0,51</b>	<b>0,46</b>
Pt <sub>(t-2)</sub>	0,05	0,00	-0,13	0,06	<b>0,70</b>	1,00	<b>0,79</b>	<b>0,67</b>	<b>0,68</b>	<b>0,70</b>	<b>0,68</b>
Pt <sub>(t-3)</sub>	0,13	0,11	0,03	0,03	<b>0,49</b>	<b>0,79</b>	1,00	<b>0,87</b>	<b>0,81</b>	<b>0,82</b>	<b>0,81</b>
Pt <sub>(t-4)</sub>	0,26	0,11	0,05	0,14	<b>0,47</b>	<b>0,67</b>	<b>0,87</b>	1,00	<b>0,92</b>	<b>0,89</b>	<b>0,88</b>
Pt <sub>(t-5)</sub>	0,31	0,02	-0,06	0,14	<b>0,51</b>	<b>0,68</b>	<b>0,81</b>	<b>0,92</b>	1,00	<b>0,95</b>	<b>0,91</b>
Pt <sub>(t-6)</sub>	0,27	0,04	-0,05	0,04	<b>0,51</b>	<b>0,70</b>	<b>0,82</b>	<b>0,89</b>	<b>0,95</b>	1,00	<b>0,96</b>
Pt <sub>(t-7)</sub>	0,20	0,06	0,02	0,03	<b>0,46</b>	<b>0,68</b>	<b>0,81</b>	<b>0,88</b>	<b>0,91</b>	<b>0,96</b>	1,00

De esta manera, se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple entre  $\lambda$  (como variable dependiente) y como variables independientes la abundancia de guanacos (expresado en logaritmo natural), la temperatura de invierno ( $T.i$ ), la temperatura de invierno con un año de retraso ( $T.i_{t-1}$ ), la precipitación anual ( $Pt$ , mm/año) y la precipitación anual ( $Pt_{(t-1)}$ , mm/año). Los modelos pre-seleccionados a partir del análisis de *stepwise* (utilizando el criterio de Akaike para seleccionar le mejor modelo) se presentan en la Tabla 30.

Tabla 30. Resultado del análisis de la regresión tipo *stepwise* de la tasa de crecimiento poblacional en función de la densidad (en logaritmos) y de dos variables climáticas. Cada modelo va acompañado de los valores del criterio de Akaike (AIC), del *p-value*, del estadístico F, y de los valores de los coeficientes de cada variable indicando el error estándar de cada uno entre paréntesis. Se pre-seleccionaron los modelos con el valor de AIC más bajo.

Modelos	AIC	<i>p-value</i>	F
$\sim 1,61(0,17) - 0,053(0,02) \ln.Ngua$	-79,259	0,0044	9,381
$\sim 1,61(0,17) - 0,059(0,02) \ln.Ngua + 0,03(0,02) T.i_{(t-1)}$	-79,677	0,0062	6,021
$\sim 1,60(0,17) - 0,063(0,02) \ln.Ngua + 0,02(0,02) T.i + 0,03(0,02) T.i_{(t-1)}$	-79,118	0,0102	4,485

Los resultados de ANOVA realizado entre estos modelos preseleccionados, indica que prácticamente no hay diferencia significativa entre ellos, por lo tanto, siguiendo el principio de la parsimonia (entre dos modelos igualmente satisfactorios seleccionar el modelo más simple) se escogió el modelo donde la tasa de crecimiento depende solamente de la densidad poblacional. Es decir:  $\lambda = 1,61 - 0,053 \ln.Ngua$ :

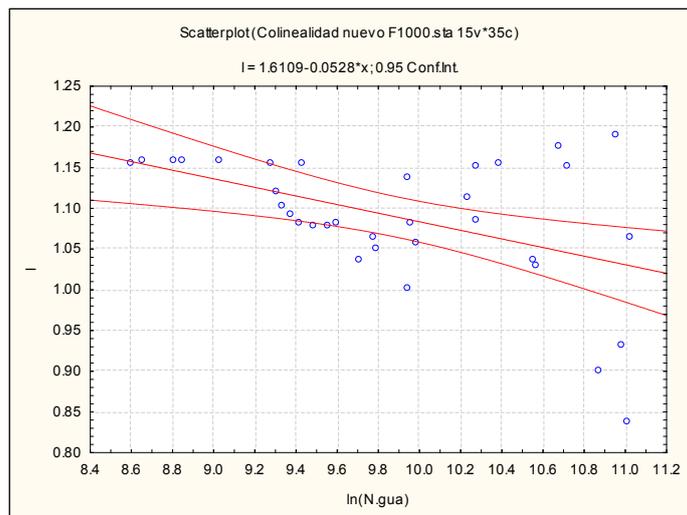


Figura 28. Efecto del tamaño (abundancia) poblacional de guanaco sobre la tasa finita de crecimiento poblacional de guanaco ( $\lambda$ ) (eje  $y$ ). En el eje  $x$  la población guanaco de la estancia Cameron (Tierra del Fuego, Chile) está transformada en escala logarítmica. Los valores de  $\lambda$  representan la tasa finita de crecimiento poblacional por año.

La pendiente negativa de la ecuación de regresión es una indicación de un proceso dependiente de la densidad, ya que cuando la población aumenta la tasa de crecimiento de la población per cápita disminuye (Figura 28). Extrapolando esta recta de regresión hasta su intercepción con el valor  $\lambda = 1$  (población en equilibrio) da como resultado un tamaño de población de 106.000 guanacos (53 guanaco/km<sup>2</sup>) el cual puede considerarse como un indicador de la capacidad de carga ( $K$ ). Sin embargo este tipo de estimación de  $K$  debe tomarse con cautela ya que refleja supuestas condiciones constantes sobre la productividad primaria aérea neta de la vegetación.

### 3.2.3.2. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque frecuentista

La aplicación del método de (Dennis y Taper, 1994) indicó que no había un efecto de denso-dependencia de la población total sobre la tasa de crecimiento poblacional, ya que la tasa de crecimiento poblacional (en logaritmos) no muestra ninguna tendencia significativa en función de la densidad (Figura 29).

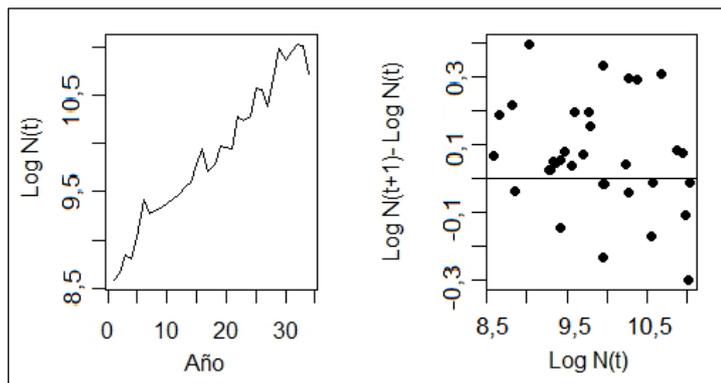


Figura 29. Tamaño de la población de guanacos ( $N$ ) en función del tiempo ( $t$ ) en escala logarítmica (gráfico de la izquierda) y estimación del parámetro de crecimiento poblacional en función de la densidad (gráfico de la derecha) mediante el método de Dennis y Taper (1994) en su versión frecuentista.

Los resultados del análisis de la distribución de densidad (“densidad” en sentido estadístico de la frecuencia esperada, que no debe confundirse con la densidad de guanacos) de los parámetros  $b_0$  y  $b_1$  (que equivalen a  $r$  y  $-r/K$ , respectivamente, del modelo logístico, Figura 30) se interpretan de la siguiente manera: las líneas verticales negras constituyen las desviaciones observadas, y las líneas verticales rojas los correspondientes cuantiles al 95%; se observa que el parámetro  $b_1$  cae por debajo del cuantil inferior, indicando que no difiere estadísticamente de 0, lo que sugiere falta de respuesta denso-dependiente directa de la población total de guanacos de la estancia Cámara. El parámetro  $b_0$  cae dentro de esos límites del 95%, lo que indica que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) difiere estadísticamente de 0.

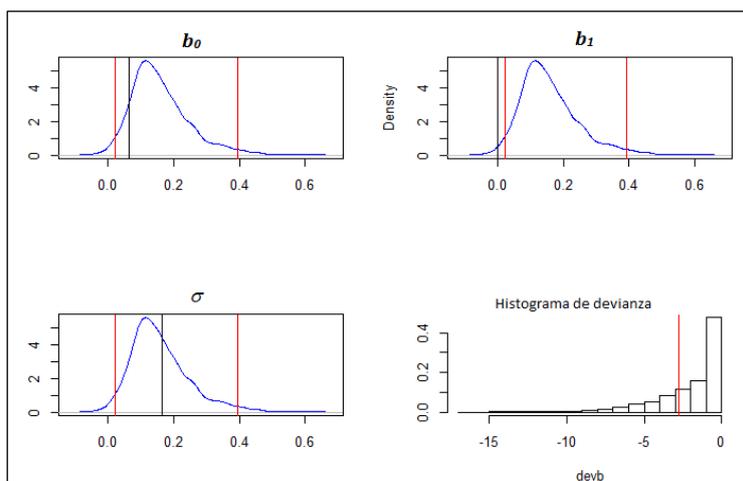


Figura 30. Resultado del análisis de re-muestreo (*bootstrap*) de los parámetros  $b_0$  y  $b_1$  del método de Dennis y Taper (1994) en su versión frecuentista.

3.2.3.3. Análisis de la denso-dependencia por el método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano

Los resultados de este método de estimación de la denso-dependencia, utilizando como criterio la minimización de la pérdida de capacidad predictiva (*predictive loss*), identificó que el modelo de Ricker era el que tenía menor pérdida predictiva e incluía el efecto de denso-dependencia, la temperatura invernal y la densidad de las ovejas, como significativos, ya que las densidades *a posteriori* condicionales de estas tres variables independientes no incluyeron el cero (es decir, su efecto fue significativamente diferente de cero, Tabla A4 del Apéndice 9). Todos los modelos probados que no incluían la denso-dependencia (es decir, modelos de crecimiento exponencial simple) tuvieron valores de pérdida de capacidad predictiva más altos que el peor modelo de con denso-dependencia. El modelo exponencial tenía una devianza (*deviance*) casi un 16% más alta que la del modelo de Ricker. Del modelo seleccionado se desprende que existe un efecto significativo de la denso-dependencia (mayor densidad produce una reducción en la tasa de crecimiento de la población), pero también que la tasa de crecimiento de la población aumenta positivamente con la temperatura invernal, pero disminuye con el aumento de la densidad de ovejas (Figura 31). La tasa de crecimiento de la población se calculó como:  $\lambda = \exp(\beta_0 + \beta_1 K + \beta_2 T + \beta_3 Ov)$ ; donde  $K$  es la capacidad de carga,  $T$  son los valores de la temperatura de invierno y  $Ov$  son los valores del número estimado de ovejas.

En la Tabla 31 se muestran los valores, para cada modelo, de la bondad de ajuste, de la penalización (debida al exceso de ajuste basado en la propagación de las distribuciones predictivas) y de la devianza (como medida de dispersión) a partir de los cuales se evalúa la pérdida de la capacidad predictiva del modelo para seleccionar el mejor modelo.

Tabla 31. Valores de las medidas de bondad de ajuste, penalización y la devianza a partir de los cuales se evalúa la pérdida de capacidad predictiva (o *predictive loss*) de los diversos modelos de regresión para determinar la tasa de crecimiento poblacional de los guanacos. Las variables independientes fueron: denso-dependencia (DD), temperatura media de invierno (Temp), densidad de ovejas (Ov) y precipitación total anual (Precip). Los modelos se presentan ordenados de menor a mayor pérdida de capacidad predictiva. El modelo seleccionado en base a la pérdida de capacidad predictiva más baja, sólo incluyó la DD, Temp y Ov.

Modelo	Bondad de ajuste	Penalización	Devianza
DD + Temp + Ov	747.042.316	2.588.293	749.630.609
DD + Ov+ Temp x DD	748.808.124	2.614.802	751.422.926
DD + Temp +Precip +Ov	751.283.743	2.674.437	753.958.179
DD + Ov+ TempxDD + PrecipxDD	753.299.330	2.702.262	756.001.592
DD + Temp x DD	782.831.095	2.558.116	785.389.210
DD + Temp	788.181.401	2.587.368	790.768.770
DD + Temp + Precip	791.766.849	2.618.545	794.385.393
DD + Temp x DD + Precip x DD	793.801.072	2.639.065	796.440.137
DD + Ov + Precip x DD	817.856.927	2.605.421	820.462.348
DD + Ov	820.229.740	2.550.647	822.780.388
DD + Precip + Ov	823.431.071	2.601.588	826.032.659
DD + Precip	841.143.534	2.511.230	843.654.763
DD + Precip x DD	844.055.704	2.545.799	846.601.503
DD	854.413.881	2.501.356	856.915.236
Temp	873.204.687	2.557.086	875.761.773
Precip	878.017.164	2.523.181	880.540.345
Ov	882.878.857	2.526.847	885.405.704
Temp x DD	883.300.198	2.594.072	885.894.270
Precip x DD	891.135.256	2.553.360	893.688.616
Temp+ Precip	893.374.975	2.606.020	895.980.994
Temp + Ov	893.617.459	2.600.458	896.217.918
Precip + Ov	899.859.493	2.489.581	902.349.074
Temp x DD + Precip x DD	902.399.154	2.550.110	904.949.264
Ov + Temp x DD	903.200.592	2.560.516	905.761.109
Ov+ Precip x DD	906.910.271	2.476.583	909.386.855
Ov+ Temp x DD + Precip x DD	909.330.406	2.569.413	911.899.819
Temp+ Precip + Ov	916.053.079	2.486.596	918.539.675

La capacidad de carga promedio ( $K$ ) (en el intervalo de los últimos seis años de la serie de tiempo de 36 años de la población de guanacos de la estancia Cámeron) fue estimada (ver ecuación 53 en el Apéndice 9) en 46.563 ( $\pm 15.283$ ) individuos (o sea, una densidad de alrededor de 23,3 guanaco/km<sup>2</sup>). En la Figura 32 se muestra

el tamaño de la población observada, el tamaño estimado de la población con su IC del 95% y la capacidad de carga ( $K$ ) estimada. Este valor de  $K$  se ve afectado por la densidad de ovejas en el área; por ejemplo, en el último año, cuando el número de ovejas se estimó en alrededor de 45.000 individuos, la capacidad de carga de los guanacos cae a un valor de  $K= 29.359 (\pm 16.329)$  individuos, por debajo de su valor promedio.

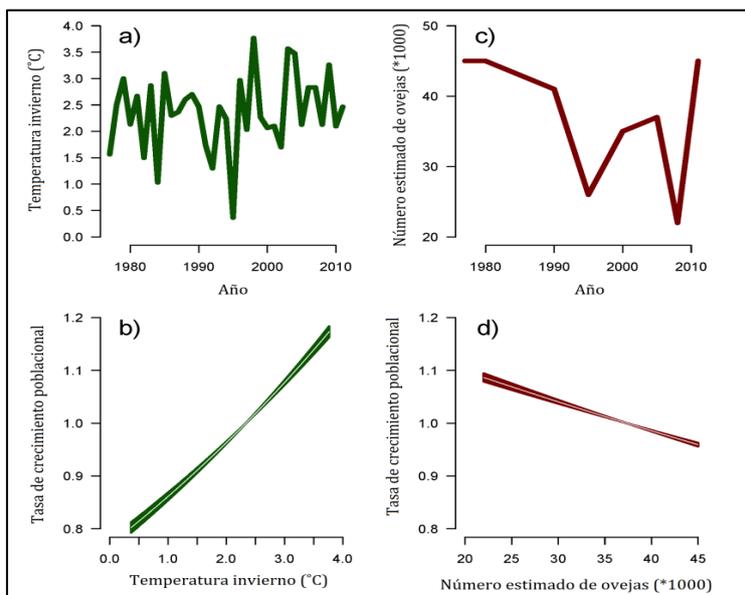


Figura 31. Valores de la precipitación anual y del número de ovejas y su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional esperada del guanaco. a) Temperatura media de invierno (°C) durante el período analizado; b) efecto de la temperatura invernal sobre la tasa de crecimiento de la población de guanaco; c) número estimado de ovejas durante el período analizado; y d) efecto del número de ovejas sobre la tasa de crecimiento poblacional del guanaco. El ancho de los polígonos en b) y d) corresponde a los intervalos de credibilidad del 95%.

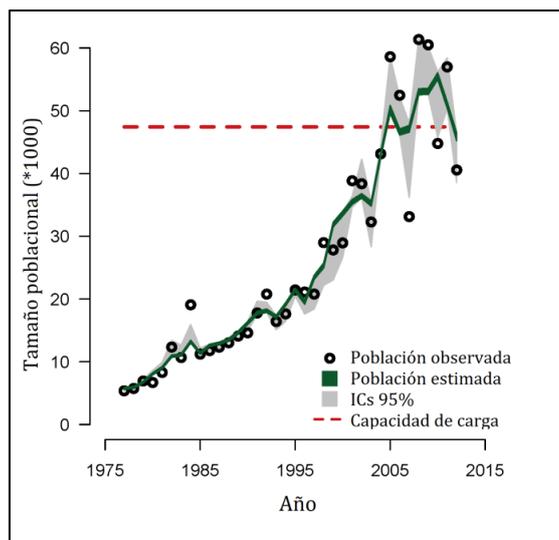


Figura 32. Tamaño estimado de la población como resultado de las predicciones del modelo de Ricker incorporando los efectos de la temperatura anual promedio de los meses de invierno, la densidad de las ovejas y la densidad de la población de guanacos. La línea verde muestra el tamaño de la población modelada y las bandas grises son los intervalos de confianza del 95% de esas predicciones.

### 3.3. Discusión

→ Análisis del proceso de denso-dependencia y efecto del clima en la población sin estructura de edad

Messier (1994) demostró que en los alces norteamericanos (*Alces alces*) la competencia alimentaria denso-dependiente y la depredación por lobos dieron lugar a dos condiciones de equilibrio de densidad. La ausencia del puma (*Puma concolor*) en la estancia Cámeron, el principal depredador del guanaco, simplificó nuestro análisis de la regulación poblacional de guanacos, ya que no se esperaba una situación de equilibrio múltiple causadas por los efectos de la depredación y de la competencia por el recurso (denso-dependencia).

En cuanto a los diferentes análisis realizados para detectar efecto de denso-dependencia y clima sobre la población sin estructura de edad se observó ciertas diferencias en los resultados; que dan cuenta de las diferentes capacidades o sensibilidades de dichas técnicas. Por un lado, el análisis de regresión múltiple univariada indicó efecto de denso-dependencia sobre la tasa de crecimiento poblacional, sin embargo a pesar de que la variables climática  $T_i$  (temperatura de

invierno) resultó significativa no produjo una mejora en la predicción del modelo, el ANOVA indico que no había diferencias significativas entre los modelos ( $\sim N_{tot}$ ;  $\sim N_{tot} + T.i_{(t-1)}$ ; y  $\sim N_{tot} + T.i_{(t-1)} + T.i_{(t)}$ ), pudiéndose o no considerar en la descripción del crecimiento poblacional. Con el método de detección del efecto de denso-dependencia y clima de Dennis y Taper (1994) con enfoque frecuentista no se pudo detectar efecto significativo de ninguna variable independiente (ni climática ni de densidad) sobre la dinámica poblacional. Sin embargo, la aplicación de este mismo método (Dennis y Taper, 1994) pero con un enfoque de tipo bayesiano dio resultados sustancialmente diferentes; indicando que la población de guanaco de Cámeron está bajo un fuerte efecto de regulación denso-dependiente, en tanto que la temperatura de invierno mostró un efecto significativo con un correlación positiva (menor temperatura de invierno menor tasa de crecimiento poblacional); por último la variable abundancia de ovejas también resultó significativa, indicando que a mayor abundancia de ovejas menor abundancia de guanacos.

Un aspecto a destacar entre los diferentes métodos es la estimación de la capacidad de carga, se observó que por el método de regresión múltiple se obtienen valores de capacidad de carga de aproximadamente el doble que los obtenidos por el método bayesiano. Debido a las características del análisis bayesiano, donde se utilizó una estructura de cadena de Markov para modelar los cambios en el crecimiento de la población mientras que se contabilizaron errores de medición que no se consideraron en los otros dos tipos de análisis podría considerarse más confiables los resultados obtenidos por este método. Asimismo, estas diferencias entre los resultados obtenidos podría dan cuenta de una mayor aptitud o capacidad del enfoque bayesiano en análisis de este tipo en los que se cuenta con  $N$  (tamaño muestrales) bajos. No obstante, es necesario realizar más investigaciones para determinar los mecanismos exactos que relacionan el crecimiento de la población con la temperatura del invierno en el año anterior y la abundancia de ovejas.

#### 4. Modelos de dinámica poblacional con estructura de edades

---

Los modelos de crecimiento poblacional logístico, han sido validados en muchas poblaciones naturales y son modelos útiles para diferentes fines; sin embargo, muchas veces las recomendaciones de manejos suelen involucrar una clases de edad o un grupo social, por ejemplo Sarno *et al.* (1999) sugieren que en el sur de Chile la extracción de machos del grupo machos solteros podrían no tener efecto negativo sobre la población de guanacos si se considera cuidadosamente la supervivencia de las crías; en estos casos se hace necesario contar con un modelo de dinámica poblacional capaz de distinguir individuos en clases o categorías.

Una alternativa para el análisis de una población que se desee estructurar de en base a cualquier tipo de categoría (por edad, sexo, tamaño, o cualquier otra característica que distinga a los individuos), es el uso de los modelos matriciales; dichos modelos se basan en las llamadas matrices de proyección, que constituyen una representación de las supervivencias y fecundidades de la población organizadas de acuerdo a la categoría de interés. En esta Tesis se estructuró la población de guanacos en base categorías de clases de edad.

Los elementos de una matriz de proyección son a su vez el producto de dos matrices: la matriz de reproducción y la matriz de transición; la primera es una matriz compuesta totalmente de ceros, excepto por la primera fila que contiene la fecundidad de en aquellas columnas que representan las clases de edad reproductoras; la matriz de transición contiene la supervivencia, la probabilidad de un individuo de permanecer vivo en una clase de edad durante un período de tiempo, y en la sub-diagonal la probabilidad de un individuo de pasar vivo de una clase de edad a la siguiente en un período de tiempo. En otros organismos muchos otros elementos de la matriz de transición pueden no ser cero, pero para el caso de los mamíferos solo la diagonal y la sub-diagonal pueden no ser cero.

En la presente Tesis se ensayaron dos tipos de matrices de proyección en términos de clases de edades y sexo: (a) una matriz poblacional de tres clases de edad y solo hembras; y (b) una matriz poblacional de tres clases de edad y dos sexos y con estructura reproductiva compuesta de harenes. Como una de las formas de estimar

los coeficientes de esas matrices de transición se llevaron a cabo unos análisis a partir de tablas de vida. Luego, al igual que con los modelos sin estructura de edad, se llevó a cabo el análisis del efecto del proceso de denso-dependencia y de los factores climáticos con el fin de incorporarlos en los modelos poblacionales matriciales.

## 4.1. Metodología

### 4.1.1. Estimación de parámetros demográficos en base a tablas de vida

Una tabla de vida es una síntesis de las estadísticas de supervivencia y fecundidad por edad de una población; estas tablas contienen básicamente dos columnas:  $l_x$  y  $m_x$ , donde  $l_x$  representa la proporción de individuos que sobreviven desde la edad 0 a la edad  $x$ , y  $m_x$  representa la fecundidad de las hembras de edad  $x$ , expresada (al menos en mamíferos) como el número de crías totales (a veces o crías hembras) por cada hembra en la población. En esta Tesis se trabajó con tablas de vida de tipo vertical, llamada también estática o tiempo-específica, resultado de observar la estructura de edades de una población en un momento dado, bajo la suposición de que la población se halla en estado estacionario. Se considera que la población así muestreada constituye una cohorte imaginaria.

#### 4.1.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Euler o ecuación de Lotka

En base a los elementos  $l_x$  y  $m_x$  (expresada como crías ♀/♀) la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r_0$ ) se puede estimar mediante la llamada fórmula de Euler o también ecuación de Lotka (Ebert, 1999) (ecuación 32):

$$1 = \sum_{\alpha}^{\omega} l_x m_x e^{-r_0 x} \tag{32}$$

donde  $\alpha$  es la edad de primera reproducción,  $\omega$  es la edad de última reproducción, y  $r_0$  es la tasa intrínseca de crecimiento natural (a ser estimada).

De esta ecuación no se puede despejar de manera directa el valor  $r_0$  que satisfaga un dado calendario de supervivencia y reproducción etario, por lo que el valor de

$r_0$  se despeja por iteración; para ello se utilizó la herramienta *Solver* de la planilla electrónica Excel.

Para los calendarios de supervivencia ( $lx$ ) se utilizaron tres fuentes de información: (a) una tabla de vida elaborada por Raedeke (1979) para guanacos en Tierra del Fuego (Chile), basada en la edad de muerte de carcasas recolectadas durante un período de 14 años (1960 – 1973); (b) los datos de supervivencia por edad para la isla de Tierra del Fuego (Chile) analizados por Franklin y Fritz (1991), y (c) los datos de supervivencia por edades para el Parque Torres del Paine (Chile) también analizados por Franklin y Fritz (1991). En los tres casos para el calendario de fecundidades ( $mx$ , conocido también como función de maternidad) se utilizó la información aportada en el trabajo de Raedeke (1979), en el que se determinó el estatus reproductivo, peso y condición de los guanacos hembras colectadas en Isla Grade de Tierra del Fuego (Chile, 1972 – 1974, ver Tabla 15 de Raedeke, 1979). Aunque la muestra era relativamente pequeña ( $N= 17$ ), permitió estimar el calendario de las fecundidades de ♀/♀/año por edades ( $mx$ ) (Tabla 32). Raedeke (1979) sugiere que la fecundidad de las hembras adultas no decae con la edad; consideramos que esto es razonable si las hembras se encuentran en buenas condiciones de salud y de alimentación (valor 0,375 de la Tabla 32).

Tabla 32. Tasas reproductivas por clases de edad obtenida de Raedeke (1979); N representa el tamaño de la muestra, Preñadas es el número de hembras preñadas, Crías esperadas es la proporción esperada de crías ♀/♀.

Clase de edad	Edad (años)	N	Preñadas	% Preñez	Crías♀ esperadas
Cría	0 – 1	2	0	0	0
Juvenil	1 – 2	3	1	33	0,165
Adulta	+2	12	9	75	0,375

En la Tabla 33 se presentan las tablas de vida usadas para estimar  $r_0$ , indicando la edad ( $x$ , en años) y la edad pivote, definida como el punto medio de un período de edad (Ebert, 1999).

Tabla 33. Calendarios de supervivencias ( $l_x$ ) y fecundidad ( $m_x$ ) por edad, expresada en años ( $x$ ) usados para estimar  $r_0$ . Se presentan los  $l_x$  obtenidos para Tierra del Fuego, Chile, por Raedeke, 1979 ( $l_x$  IG.R) y para Tierra del Fuego ( $l_x$  TF FF) y Torres del Paine por Franklin y Fritz, 1991 ( $l_x$  TP FF). El calendario de  $m_x$  se obtuvo a partir del porcentaje de preñez estimado por Raedeke (1979) (ver Tabla 32.).

x	Edad pivote	$m_x$	$l_x$ IG.R	$l_x$ TF FF	$l_x$ TP FF
0-1	0,5	0	1	1	1
1-2	1,5	0,165	0,728	0,709	0,674
2-3	2,5	0,375	0,598	0,581	0,565
3-4	3,5	0,375	0,531	0,515	0,526
4-5	4,5	0,375	0,469	0,456	0,47
5-6	5,5	0,375	0,415	0,421	0,421
6-7	6,5	0,375	0,362	0,359	0,371
7-8	7,5	0,375	0,268	0,305	0,336
8-9	8,5	0,375	0,165	0,192	0,237
9-10	9,5	0,375	0,076	0,109	0,128
10-11	10,5	0,375	0,058	0,076	
11-12	11,5	0,375	0,049		
12-13	12,5	0,375	0,045		
13-14	13,5	0,375	0,04		
14-15	14,5	0,375	0,027		
15-16	15,5	0,375	0,018		
16-17	16,5	0,375	0,013		
17-18	17,5	0,375	0,009		
+18	18,5	0,375	0,004		

#### 4.1.1.2. Estimación de otros parámetros demográficos a partir de tablas de vida

Para las tres fuentes de información disponibles de los calendarios de supervivencia en función de la edad ( $l_x$ ), y junto con los calendarios de fecundidad por edad ( $m_x$ ) (Tabla 33), se estimaron también otros tres parámetros demográficos:  $R_0$  (la tasa de neta de reemplazo),  $\lambda$  (la tasa finita de crecimiento poblacional, y  $T$  (el tiempo generacional). Para ello se utilizó el paquete *PopTools*,

una herramienta desarrollada por Greg Hood (<http://www.cse.csiro.au/poptools/>) para las planillas electrónicas Excel.

#### 4.1.1.3. Estimaciones de $r_0$ por el método de Cole (1954)

Para estimar la tasa intrínseca de crecimiento natural ( $r_0$ ) de las poblaciones de guanacos mediante el método de Cole (1954), se aplica la ecuación 33, la cual permite despejar el valor de  $r_0$  que satisface dicha ecuación en base a los valores de  $a$ ,  $b$  y  $c$ :

$$1 = \exp(-r_0) + b \exp(-r_0 * a) - b \exp(-r_0 * (c + 1)) \tag{33}$$

donde  $a$  es la edad promedio de primera reproducción (en años),  $b$  el tamaño promedio de la camada (número de crías hembra producidas en promedio por hembra por año), y  $c$  la edad promedio de la última reproducción (en años). Como no se puede despejar el valor de  $r_0$  de manera explícita se utilizó la herramienta *Solver* de Excel para estimar el valor  $r_0$  que satisface los valores de  $a$ ,  $b$ , y  $c$ .

Para la estimación del parámetro  $a$  (edad de primera reproducción) se realizaron las siguientes consideraciones:

- I. Existe una estrecha relación entre en crecimiento o desarrollo fisiológico de una hembra y su condición de fecundidad, y se consideró para los fines de esta Tesis que una hembra es sexualmente madura a partir de su 2do. año de vida. Aunque existen registros (Raedeke, 1978; Raedeke, 1979) a partir de datos histológicos de hembras juveniles (1 – 2 años) preñadas las cuales, dado que el período de gestación es de 11,5 meses, esas hembras tendrán sus crías en su 2do año de vida. Aunque esta probabilidad de preñez en hembras juveniles es muy baja se tuvo en cuenta para el cálculo de dicho parámetro. Por otro lado Raedeke (1979) reconoce que la probabilidad de supervivencia de las crías producidas por esas hembras tan jóvenes es baja, y que dichas hembras presentaban un desarrollo fisiológico de casi un 50% mayor al de la media de su edad.

Las hembras adultas (+2 años) preñadas en su primer año de adultas (es decir, a los dos años de edad) tendrán su primer cría a los 3 años.

En base a los datos de preñez presentados en Puig (1986) para las diferentes clases de edad para una población de guanacos de la Reserva Provincial La Payunia (Mendoza, Argentina) el parámetro  $a$  se estimó como un promedio ponderado, donde se asigna a cada categoría de edad de las hembras un peso en función de su abundancia relativa; de esa tabla de frecuencia se calculó el promedio y desvío estándar de  $a$ .

- II. Para estimar el parámetro  $b$  (tamaño promedio de la camada expresado como número de crías hembra producidas en promedio por hembra por año) se multiplicó el valor  $Q$  (aporte reproductivo) de hembras cada categoría de edad (juveniles y adultas) por sus respectivas abundancias relativas, y se sumaron dichos valores. Luego se multiplicó por 0,5 para representar la fracción de crías hembras (aceptando que la proporción de sexos al nacer es 1:1).
- III. Para estimar el parámetro  $c$  (la edad de última reproducción) se consideró que en los guanacos, aún en edades más avanzadas, son todavía reproductoras. Sin embargo, la longevidad de esta especie no está del todo clara; por ejemplo, el zoológico de San Diego sostiene que la longevidad del guanaco es de 15 – 20 años (<http://library.sandiegozoo.org/factsheets/guanaco/guanaco.htm>); por su parte Franklin y Fritz (1991) sugieren 10 años, pero Raedeke (1979) considera una longevidad de 18 años; el registro más extremo encontrado es el del zoológico de Vancouver (Canadá) que sostiene que un guanaco puede vivir aproximadamente 28 años en cautiverio y posiblemente 20 años en condiciones naturales (<http://www.gvzoo.com/node/72>). Un análisis de regresión entre la edad de guanacos hembra y el estado o actividad de la *corpora lutea* realizado por Raedeke (1979) apoya la idea de que las hembras son reproductoras aun en las edades más avanzadas, sin embargo debido a la acotada extensión de los datos disponibles este autor sugiere que esto es válido por lo menos hasta los 12 años de edad, no pudiendo extrapolar esta conclusión para edades más avanzadas.

La metodología de cálculo para estimar los valores de los parámetros  $a$  y  $b$  para aplicar el método de Cole se resumen en la Tabla 34.

Tabla 34 . Porcentaje de preñez general para la población de guanacos de la reserva Provincial La Payunia, Mendoza, Argentina (Puig, 1986). Se reconocen tres clases de hembras reproductoras: las juveniles y dos categorías de adultas: sub-adultas y adultas. *Rango* es el límite de cada clase de edad en meses;  $f_x$  es la frecuencias de individuos vivos de la edad  $x$ ;  $Y_x$  es la proporción de individuos pertenecientes a cada clase de edad;  $\Omega'_x$  es la proporción de preñez para cada categoría de edad,  $R_x$  es el aporte reproductivo de cada categoría (en proporciones) y  $Q$  es la preñez general (en proporción) para toda la población hembra (+2 años) de guanacos (Puig, 1986).

Categoría de edad ( $x$ )	Rango (meses)	$f_x$	$Y_x$	$\Omega'_x$	$R_x$
Juveniles	12 - 24	78,28	0,141	0,25	0,0353
Sub-adultas	24 - 36	63,02	0,114	0,5	0,0569
Adultas	+ 36	412,71	0,745	0,75	0,5588
Total		475,73		$Q = 0,651$	

#### 4.1.2. Modelo matricial de tres clases de edad (3x3) y sólo hembras

Los datos de supervivencia y fecundidad por clases de edad permiten estructurar esos rasgos de las historias de vida en forma de una matriz de proyección (por ejemplo matrices de Lefkovitch o matrices por estadios), que permiten estimar los parámetros demográficos. Estas matrices (Lefkovitch, 1965) tienen en la primera fila se representa la fecundidad, en la diagonal se representa la probabilidad de supervivencia dentro de la misma clase de edad en el período de un año, y en la sub-diagonal se representa la probabilidad de transición de una clase de edad a la siguiente en el período de un año.

Para el caso de la población de guanacos se optó por clasificar a la población en tres clases de edad: i) Crías (o chulengos) para individuos de 0 a 1 año de edad; se trata de individuos lactantes y dependientes del cuidado materno; ii) Juveniles, de 1 a 2 años; se trata de individuos que no dependen del cuidado materno pero que no son reproductores; y iii) Adultos, que incluye a todos los individuos de 2 o más años (todos ellos potencialmente reproductores). Uno de los motivos por los cuales se optó por este criterio de clasificación es que son las categorías que podrían distinguirse o diferenciarse en el campo, y porque además tiene características funcionales y roles ecológicos diferentes.

Así, la matriz de proyección (**A**) es una matriz cuadrada de 3x3, basada solo en la población hembra, y tiene la siguiente forma:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

donde el elemento  $a_{13}$  expresa la fecundidad de las hembras adultas (crías ♀/♀/año); el elemento  $a_{21}$  la probabilidad de un chulengo de pasar vivo a la clase de edad juvenil en el período de un año; el elemento  $a_{32}$  expresa la probabilidad de un juvenil de pasar vivo a la clase de edad adulto en el período de un año, y finalmente  $a_{33}$  representa la probabilidad de un adulto de permanecer vivo en su propia clase de edad en el período de un año. Dado que el paso del tiempo en la matriz es de un año, y que las categorías crías y juveniles solo duran un año, la probabilidad de sobrevivir y permanecer en esas categorías será 0, y por lo tanto la probabilidad de supervivencia de un año a otro en estas categorías equivaldrá a la probabilidad de transición o “graduación”.

De esta manera la matriz básica de 3x3 estará compuesta por cuatro elementos: la fecundidad del adulto hembra (“ $f$ ” o elemento  $a_{13}$ ), la transición de crías a juveniles (“ $S_c$ ” o elemento  $a_{21}$ ), la transición de juveniles a adulto (“ $S_j$ ” o elemento  $a_{32}$ ) y la supervivencia y permanencia de los adultos (“ $S_A$ ” o elemento  $a_{33}$ ). Solo estos cuatro elementos de la matriz de transición tienen valores diferentes de cero; todos los demás elementos tienen valor cero, ya que representan permanencias o transiciones biológicamente imposibles para los guanacos en unidades de tiempo de un año.

Este tipo de modelo matricial permite, a partir de un vector poblacional inicial **N** (que contiene el número de individuos en cada una de las clases edad), hacer simulaciones y estudiar los cambios de una población a través del tiempo. Con dicha finalidad se comienza con:

$$\mathbf{N} = \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}$$

y la simple operación de multiplicación de la matriz (**A**) por el vector (**N**) dará como resultado el tamaño total y la estructura poblacional en los sucesivos períodos de tiempo:  $N_{t+1} = A \cdot N_t$ ; es decir:

$$\begin{bmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \end{bmatrix}$$

donde los subíndices del vector poblacional **N** (es decir, *i* y *t* en  $N_{i,t}$ ) se refieren a la clase de edad (*i*= 1, crías, *i*= 2, juveniles, e *i*=3, adultos) y *t* se refiere al tiempo, en unidades de años.

La matriz de transición se puede representar mediante un gráfico conocido "gráfico del ciclo de vida", en la Figura 33 se muestra el gráfica para un modelo de tres clases de edad en base solo a la población hembras.

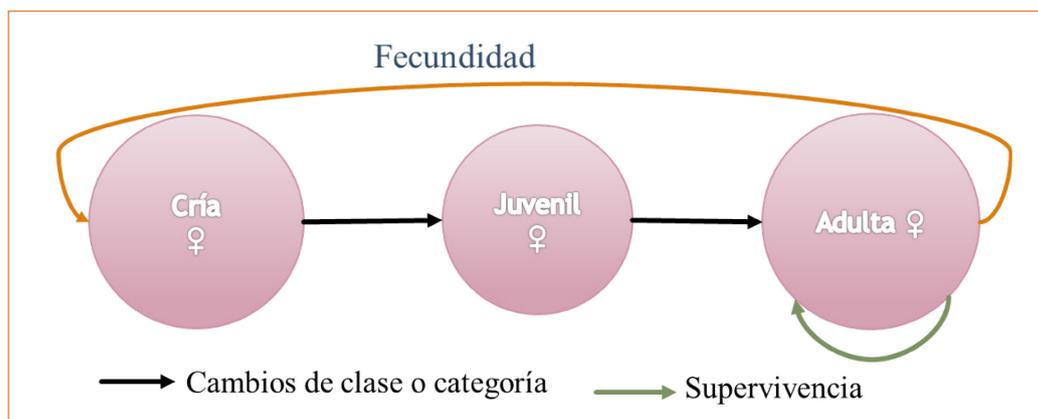


Figura 33. Representación de una matriz de proyección de tres clases de edades (3x3) en base a solo hembras mediante el "gráfico del ciclo de vida".

#### 4.1.2.1. Parametrización del modelo matricial de tres clases de edades y sólo hembras

El principal esfuerzo relacionado a la construcción y uso de los modelos poblacionales se relaciona con la parametrización de los mismos; esta tarea consiste en estimar los valores numéricos de los parámetros de los diversos modelos que se están desarrollando.

La estimación numérica de esos elementos de una matriz de proyección es necesaria tanto para el modelo de simulación como para la estimación de algunos de los parámetros demográficos a partir de las matrices de proyección. Los métodos de estimación de los elementos de una matriz de proyección varían según

el tipo de datos disponibles. En el caso de las poblaciones de guanacos se han estudiado y analizado los datos provenientes de la bibliografía, y se ha realizado un importante esfuerzo por estimarlos a partir del ajuste de un modelo matricial a series de tiempo poblacionales.

Para estimar los elementos de la matriz de transición por medio del ajuste de un modelo matricial a una serie de tiempo poblacional, se trabajó con la serie de 36 años de datos (1977 – 2012) de una población silvestre de guanacos de la estancia Cámeron, de Tierra del Fuego (Chile). Con esos datos, luego de corregir por la posible presencia de valores atípicos (ver sección 2.2.1), se construyeron 35 matrices de transición y por medio de la herramienta *Solver* de Excel (versión 2010) se ajustaron los 4 parámetros de cada una de esas matrices (supervivencia de cada clase de edad y fecundidad), un total de 140 parámetros.

Primero se programó en una planilla Excel la matriz de proyección a partir de los datos de la población inicial (año 1977) de la estancia Cámeron, y luego se programaron las operaciones matriciales necesarias para generar (en base a un vector poblacional inicial con los valores de campo) un vector poblacional para cada año con las tres clases de edades utilizadas (crías, juveniles y adultos), para cada uno de los 36 años analizados. Luego, utilizando la herramienta *Solver* de Excel (vers. 2010), se ajustan los cuatro coeficientes de la matriz simultáneamente año a año, considerando como criterio de bondad de ajuste la minimización del SSE entre (suma del error cuadrático) entre las poblaciones observadas (población de campo) y la esperada (población estimada por el modelo). El uso de la herramienta *Solver* permite establecer restricciones o valores límites que pueden asumir los parámetros que están siendo estimados. Debido a que se deseaba conocer los valores de los parámetros fecundidad y supervivencia, se establecieron como restricciones que la supervivencia no podía superar el valor de 0,99 para las tres clases de edad y que la fecundidad (cría<sub>♀</sub>/♀/año) no podía superar el valor de 0,5.

Dado que se disponía de los datos de la clase cría de campo, se realiza un ajuste a la serie de 36 años de muestreo usando como criterio de bondad de ajuste la suma cuadrática de los residuales (SSE) resultantes entre la clase de las crías (crías campo vs. crías modelo) y las clases juveniles y adultas agrupadas (juv+ad campo

vs. juv+ad modelo); se utilizó como criterio la minimización de la suma de ambos SSE.

Esta decisión de realizar los ajustes en base a la serie de poblacional de la estancia Cámeron y agrupando la clases juvenil y adulta se tomó en base a las siguientes razones: (i) si bien en la serie de tiempo de 36 años de muestreo de las poblaciones de guanacos de la estancia Cámeron están diferenciadas las tres clase de edad, la clase de los juveniles es a menudo difícil de diferenciar de la clase de los adultos, y al combinar juveniles y adultos en la operación de la SSE se logra amortiguar ese riesgo de error; (ii) no hay datos disponibles en las provincias patagónicas argentinas de muestreos poblacionales de guanacos con series de tiempo de 10 o más años, que se considera como un período de tiempo mínimo necesario para estas estimaciones; y (iii) si bien el ambiente de la estancia Cámeron muestra ciertas diferencias ecológicas al ser comparada con otras estancias y/o regiones de la provincia del Chubut (productividad, depredadores, carga ovina, formas de manejo de majadas, control de furtivismo, etc.), se considerará que las características básicas del guanaco (es decir, sus características propias como especie) son tales que mostrará capacidades de respuesta similares a los factores ambientales.

A partir de los valores de los coeficientes estimados para cada uno de 36 años de datos se estiman los promedios y los intervalos de confianza según el tipo de distribución estadística de uno de los cuatro coeficientes de la matriz de proyección. Nótese que si bien la serie es de 36 años se estiman 35 valores de cada parámetro, esto se debe a que los coeficientes del período “ $t$ ” se utilizan para estimar el vector del “ $t+1$ ”, por lo tanto por medio de este ajuste se podrán obtener hasta un total de  $T-1$  valores de cada parámetro, siendo  $T$  la extensión de la serie de datos.

Dado que, al menos tres de los coeficientes de la matriz de proyección (supervivencia anual de crías, juveniles y adultos) no siguen una distribución normal, ya que son asimétricos y truncados en ambas colas (mínimo= 0 y máximo= 1), se buscó para los cuatros coeficientes de la matriz cuál era la distribución estadística subyacente que mejor los representaba. Se ajustaron las estimaciones

de los coeficientes de la matriz de proyección a cuatro distribuciones estadísticas (en base a un  $N=35$ , dado por los datos de los años disponibles): normal, Weibull, Gamma y log-normal; se utilizó el paquete *fitdistrplus* en R (Delignette-Muller y Dutang, 2015), que tienen en cuenta el caso particular de los datos truncados (C. Dutang, comunicación personal). Cuando más de un modelo estadístico resultó en un ajuste estadísticamente significativo, se seleccionó el mejor modelo basado en el Criterio de Información Akaike (AIC).

También se analizaron otras alternativas de ajuste o en base a datos de muestreos de otros autores y poblaciones, por ejemplo: a) ajuste a los 36 años de datos de la estancia Cámeron de muestreo minimizando el SSE entre la población total estimada por el modelo y la de campo; b) ajuste utilizando datos de los muestreos estacionales realizados por Garrido *et al.* (1980) durante tres años (1976 – 1979) en la provincia del Chubut; y c) ajustes en base a los de los muestreos durante un período de 9 años (1976 – 1984) desarrollados en Torres del Paine, Chile (Franklin y Fritz, 1991). A pesar de que los estimados de los coeficientes de la matriz en base a los datos de estos autores son menos confiables por estar basados en series de tiempo de mucho menor duración, los resultados permiten una comparación entre métodos y entre diferentes poblaciones.

Una vez estimados los coeficientes del modelo matricial se pueden también estimar los parámetros demográficos, en particular dos que son de mayor interés: el auto-valor dominante que representa la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), y el auto-vector dominante ( $v_1$ ), que proporciona la distribución estable de clases de edad.

---

#### 4.1.2.2. Análisis del proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población con estructura de edad

---

Si bien los parámetros demográficos pueden ser afectados por la densidad y el clima de manera indirecta (por ejemplo, una época seca puede afectar la productividad vegetal, reduciendo la disponibilidad de los recursos del pastizal, provocando una endeble condición alimenticia de las hembra, y redundando en una baja fecundidad), en esta Tesis se analizaron los efectos del clima y de la denso-dependencia sobre los parámetros de la matriz poblacional suponiendo que

sus efectos son de tipo directo. Por otro lado también se supuso que las respuestas de los parámetros a dichos factores serían similares independientemente de la ubicación geográfica de la población de guanacos, ya que se trata de respuestas biológicas a condiciones ecológicas de carácter sumamente general. Por otro lado, el uso de los datos poblacionales de la estancia Cámeron se implementa básicamente para estimar algunos parámetros demográficos con su respectiva variabilidad (desvíos estándar y/o bandas de confianza), lo que nos permitía verificar que los valores resultantes de la estimación de dichos parámetros abarquen los valores de las estimaciones disponibles para otros sitios de la Patagonia argentina.

Dado que era necesario evaluar de manera simultánea el efecto de varias variables independientes (densidad y clima) sobre varias variables dependientes (los cuatro elementos de la matriz poblacional) se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple multivariado (MMRA, por su sigla en inglés *multivariate multiple regression analysis*) y un análisis de varianza multivariado (MANOVA), los cuales tienen en cuenta las correlaciones existentes entre las variables respuesta (Friendly, 2007). El MMRA es una técnica exploratoria multivariable que involucra varios resultados estadísticos simultáneos, mientras que fija las tasas de error en todo el análisis. El nivel de significación,  $\alpha$ , se ajusta para tener en cuenta la prueba simultánea de muchas variables para mantener el  $\alpha$  global en el nivel establecido por el investigador (Rencher, 2002).

El MMRA se implementó utilizando el paquete *candisc* en lenguaje R (Friendly, 2007), usándose como variables dependientes los coeficientes de la matriz: la fecundidad de hembras adultas, y la supervivencia de las crías, los juveniles y las hembras adultas. Al igual que en los análisis de regresión múltiple univariada, es requisito que las variables independientes no estén correlacionadas (Friendly, 2007), por lo tanto en el análisis de co-linealidad solo se evaluaron la variables independientes que no resultaron co-lineales (ver Tabla 29 sección 3.2.3.1).

Las relaciones estadísticamente significativas obtenidas como resultado del MMRA permite seleccionar las variables independientes correlacionadas con los coeficientes de la matriz de la proyección, es decir, permite identificar qué

variables independientes influyen o afectan a qué coeficiente de la matriz considerados de forma conjunta. A partir de la selección de las variables independientes, los efectos de denso-dependencia y del clima se incorporan en el modelo poblacional matricial como factores que multiplican los correspondientes coeficientes de la matriz poblacional.

Dado que los elementos de supervivencia de la matriz (supervivencia de crías, de juveniles y de hembras adultas) no tienen una distribución normal (son asimétricas y truncadas), para el análisis de regresión múltiple se aplicó una transformación *log-odds* a estos coeficientes.

Para la serie de datos de las variables climáticas (1977 – 2011) se usaron los datos presentados en el Capítulo 3. Dado que las variables climáticas tienen valores mensuales desde enero a diciembre y la población se estimó con muestreos post-reproductivos (entre febrero – abril), y como la unidad de tiempo en el modelo matricial es de un año, se consideró que los efectos directos del clima se observarían en los parámetros de la matriz poblacional del año siguiente.

Los resultados del MMRA se analizan mediante la función gráfica *heplot* del paquete *candisc* del lenguaje R. Los *heplot* toman (que su nombre de gráficos **Hipótesis-Error**) proveen de un método gráfico para visualizar los resultados de pruebas de hipótesis en modelos lineales multivariados; esto se logra presentando gráficamente la co-variación hipótesis y error por medio de elipses (o elipsoides) que proporcionan simultáneamente una representación visual de los efectos de tamaño (en el sentido del concepto estadístico de *effect size*) y la significación estadística. El paquete tiene incluido el análisis canónico (función *cancorr* dentro del paquete *candisc*). En este tipo de gráficos se dibuja también la elipsoide **E**, que representa también ortogonal (es decir, en un espacio canónico) que sirve de referencia: un término es significativo si su elipse **H** se proyecta por fuera de la elipse **E**. A veces ocurre que los elipsoides degeneran en una recta cuando los grados de libertad de las pruebas valen 1. Adicionalmente, la inclinación del eje de las elipsoides con respecto a la dimensión canónica Y indica a cuáles de las dimensiones contribuyen las co-variables X. Para mayor información se puede consultar Friendly (2010).

Para incorporar en el modelo matricial de tres clases de edad los efectos de denso-dependencia y del clima sobre los coeficientes de la matriz; se debe contar con funciones tales que representen esos fenómenos; por este motivo se llevó a cabo una evaluación y análisis de las diferentes funciones que se describen a continuación.

4.1.2.2.1. *Análisis de la funciones de denso-dependencia*

Para poder elaborar modelos de dinámica poblacional que reflejen los procesos que regulan el crecimiento de esa población, es necesario contar con una función que describa la manera más realista posible el comportamiento de dicho proceso. Se llevó a cabo una revisión bibliográfica de los procesos y funciones de denso-dependencia en general, y de poblaciones de grandes mamíferos en particular. Como resultado se procedió a comparar nueve funciones de denso-dependencia, siete de ellas recopiladas por Bellows (1981), y otras dos propuestas por Miller *et al.* (2002), con la finalidad de evaluar su posible aplicabilidad a la dinámica poblacional de los guanacos.

Las funciones de denso-dependencia propuestas tienen una identificación común para todos los parámetros de manera que se simplifique su comparación:  $N$  es el tamaño poblacional,  $K$  es la capacidad de carga, y  $a$  y  $b$  son los parámetros de las funciones. En la Tabla 35 se presentan las 9 funciones que fueron evaluadas.

Tabla 35. Funciones de denso-dependencia evaluadas como candidatas al modelo matricial de la dinámica poblacional de guanacos; las funciones 1 – 7 fueron compiladas por Bellows (1981); las funciones 8 y 9 representan las propuestas por Miller *et al.* (2002).

No.	Función	Autor(es)
1	$f(N) = \exp(-aN^b)$	Bellows (1981)
2	$f(N) = N^{-b}$	Varley y Gradwell (1960)
3	$f(N) = \exp(-aN)$	MacFadyen (1963)
4	$f(N) = 1 / (1+aN)$	Skellam (1951)
5	$f(N) = 1 / (1+(aN)^b)$	Maynard y Slatkin (1973)
6	$f(N) = b / (1+aN)$	Hassell (1975)
7	$f(N) = 1 / (1+\exp(bN - a))$	Ullyett (1950)
8	$f(N) = (K - N)/K$	Miller <i>et al.</i> (2002)
9	$f(N) = ((K-N)/K)^\theta$	Miller <i>et al.</i> (2002)

Las dos funciones propuestas por Miller *et al.* (2002) relacionan directamente el tamaño poblacional ( $N$ ) con la capacidad de carga ( $K$ ), y son variantes del clásico modelo poblacional logístico; el modelo 9 es muy utilizado, ya que el parámetro theta ( $\theta$ ) da una mayor flexibilidad a la forma de la curva de denso-dependencia.

Se representaron gráficamente las nueve funciones analizadas, y se decidió pre-seleccionar cuatro. El criterio para realizar dicha selección se basó en tratar de que las funciones evaluadas se comportaran de manera similar a la respuesta clásica de denso-dependiente para los grandes mamíferos: (a) un efecto muy leve de la denso-dependencia (un factor prácticamente igual a 1) a densidades poblacionales bajas o intermedias, (b) un incremento progresivo de dicho factor acompañado de una caída suave a densidades intermedias a altas y, finalmente, (c) una caída relativamente brusca del factor de denso-dependencia a las densidades más altas (Jean-Michele Gaillard, Universidad de Lyon, Francia, comunicación personal). Dicho tipo de respuesta a los efectos de la densidad han sido confirmados para otros grandes y medianos mamíferos (Fowler, 1981; Coulson *et al.*, 2001).

Por lo tanto, para incorporar el efecto denso-dependencia ( $DDf$ ) se usa la función seleccionada del análisis de las funciones aquí evaluadas. Para incorporar los efectos de los factores climáticos en el modelo matricial se utilizó una regresión lineal que pasa por el origen y que define a  $Clf$  como el factor climático (ecuación 34):

$$Clf = c * Cvar \tag{34}$$

donde  $c$  es un parámetro a estimar y representa la pendiente de la función lineal, y  $Cvar$  representa las variables climáticas que se analizaron (precipitación o temperatura). Se expresa  $Cvar$  como una proporción relativa (los valores anuales se dividen por los promedios anuales), calculada como:

$$Cvar = 1 + ((X_t - \hat{X})/\hat{X})$$

donde  $X_t$  representa el valor anual de la variable climática, es decir en el tiempo  $t$ , y  $\hat{X}$  sombrero representa el valor promedio a largo plazo de la variable climática. Esta definición de  $Cvar$  suma "1" a la proporción relativa para evitar los números negativos y permitir que sea utilizada como un factor multiplicativo. Esta relación

proporciona una mayor generalización de los efectos climáticos (es decir, se puede aplicar a cualquier ubicación geográfica).

Finalmente, se deben estimar los parámetros de las funciones de denso-dependencia y del factor climático (ecuación 34). Para estos ajustes se usaron los valores promedios de los coeficientes de la matriz estimados previamente, y se ajustaron, con la herramienta *Solver* de Excel, los valores de los parámetros  $a$  y  $b$  de la función  $DDf$  y el valor de  $c$  de la función  $Clf$ , considerando como criterio de bondad de ajuste la minimización del SSE entre la población total de campo y la del modelo. Dado que la herramienta *Solver* no tiene la capacidad de producir los intervalos de confianza de las estimaciones de los parámetros, dichos intervalos de confianza se calcularon utilizando el método de simulación de Monte Carlo propuesto por Lambert *et al.* (2012); la aplicación de esta técnica para estimar los parámetros  $a$ ,  $b$  y  $c$  se puede dividir en cuatro etapas: (i) se ajusta el modelo no lineal a los datos observados (i.e. población de campo, en logaritmos) y se utiliza el error estándar del ajuste (SSE) para obtener la media del error cuadrático (RMSE). (ii) se utiliza el RMSE para generar un conjunto de números aleatorios basados en una distribución normal por medio de la herramienta *Random number generator* (del complemento ToolPak Add-In). Esta serie de valores aleatorios se suman a los datos predichos por el modelo no lineal de la etapa (i), generándose 100 conjuntos de datos virtuales adicionales a los del campo, (iii) se ajusta el mismo modelo no lineal a cada una de estas series de datos virtuales simultáneamente, para generar un conjunto de parámetros de mejor ajuste para cada uno de los 100 datos virtual, (iv) esos parámetros de mejor ajuste se analizan estadísticamente para proporcionar la media y sus errores estándar, intervalos de confianza del 95% y correlaciones de parámetros. Por lo tanto, de esta manera se obtuvieron 100 valores para cada uno de los parámetros  $a$  y  $b$  de la función de denso-dependencia ( $DDf$ ) y de  $c$  de la función ( $Clf$ ), a partir de los cuales se calcularon los percentiles 2,5 y 97,5 para obtener los intervalos de confianza al 95%.

### 4.1.3. Modelo matricial de tres clases de edad y dos sexos, con estructura de harenes (5x5)

Los modelos dinámicos de una población animal a veces incluyen a los machos, pero incluso en los casos en que ello ocurre rara vez los machos han sido incluidos para representar la poliginia. La poliginia es característica de las poblaciones de guanacos, y está basada en una estructura social de grupos familiares, en los cuales un macho controla un grupo de hembras, apareándose con ellas, generalmente de forma exclusiva, no permitiendo el acceso de otros machos, a menos que ocurra una sustitución del macho como líder del grupo (Franklin, 1982). Por estas razones en casos como el del guanaco puede resultar importante incluir a los machos de manera explícita en la dinámica de la población. A continuación se desarrolla un marco de modelado matricial de poblaciones para especies que tienen una estructura social tipo harén.

El guanaco es una especie poligínica con defensa del recurso, con una estructura social muy marcada, fundamentalmente en la época reproductiva (aproximadamente de noviembre a marzo, Franklin, 1982). Las poblaciones de guanacos están conformadas por (a) tropillas familiares (constituidas por un macho reproductor o relincho, un grupo de hembras adultas, y las crías de ese año); (b) tropillas de solteros (constituidas principalmente por machos juveniles y algunos adultos); y (c) machos solitarios (Raedeke, 1978; Franklin, 1983). También se reconocen grupos mixtos principalmente en las poblaciones de tipo migratorias (Franklin, 1983), que son grupos numerosos formados por juveniles y adultos machos y a veces hembras pero sin crías. Dado que la dinámica de las tropillas familiares (o harenes, definido como 2 o más hembras reproductores por macho reproductor o relincho) va a estar afectando el crecimiento poblacional, debido a que es el grupo reproductor de la población, resultó de importancia representar o reflejar dicha estructura de harenes en un modelo poblacional del guanaco.

Con este objetivo, se desarrolló otro modelo matricial de tres clases de edad, pero de dos sexos lo que resulta en una matriz poblacional de cinco categorías de individuos: crías ( $N_C$ , de ambos sexos), juveniles ( $N_J$ , de ambos sexos), machos

solteros ( $N_{\text{♂S}}$ ), machos relinchos ( $N_{\text{♂R}}$ ) y hembras adultas ( $N_{\text{♀A}}$ ). En este modelo se buscó reflejar la dinámica de los harenes. Para las matrices de proyección hubo que incorporar nuevos elementos (siempre manteniendo la unidad temporal de un año): la probabilidad de un macho soltero de pasar a relincho ( $a_{43}$ ), y la probabilidad de un relincho de volver a pasar a la clase de machos solteros ( $a_{34}$ ). En base a estas definiciones, el vector poblacional ( $\mathbf{N}$ ) y la matriz de proyección ( $\mathbf{G}$ ) adoptan las siguientes formas:

$$\mathbf{N}_t = \begin{bmatrix} N_{C,t} \\ N_{J,t} \\ N_{\text{♂S},t} \\ N_{\text{♂R},t} \\ N_{\text{♀A},t} \end{bmatrix} ; \quad \mathbf{G} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} & a_{15} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} & a_{25} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} & a_{35} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44} & a_{45} \\ a_{51} & a_{52} & a_{53} & a_{54} & a_{55} \end{bmatrix}$$

donde los elementos de la matriz de proyección representan (siempre en unidades de tiempo anuales):

- $a_{15}$ : fecundidad de hembras adultas en crías totales por año ( $f$ )
- $a_{21}$ : probabilidad de ambos sexos de su transición de crías a juveniles ( $S_C$ )
- $a_{32}$ : probabilidad de transición de un macho juvenil ( $S_J$ ) a macho soltero
- $a_{52}$ : probabilidad de transición de una hembra juvenil ( $S_J$ ) a hembra adulta
- $a_{33}$ : probabilidad de supervivencia y permanencia en la clase de macho soltero
- $a_{43}$ : probabilidad de transición de la clase de macho soltero a macho relincho ( $\alpha$ )
- $a_{34}$ : probabilidad de transición de la clase macho relincho a macho soltero ( $\beta$ )
- $a_{44}$ : probabilidad de supervivencia y permanencia de un macho en la clase relincho
- $a_{55}$ : probabilidad de supervivencia y permanencia de una hembra en la clase hembra adulta ( $S_{A♀}$ )

El resto de los elementos de la matriz asumen valores cero por representar situaciones imposibles, en el paso del tiempo de un año.

Para representar la dinámica de esta matriz de proyección conviene incluir el parámetro  $\gamma$  que representa la proporción de hembras en la población; dado el parámetro  $\gamma$  tanto la probabilidad de transición de juvenil a la categoría macho soltero ( $a_{32}$ ) como la probabilidad de transición de juvenil a la categoría hembra adulta ( $a_{52}$ ) se estiman como la probabilidad de transición de juvenil a adulto ( $S_J$ )

multiplicada por  $1-\gamma$  o  $\gamma$ , (según se trate de macho o hembra). Se usó un valor  $\gamma = 0,5$  ya que la proporción de sexo al nacer es de 1:1 y no hay evidencias de mortalidad diferencial por sexos que se pueda considerar significativa (Sarno y Franklin, 1999b; Sarno *et al.*, 1999). Por consiguiente:  $a_{32} = S_j \cdot (1-\gamma)$ ; y  $a_{52} = S_j \cdot \gamma$

Estos nuevos elementos de la matriz ( $a_{34}$  y  $a_{43}$ ) van a estar afectando el cálculo de los elementos  $a_{33}$  y  $a_{44}$  (supervivencia y permanencia de las clases soltero y relincho), ya que los que queden vivos en su clase serán los que no hayan muerto y no hayan pasado a la otra clases, de esta manera,  $a_{33} = S_A - \alpha$ , donde  $\alpha$  representa la probabilidad de un soltero convertirse en relincho; y  $a_{44} = S_A - \beta$ , donde  $\beta$  representa la probabilidad de un relincho convertirse en soltero.

De esta manera, la matriz de proyección queda representada de la siguiente manera:

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & f \\ S_c & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_j(1-\gamma) & S_{A\delta} - \alpha & \beta & 0 \\ 0 & 0 & \alpha & S_{A\delta} - \beta & 0 \\ 0 & S_j(\gamma) & 0 & 0 & S_{A\phi} \end{bmatrix} \quad 35$$

Esta matriz de transición de dos sexos con tres clases de edad (5x5) se puede representar mediante el "gráfico del ciclo de vida" (Figura 34).

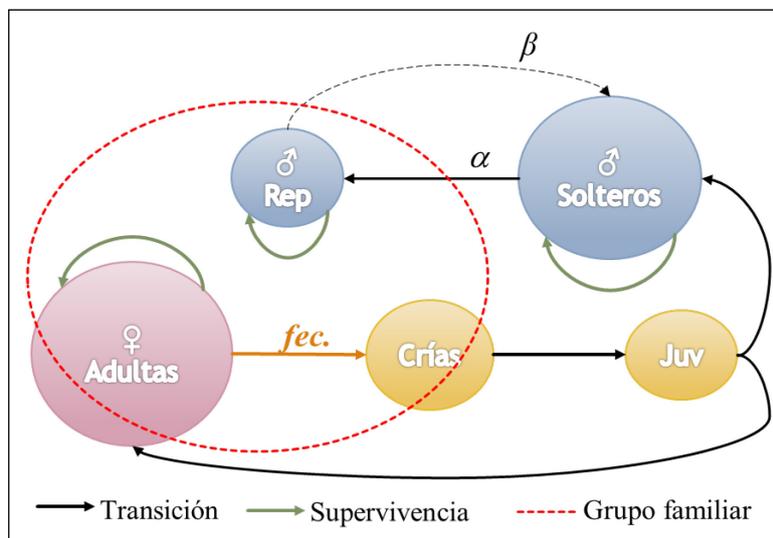


Figura 34. Representación de una matriz de transición de tres clases de edad y dos sexos mediante el "gráfico del ciclo de vida".

Al igual que en los modelos poblacionales matriciales de un solo sexo, el cálculo del auto-valor mayor ( $\lambda_1$ ) (ecuación 36) y del auto-vector dominante ( $v_1$ ) (ecuación

37) permiten estimar la tasa de crecimiento poblacional y la distribución estable de edades, respectivamente. En este caso de dos sexos el auto-valor mayor queda representado por (Tongen *et al.*, 2016).

$$\lambda_1 = \frac{V}{6} + \frac{2S_A^2}{3V} + \frac{S_A}{3} \tag{36}$$

donde;  $V$  es una función no lineal de  $S_C, S_J, S_A$  y  $f$ ; que asume valores siempre mayor o igual que 0.

$$V = (108 S_C S_J f + 8 S_A^3 + 12 \sqrt{81 S_J^2 S_C^2 f^2 + 12 S_C S_J f S_A^3})^{1/3}$$

Se puede observar que el auto-valor dominante no depende de  $\alpha$ , ni de  $\beta$  ni de  $\gamma$ . Por otro lado, también de acuerdo a (Tongen *et al.*, 2016) el auto-vector dominante toma la siguiente forma:

$$v^1 = \begin{bmatrix} \frac{a}{\lambda_1} \\ \frac{a S_C}{\lambda_1} \\ (1 - \gamma) \frac{a(\lambda_1 - S_A + \beta)\lambda_1}{f(\lambda_1 - S_A + \alpha + \beta)} \\ (1 - \gamma) \frac{a\alpha\lambda_1}{f(\lambda_1 - S_A + \alpha + \beta)} \\ \frac{a \gamma \lambda_1}{f} \end{bmatrix} \tag{37}$$

donde  $a = \left(1 + \frac{S_C}{\lambda_1} + \frac{\lambda_1}{f}\right)^{-1}$ . De esta manera, el auto-vector dominante permite estimar la proporción estable de edades; es decir, la proporción individuos de la población que se encuentran en cada una de las cinco categorías. En este modelo matricial el único efecto de  $\alpha$  y  $\beta$  es cambiar la distribución estable de clases entre los machos solteros y los machos reproductores y el único efecto de  $\gamma$  es afectar la proporción de machos y hembras.

Así mismo, este modelo poblacional matricial permite, a través del análisis del auto-vector (Tongen *et al.*, 2016), obtener también el tamaño del harén,  $h$  (ecuación 38), expresado como la proporción de hembras adultas dividida por la proporción de machos reproductores o relinchos.

$$h = \left(\frac{\gamma}{1 - \gamma}\right) \left(\frac{\lambda_1 - S_A + \alpha + \beta}{\alpha}\right) \tag{38}$$

donde,  $\gamma$  es la proporción de sexos, que hemos considerado igual a 0,5;  $S_A$  es la supervivencia de los adultos,  $\alpha$  es la probabilidad de transición de un machos soltero a relincho,  $\beta$  es la probabilidad de transición de un machos relincho a soltero y  $\lambda_1$  representa la tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

Este modelo y su parametrización se llevó a cabo con anterioridad al análisis del efecto de la denso-dependencia y del clima sobre elementos de la matriz de proyección del modelo de tres clases de edad y sólo hembras; por ello el efecto de la denso-dependencia se incorporó en el modelo de harenes (5x5) como afectando a la fecundidad; esta relación entre fecundidad y denso-dependencia tiene también su fundamento ya que un análisis comparativo de la variación interanual de las tasas de fecundidad en tres especies de ungulados (ciervo rojo, antílope Saiga y oveja Soay) demostró que en estas tres especies las tasas de fecundidad están asociadas con la densidad y el clima de maneras similares (Coulson *et al.*, 2000). Por otra parte en el análisis del modelo de harenes (5x5) no se consideró el efecto del clima sobre los elementos de la matriz de proyección, ya que su principal interés era poner a prueba la dinámica poblacional con este tipo de estructura social (Tongen *et al.*, 2016).

Antes de asignar los valores de los parámetro  $\alpha$ ,  $\beta$  y del tamaño del harén ( $h$ ) de este modelo, era conveniente fijar otros parámetros; esos valores se muestran en la Tabla 36 (Rabinovich y Zubillaga, 2012), y además se asume que la población está cerca de la capacidad de carga .

Tabla 36. Datos usados para asignar valores a los parámetros  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $h$  (tamaño del harén) del modelo de dinámica poblacional con estructura de edades y dos sexos.

Parámetro	Símbolo	Valor del parámetro
Supervivencia de Crías	$S_c$	0,66
Supervivencia de Juveniles	$S_j$	0,80
Supervivencia de Adultos	$S_A$	0,87
Fecundidad	$f$	0,36
Función denso-dependencia	$a$	0,79
	$b$	3,74

#### 4.1.4. Programación de los modelos matriciales

Todas las operaciones de ambos modelos poblacionales de tres clase de edad con y sin diferenciación en sexos, fueron codificadas en el programa de lenguaje *Glimso*; en el Apéndice 12 se presenta el programa del modelo poblacional matricial de tres clases de edad en base solo a la población hembra (3x3), y en el Apéndice 13 la codificación del modelo matricial de tres clases de edad y los sexos (5x5) con estructura de harenes. Una descripción de las características del lenguaje del programa *Glimso* se presenta en el Apéndice 5.

### 4.2. Resultados

#### 4.2.1. Estimación de parámetros demográficos en base a tablas de vida

##### 4.2.1.1. Estimaciones de $r_0$ por el método de Euler o ecuación de Lotka

Los valores de  $r_0$  estimados por el método de Euler (ecuación de Lotka) a partir de los calendarios de supervivencia y fecundidad por edad elaborados por Raedeke (1979) para Isla Grande de Tierra del Fuego (Chile), y los construidos a partir de la información obtenida de Franklin y Fritz (1991) para poblaciones de guanacos de Torres del Paine (Chile), se presentan en la Tabla 37.

Tabla 37. Estimados de  $r_0$ , por el método de Euler partir de los calendarios de supervivencia y fertilidad elaborados por Raedeke (1979) para Isla Grande de Tierra del Fuego (Chile), y por Franklin y Fritz (1991) para Torres del Paine y Tierra del Fuego (Chile).

	$r_0$
Raedeke 1979 (Isla Grande, Tierra del Fuego)	0,057
Franklin y Fritz 1991(Tierra del Fuego)	0,052
Franklin y Fritz 1991(Torres del Paine)	0,054

##### 4.2.1.2. Estimación de otros parámetros demográficos a partir de tablas de vida

Para las tres fuentes de información disponible de los calendarios de supervivencia en función de la edad ( $lx$ ), y junto con los calendarios de fecundidad por edad ( $mx$ ), se estimaron también otros tres parámetros demográficos:  $R_0$  (la tasa de neta de

reemplazo),  $\lambda$  (la tasa finita de crecimiento poblacional), y  $T$  (el tiempo generacional) (Tabla 38).

Tabla 38. Estimados de  $R_0$  (la tasa de neta de reemplazo),  $\lambda$  (la tasa finita de crecimiento poblacional), y  $T$  (el tiempo generacional) obtenidos partir de los calendarios de supervivencia y fecundidad elaborados por Raedeke (1979) para Isla Grande de Tierra del Fuego (Chile), y por Franklin y Fritz (1991) para Torres del Paine y Tierra del Fuego (Chile).

	$R_0$	$\lambda$	$T$
Raedeke, 1979 (Isla Grande)	1,29	1,058	4,26
Franklin y Fritz, 1991(Tierra del Fuego)	1,25	1,054	4,08
Franklin y Fritz, 1991(Torres del Paine)	1,26	1,055	4,09

#### 4.2.1.3. Estimaciones de $r_0$ por el método de Cole (1954)

El método de Cole (1954) propone el cálculo de  $r_0$  despejando la siguiente igualdad:

$$1 = \exp(-r_0) + b \exp(-r_0 * a) - b \exp(-r_0 * (c + 1))$$

En base a la agrupación de las hembras reproductoras en solo dos categorías y a los cálculos realizados en los puntos i-iii de la sección métodos, el parámetro  $a$  surge de hacer un promedio ponderado, donde se asigna a cada categoría de hembras un peso en función de su abundancia relativa calculándose el promedio y desvío estándar de la tabla de frecuencia resultante (Tabla 39).

Tabla 39. Tabla de frecuencia para estimar el promedio, el desvío estándar (DE) y el coeficiente de variación (CV) del parámetro  $a$  (edad de primera reproducción), ponderando los aportes reproductivos de cada categoría de hembra por su abundancia relativa.

Edad de reproducción (x) (años)	$f_x$ (proporción de ♀ que se reproducen a la edad x)	$f_x * x$	$f_x * x^2$
2	0,0353	0,071	0,141
3	0,0569	0,171	0,512
Suma	0,0922	0,241	0,653
	Media	DE	CV
	2,617	0,486	18,6 (%)

La estimación del parámetro  $a$  (edad de primera reproducción) resultó ser de 2,62 años.

De la Tabla 34 se desprende que el valor de  $b$  (el tamaño promedio de la camada expresado como número de crías hembra producidas en promedio por hembra por año) puede ser estimado por el valor  $Q$  (aporte reproductivo de todas las categorías), resultando entonces en  $b= 0,651$ , Dado que el método de Cole se basa exclusivamente en la población hembra, se multiplica el valor de  $b$  por 0,5 para representar la fecundidad en términos de crías hembras/hembra, por lo cual el valor final del tamaño de camada ( $b$ ) queda dado por 0,325 crías ♀/♀.

La estimación de  $c$  en base a todos los criterios y tipo de datos identificados en la metodología indican que la edad de última reproducción debería ser de 12 años.

Una vez estimados los parámetros  $a$ ,  $b$  y  $c$ , al reemplazarlos en la ecuación 33:

$$1 = \exp(-r_0) + 0,325 \exp(-r_0 * 2,617) - 0,325 \exp(-r_0 * (12 + 1))$$

la estimación de  $r_0$  resulta en un valor de 0,187.

#### 4.2.2. Modelo matricial de tres clases de edad (3x3) y sólo hembras

En la Tabla 40 se muestran las estimaciones de las fecundidades de hembras adultas (considerada como reclutamiento o tasa reproductiva) y tasa de preñez obtenidas de la bibliografía, estimadas por diferentes métodos, autores y lugares. En la Tabla 41 se presentan los datos de supervivencia por clases de edad también obtenidas de diferentes fuentes bibliográficas.

Tabla 40. Estimaciones de la fecundidad (en el sentido de reclutamiento) por diferentes métodos, autores y lugares, según la bibliografía. Los valores se consideran como reclutamiento ya que representan crías total/♀ al pie de las madres.

Fecundidad	Lugar	Referencia
0,44	Tierra del Fuego (Chile)	Raedeke, 1979
0,55	Rva. La Payunia (Mendoza)	Puig, 1986
0,27	Chubut	Garrido <i>et al.</i> , 1977 (·)
0,46	Rva. Cabo Dos Bahías (Chubut)	Marino <i>et al.</i> , 2014
0,52	Rva. Península de Valdés (Chubut)	Marino <i>et al.</i> , 2014
0,33-0,37	Chubut	De lamo <i>et al.</i> , 1982 (*)
0,34	Perú	Franklin, 1975 (*)
0,70-0,75 *	Torres del Paine (Chile)	Fritz y Franklin, 1994 (*)

\* Método de estimación: Conteos de manada corregidos por supervivencia

(\*) citado en Marino *et al.*, 2014

(·) citado en Raedeke, 1979

Tabla 41. Supervivencia anual de las crías ( $S_C$ ), juveniles ( $S_J$ ) y adultos ( $S_A$ ) obtenida de diversas fuentes bibliográficas para diferentes lugares.

$S_C$	$S_J$	$S_A$	Lugar	Fuente
0,67	0,83	0,82 (*)	Torres del Paine (Chile)	Franklin y Fritz, 1991
0,71	0,82	0,81 (*)	Tierra del Fuego (Chile)	
0,56	0,81	0,87 (*)	Rva. La Payunia (Mendoza)	Puig, 1986
0,66	0,82	0,82	Tierra del Fuego (Chile)	Raedeke, 1979 (**)
0,54	0,63	0,97		
0,90	0,87	0,92		
0,69	0,83	0,82(*)	Torres del Paine (Chile)	Franklin <i>et al.</i> , 1997
0,41			Torres del Paine (Chile)	Sarno <i>et al.</i> , 1999
0,51			Torres del Paine (Chile)	Sarno y Franklin, 1999b

(\*) Datos de supervivencia de las hembras adultas estimados en esta Tesis a partir de datos de tablas de vida.

(\*\*) Los diferentes valores de supervivencias de Raedeke (1979) corresponden a estimaciones realizadas por el autor para diferentes años (1972, 1973 y 1974).

#### 4.2.2.1. Parametrización del modelo matricial de tres clases de edades y sólo hembras

En la Tabla 42 se presenta los resultados de la estimación de los coeficientes de la matriz por ajuste realizado a los datos de campo con el modelo poblacional matricial de tres clases de edad y de sólo hembras. En base a las 34 matrices de proyección se estimaron 136 parámetros simultáneamente ( $34 \times 4 = 136$ ), los que presentan en la Tabla A5 del Apéndice 10. En la Tabla 42 se presentan sólo los valores promedio y su variabilidad de los coeficientes de matriz de proyección. Se presentan además los resultados del tipo de distribución estadística a la que mejor ha ajustado cada uno de esos coeficientes.

Tabla 42. Promedio, coeficiente de variación (CV), desviación estándar (DE), e intervalos de confianza del 95% inferior (IC inf) y superior (IC sup) del mejor ajuste de los parámetros del modelo poblacional matricial de tres clases de edad para la población de guanacos de la Ea. Cámeron: supervivencia anual de crías ( $S_C$ ), juveniles ( $S_J$ ) y adultos ( $S_A$ ), y fecundidad ( $f$ , como cría ♀/♀/año). Se identifica la distribución estadística (Dist. est.) a la que mejor se ajustó cada parámetros.

	Promedio	CV (%)	DE	IC inf	IC sup	Dist. est.
$f$	0,21	34,4	0,071	0,07	0,35	normal
$S_C$	0,75	16,8	0,126	0,51	0,98	Log-normal
$S_J$	0,87	8,3	0,072	0,72	0,99	Log-normal
$S_A$	0,94	4,5	0,043	0,84	0,99	Weibull

Usando estos valores promedio de coeficientes en el modelo poblacional matricial 3x3 de sólo hembras, se estimó la tasa intrínseca de incremento natural de la población de guanacos de la Ea. Cámeron como  $r_0 = 0,06$ , y la tasa de crecimiento finito de la población como  $\lambda = 1,061$ .

Los resultados de los otros ensayos realizados para el ajustes de los coeficientes de la matriz; i.e. el ajuste a los 35 años de muestreo minimizando el SSE entre la población hembra total estimada por el modelo y la de campo, y el ajuste a la serie de datos de 9 años de muestreo realizado Franklin y Fritz (1991) para poblaciones de guanacos de Torres del Paine (Chile), se muestran en el Apéndice 10.

#### 4.2.2.2. Análisis del proceso de denso-dependencia y del efecto del clima en la población con estructura de edades

La estadística de Pillai de la prueba de MANOVA del MMRA en base al modelo que tiene en cuenta los cuatro coeficientes de la matriz y las siete variables independientes no co-lineales entre sí (población total de guanacos, precipitación anual sin retraso y con retraso de un año, precipitación de invierno sin retraso y con retraso de un año, y la temperatura de invierno sin retraso y con retraso de un año) indica que el tamaño poblacional de los guanacos ( $N$ ) como variable independiente era estadísticamente significativa (estadística de Pillai= 0,342,  $F= 2,99$ ,  $p= 0,039$ ).

Los resultados parciales para cada variable dependiente indicaron que la abundancia de guanacos ( $N$ ) estaba estadísticamente correlacionada con la supervivencia de las hembras adultas ( $S_A$ ) ( $p= 0,016$ ), y la precipitación anual ( $Pp.a$ ) presentó una correlación levemente significativa con la fecundidad,  $f$  ( $p= 0,079$ ); mientras que no se detectaron efectos estadísticamente significativos para las otras variables dependientes ( $S_N$  y  $S_J$ ). Adicionalmente se llevó a cabo un MMRA con los cuatros coeficientes del modelo matricial pero solo considerando las variables independientes que resultaron significativas en el paso anterior y los resultados no cambiaron. Por lo tanto a partir de este MMRA se concluyó que solo la población de guanacos( $N$ ) y la precipitación anual ( $Pp.a$ ) tienen efectos significativos sobre los coeficientes del modelo matricial, actuando sobre la

supervivencia de adultos (coeficiente  $a_{33}$ ) y sobre la fecundidad (coeficiente  $a_{13}$ ), respectivamente.

Un resultado gráfico de este análisis se presenta en la Figura 35. Se observa que el elipsoide de la regresión (**Regr**) se proyecta por fuera del elipsoide de error (**E**), cumpliéndose así la condición para considerar efectos estadísticamente significativos. Adicionalmente se observa que la orientación general de la elipsoide **E** es negativa (va desde arriba-izquierda hacia abajo-derecha) indicando que los valores predichos de las variables respuestas están negativamente correlacionados a las co-variables (las variables predictoras independientes). También se desprende del gráfico de la Figura 35 que la regresión global es negativa fundamentalmente porque el efecto de la densidad de guanacos ( $N.Tot$ ) es el dominante en la regresión; el efecto de la precipitación ( $Pp.A$ ) es positivo pero mucho más débil y en relación a la fecundidad ( $a_{13}$ ).

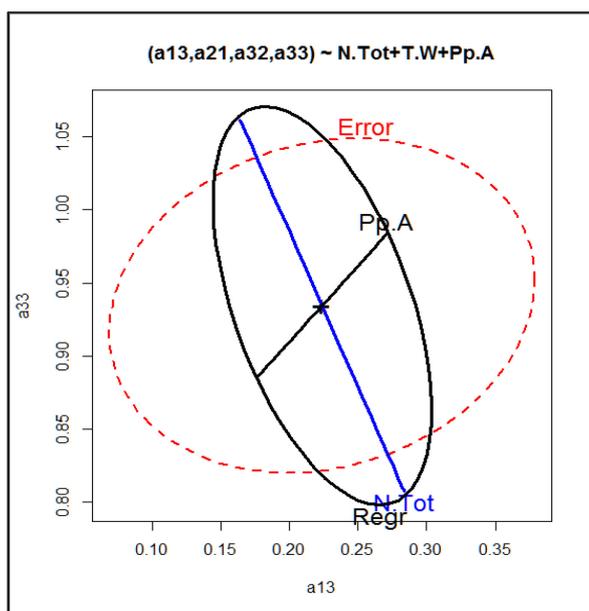


Figura 35. Resultado del análisis de regresión múltiple multivariado (MMRA) en el formato gráfico HE (Friendly, 2010) para los efectos combinados de tamaño poblacional y precipitación anual sobre los parámetros de la fecundidad ( $a_{13}$ ) y la supervivencia de hembras adultas ( $a_{33}$ ). Para la interpretación ver el texto.

#### 4.2.2.3. Análisis de las funciones de denso-dependencia

Del estudio de los modelos de denso-dependencia (Tabla 35) se observó que los modelos 3 (Hassell, 1975) y 6 (MacFadyen, 1963) tienen respuestas casi lineales,

mientras que el modelo 2 (Varley y Gradwell, 1960) y el modelo 4 (Skellam, 1951), aunque de forma más curvilínea, se comportan de forma semejante. Ninguno de esos cuatro modelos, adoptan respuestas denso-dependientes de la forma usual para grandes mamíferos, de acuerdo a la bibliografía (Fowler, 1981; Turchin, 1990; Getz, 1996; McCullough, 1999; Coulson *et al.*, 2001; Taper y Gogan, 2002) y a lo sugerido por Jean-Michele Gaillard (comunicación personal): la denso-dependencia es nula o muy débil hasta una cierta densidad poblacional, y luego aumenta progresivamente de manera suave. El modelo 5 (Maynard y Slatkin, 1973) si bien asume una forma algo más semejante con la de los grandes mamíferos tiene una curvatura sumamente suave, lo cual se refleja en un efecto de denso-dependencia prácticamente imperceptible. Por estos motivos se decidió descartar esos seis modelos (en la Figura 37 se muestran las formas que adoptan estos seis modelos descartados). De esta manera quedaron pre-seleccionados tres modelos: el modelo 1 de Bellows (1981), el modelo 7 de Ulyyett, 1950 (citado en Bellows 1981) y el modelo de Miller *et al.* (2002) con el parámetro  $\theta$  (modelos 9). La Figura 36 muestra el comportamiento de esos tres modelos pre-seleccionados.

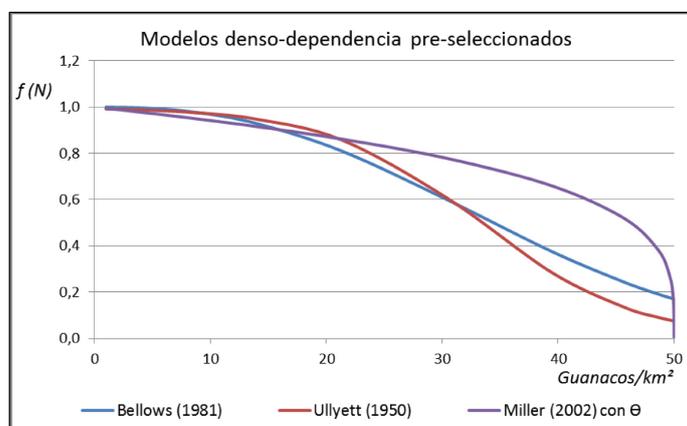


Figura 36. Gráfica con los tres modelos de densidad-dependencia pre-seleccionados. El eje x muestra la densidad de guanacos por km<sup>2</sup> y el eje y es la función de densidad-dependencia,  $f(N)$ , que constituye un factor entre cero y uno.

En la Figura 37 se presentan la forma de la función de densidad-dependencia de los modelos descartados.

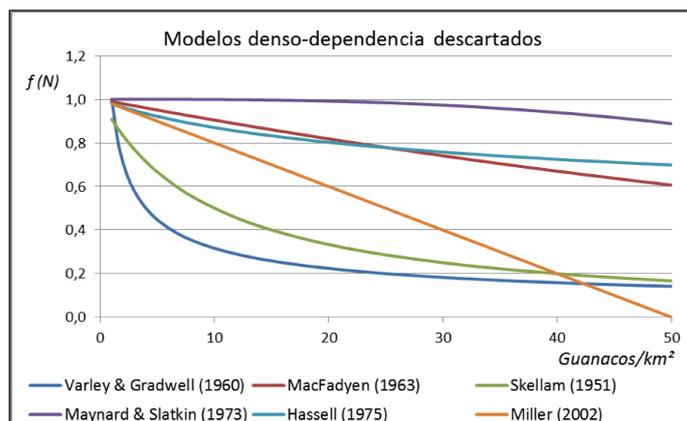


Figura 37. Los seis modelos de denso-dependencia descartados. El eje x muestra la densidad de guanacos por km<sup>2</sup> y el eje y es la función de denso-dependencia,  $f(N)$ , que constituye un factor entre cero y uno.

Los resultados de estos análisis de la curva de la respuesta denso-dependiente para cada uno de estos nueve modelos se detallan en la tabla presente en el Apéndice 11.

Como resultado de estas comparaciones se seleccionó la función propuesta por Ulliyett (1950; citada en Bellows, 1981), la cual proporciona una forma sigmoidea de la denso-dependencia muy flexible. Esta función se implementó remplazando  $N_t$  (tamaño poblacional) por la variable  $DPK$ , que representa la densidad de guanacos pero expresada como una proporción de la capacidad de carga  $K$  (ecuación 39). En lugar de usar el  $N$  poblacional total en las funciones de denso-dependencia, se decidió utilizar una relación de proporcionalidad entre dicho  $N$  de la población total y la capacidad de carga ( $K$ ) de cada localidad; es decir, la variable independiente de las funciones de denso-dependencia pasó a ser la proporción de la capacidad de carga ( $K$ ) que ya ha sido utilizada ( $N/K$ ),

$$f(N) = \frac{1}{[1 + e^{(DPK-a) \times b}]} \tag{39}$$

donde,  $DPK$  es la densidad poblacional de guanacos expresada como una proporción de la capacidad de carga ( $K$ ), es decir, es una variable adimensional,  $b$  es el parámetro de forma de la función y  $a$  es un parámetro de la función que indica en qué valor de  $DPK$  la  $f(N)$  asume el valor 0,5. El rango de valores que puede tomar esta función de denso-dependencia es  $0 < f(N) \leq 1$ , (cuando mayor es  $DPK$  mayor el denominador y esta función tiende a 0), puede ser incorporada como un

factor multiplicativo en el modelo de la dinámica poblacional, donde 1 indica que no hay efecto denso-dependiente y cercanos a 0 el efecto es máximo. Estas modificaciones en la función de denso-dependencia se realizaron con el objetivo de dar mayor generalidad a la función, de forma tal que pueda ser usada para diferentes poblaciones de guanacos.

De esta manera, para incorporar el factor de denso-dependencia (*DDf*) se utilizó la función de denso-dependencia de Ullyett (1950) [ $DDf = f_{(N)} = \frac{1}{[1 + \exp^{(DPK - a) \times b}]}$ ], y como una estimación de *K* se utilizó un valor de 46.563 guanacos (i.e., 23,3 guanacos/km<sup>2</sup>), resultado obtenido para la población de guanacos de la Ea. Cámeron (ver sección 3.2.3.3 y Zubillaga *et al.*, 2014a), que representa la capacidad de carga promedio alrededor de la cual fluctúa el tamaño de la población en los últimos años de muestreo.

La estimación de los valores de los parámetros de las funciones de denso-dependencia y del clima resultaron en los siguientes valores de la mediana (donde los *ICi* e *ICs* representan los intervalos de confianza al 95% inferior y superior, respectivamente): *a*=1,41 (*ICi*= 1,22, *ICs*= 2,80) y *b*= 16,81 (*ICi*= 4,57, *ICs*= 32,34), y *c*= 1,20 (*ICi*= 1,07, *ICs*= 1,34). La regulación poblacional del modelo matricial de tres clases de edad y sólo hembras quedó configurada de la siguiente manera luego de su ajuste a la población de guanaco de la Ea. Cámeron:

$$DDf = \frac{1}{[1 + e^{(DPK - 1,41) \times 16,81}]}$$

$$Clf = 1,20 \times Cvar$$

donde, *DPK* es el tamaño de la población relativa a la capacidad de carga, y *Cvar* representa la precipitación anual relativa en mm / año [ $R = 1 + ((\text{precipitación anual} - \text{precipitación media}) / \text{precipitación media})$ ]. El rango resultante de *Clf* fue 0,93 y 1,69, mientras que el rango de *DDf* estuvo entre 0,76 y 1.

La matriz de proyección del modelo matricial de tres clases de edad y sólo hembras, tomó la siguiente forma:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0,21 \times Clf \\ 0,75 & 0 & 0 \\ 0 & 0,87 & 0,94 \times DDf \end{bmatrix}$$

Las predicciones del número esperado de guanacos de este modelo poblacional siguieron un patrón muy parecido a los números observados en la población de la Ea. Cámeron (Figura 38). Se observa que el valor de  $K$  de 23,3 guanacos/km<sup>2</sup>, obtenido en esta Tesis (ver sección 3.2.3.3 y Zubillaga *et al.*, 2014a), representa una capacidad de carga media en torno a la cual el tamaño de la población fluctúa (alrededor del año 2005 en adelante). La población ocasionalmente supera la capacidad de carga promedio, y a veces cae abruptamente después de sobrepasar dicha capacidad de carga promedio.

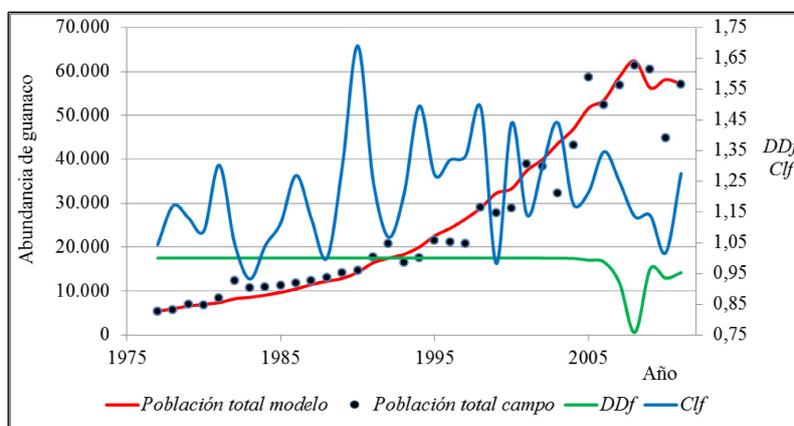


Figura 38. Tamaño total de la población de guanacos entre 1977 y 2011. Los puntos negros son los valores de campo de la Ea. Cámeron y la línea roja son los valores simulados basados en el modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras. La línea azul representa las variaciones del factor climático ( $Clf$ ) que afecta la fecundidad, y la línea verde representa el factor de denso-dependencia ( $DDf$ ) como factor de regulación de la población, afectando la supervivencia de los adultos.

### 4.2.3. Modelo matricial de tres clases de edad y dos sexos

En la Figura 39 se muestran los resultados de las simulaciones para  $\alpha$  variable,  $\beta=0$  y un tamaño promedio del harén constante de 10 hembras por macho relincho. En este caso, se puede usar la ecuación 38 para predecir el valor de  $\alpha$  en estado estable.

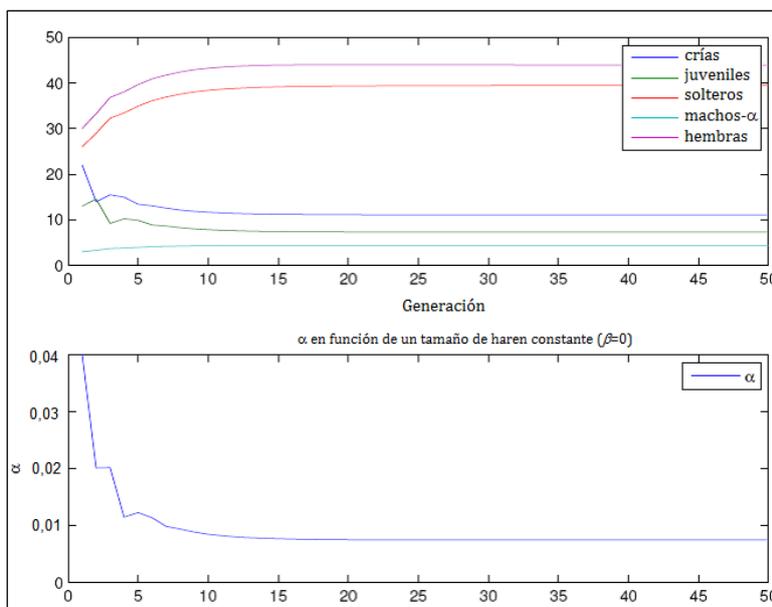


Figura 39. Efecto en  $\alpha$  de mantener un tamaño de harén constante de 10 ♀/♂ relincho, con  $\beta=0$ , de una población de guanacos en base a un modelo matricial de tres clases de edad y dos sexos, y con denso-dependencia.

Este modelo pasa a tener un estado estacionario, lo cual significa que a largo plazo el auto-valor dominante ( $\lambda_1$ ) se mantiene constante en 1. Dado que la función de denso-dependencia, está afectando la fecundidad ( $f$ ), al resolver la ecuación 36 imponiendo que  $\lambda_1=1$ , se puede obtener el valor de  $f$  en el estado estacionario o de equilibrio. Al realizar esta sustitución se obtuvo  $f=0,245$ . Así mismo, los resultados permiten obtener la distribución de las clases de edad para este modelo a partir del análisis del auto-vector dominante (ecuación 37), y considerando  $\lambda_1=1$  y  $f=0,245$  se obtiene una distribución estable de clases de edad de 17% de crías, 11% de juveniles, 29% de machos solteros, 8% de machos relinchos y 37% de hembras adultas.

Dada la estrecha relación entre el tamaño del harén ( $h$ ) y  $\alpha$  (ecuación 38) la estimación del tamaño medio del harén para, por ejemplo,  $\alpha=0,035$ , y  $\lambda_1=1$  el tamaño medio del haren ( $h$ ) a largo plazo es 4,7 ♀/♂ relincho.

El efecto de la proporción de sexos ( $\gamma$ ) en el tamaño del harén (ecuación 35), se observa en la Figura 40, que se muestra con cambios simultáneos de  $\alpha$ . Se observa que, si la proporción de sexos ( $\gamma$ ) también debe cambiar el valor de  $\alpha$  si se desea que el tamaño del harén se mantenga constante.

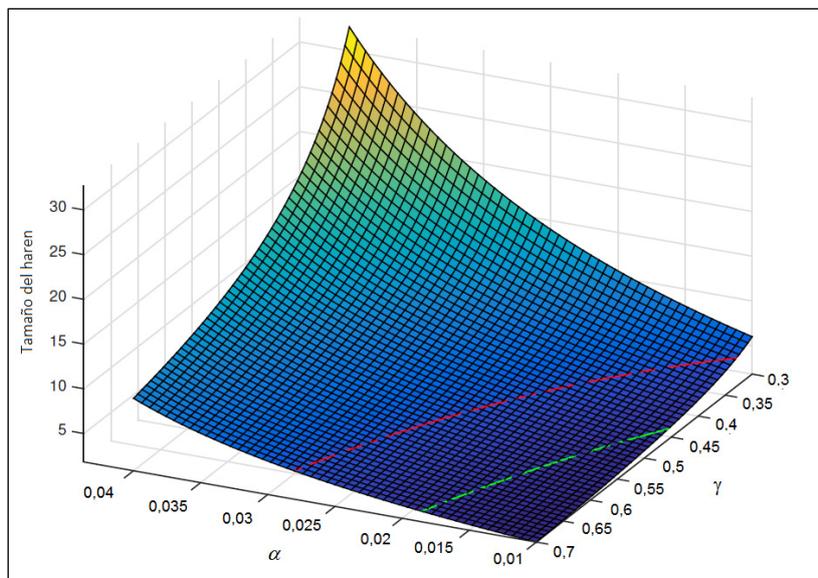


Figura 40. Impacto de los parámetros  $\alpha$  y  $\gamma$  sobre el tamaño del harén. La línea verde son las diferentes combinaciones de  $\alpha$  y  $\gamma$  que resultan en un tamaño de harén de 3 ♀/♂relincho. La línea roja identifica las diferentes combinaciones de  $\alpha$  y  $\gamma$  que resultan en un tamaño de harén de 5 ♀/♂relincho.

---

#### 4.2.4. Programación de los modelos matriciales

---

En el Apéndice 12 se presenta el programa del modelo poblacional matricial de tres clases de edad en base a la población hembra, y en el Apéndice 13 se presenta el programa del modelo poblacional matricial de tres clases de edad y los dos sexos (5x5), que permite estimar el tamaño de los harenes, programado en lenguaje *Glimso*. Sólo se presenta la parte esencial de los modelos (las sentencias generales, y variables intermedias y de control, que utiliza este lenguaje fueron excluidas). Tampoco figura el control del tiempo de simulación ya que el mismo lo efectúa el programa *Glimso* de manera automática. Una descripción de las características del lenguaje del programa *Glimso* se presenta en el Apéndice 5.

#### 4.3. Discusión

---

- En relación a los parámetros demográficos del modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras

La comparación de los valores de los coeficientes del modelo poblacional matricial obtenidos en este capítulo con los disponibles en la literatura resultó relativamente satisfactoria. Por ejemplo, en un estudio de guanacos realizado en la

reserva San Pablo de Valdés (Península Valdés, Provincia del Chubut), donde los pumas también están ausentes o en muy bajas densidades, la supervivencia anual de los adultos se estimó en 0,97 y alrededor de 0,86 la de las crías, mientras que la fecundidad (reclutamiento) promedio evaluada a partir de composición de la manada fue de 0,26 cría ♀/♀/año (fluctuando entre 0,18 y 0,32; Marino *et al.*, 2016). El valor de la fecundidad también es consistente con lo observado por Raedeke (1979), que estima un 0,44 crías/♀/año, que equivale a 0,22 crías ♀/♀/año. El promedio de los valores obtenidos de la bibliografía (Tabla 40) es de 0,457 crías totales por hembra, lo cual es del orden del obtenido en este tesis por ajuste al modelo matricial (0,42 crías totales por hembra por año). Recordando que en esta Tesis se estimó una probabilidad promedio de supervivencia anual de 0,94 para la clase adulta, y de 0,75 para las crías, y una fecundidad anual promedio de 0,21 de crías ♀/♀, con intervalos de confianza que incluyen los valores estimados de la bibliografía. Por lo tanto, los resultados de los ajustes obtenidos en esta Tesis se pueden considerar como altamente satisfactorios.

En las reservas provinciales, el efecto de la depredación por pumas es más importante en las crías, sin embargo es de esperar que, en mayor o menor medida, las supervivencias de las tres clases se vean afectadas por la depredación por pumas, por ese motivo se considera que los resultados obtenidos para la reserva San Pablo de Valdés son substancialmente comparables con los obtenidos en la presente Tesis.

Si bien, algunos autores han propuestos valores de fecundidad más altos (del orden de 0,7 – 0,75 crías totales/♀ según Fritz y Franklin, 1994; citado en Marino *et al.*, 2014) generalmente los mismos están más asociados a tasas de preñez más que a tasa de reclutamiento o fecundidad (Raedeke, 1979). Se observa que el uso del valor 0,375 crías ♀/♀/año en el análisis por medio de Tablas de Vida, TV para estimar  $r_0$ , es diferentes al valor obtenido en el ajuste de los coeficientes de la matriz (0,21); esto se debe a que en la Tabla de Vida no se usa fecundidad como tasa de reclutamiento (i.e. cría al pie) sino el número esperado de nacimientos ♀/♀/año. Así mismo, se observa que la supervivencia de las crías en las Tablas de Vida es menor que la obtenido en el ajuste (0,67 – 0,72), lo cual puede ser

resultado de una mayor fecundidad pero que no incluye la mortalidad neo-natal, mientras que la fecundidad como tasa de reclutamiento (estimada a partir de la composición de la manada o cría al pie) ya tiene incluida esa mortalidad neonatal.

Por otro lado, de los cuatro coeficientes estimados, la fecundidad resultó ser el más variable (CV= 34,4%), lo que podría explicar las diferencias entre los valores obtenidos tanto de la bibliografía como de los estimados en este capítulo. Como el rango para el factor de la precipitación *Clf* (que es el que afecta la fecundidad), varía entre 0,93 y 1,69, se puede esperar que en algunos años la fecundidad podría aumentar hasta un 69% en relación a su valor promedio (cuando la precipitación es muy alta), y disminuir hasta un 7% cuando la precipitación alcanza sus valores más bajos; el efecto es que la *fecundidad efectiva* (es decir, la fecundidad media x *Clf*) oscile entre valores mínimos y máximos de 0,195 y 0,355, respectivamente, como resultado del efecto de la precipitación. Esto confirma la verosimilitud de las estimaciones de la fecundidad que aquí se han obtenido, ya que abarcan casi todas las estimaciones de otros lugares y otras poblaciones de guanacos.

El rango de *DDf* estuvo entre 0,76 y 1, lo que condujo a una disminución de la supervivencia de adultos de hasta 24% a altas densidades de población, mientras que, como era de esperar, no hubo efectos de denso-dependencia cuando la densidad de población era baja (lo que ocurrió durante los primeros 20 años de nuestra población de guanaco observada).

Si bien Raedeke (1979), por medio de análisis histológicos, encontró dos hembra juveniles (1 – 2 años) preñadas, el desarrollo corporal de estas juveniles superaban en un 50% al del promedio para su edad; pero ese mismo autor reconoce una reducida probabilidad de supervivencia post-natal de las crías de esas hembras juveniles. Asimismo, Raedeke (1979) estima una tasa reproductiva a partir de la composición de la camada de 0,44 crías/♀ adulta (0,53 ajustado por la mortalidad post-natal), o sea, 0,26 crías ♀/♀ adulta. Por lo tanto se considera aceptable que en la matriz, en la primer fila (representa la fecundidad de cada clase de edad) solo se le adjudique valor a la clase adulta.

Bonenfant *et al.* (2009) sugirieron que muchas disminuciones en las tasas de reproducción registradas para los grandes herbívoros podrían deberse a retrasos

en la edad de la primera reproducción en lugar de a una disminución en la tasa de fecundidad. En guanacos, es muy difícil, si no imposible, distinguir en los muestreos de campo individuos en su edad de primera reproducción de otros individuos reproductivos. Sin embargo, la naturaleza real de la disminución de la tasa de fecundidad no afecta el comportamiento general del modelo que se ha elaborado.

→ En relación a la detección de proceso de denso-dependencia y del efecto del clima

El resultado de la función de denso-dependencia utilizada en el modelo poblacional matricial tiene un comportamiento que coincide con lo observado por Croomsig *et al.* (2002), quienes a partir de datos de dos poblaciones de rinocerontes negros de Sudáfrica probaron cinco modelos diferentes centrándose en la estructura de denso-dependencia, y encontraron que el modelo denso-dependiente que incorporaba mayor efecto de denso-dependencia a densidades altas era el que mejor se ajustaba a los valores observado del muestreos.

En función de los resultados del análisis de co-linealidad se tomó la decisión de no utilizar el efecto de la abundancia de las ovejas sobre los coeficientes de la matriz, a pesar de que se había encontrado una correlación negativa entre las variables independientes *abundancia de ovejas* y *abundancia de guanaco*. La razón de esta decisión se basó principalmente en la aparente segregación espacial entre guanacos y herbívoros domésticos (Schroeder *et al.*, 2013; Schroeder *et al.*, 2014). Es decir, se consideró que esta co-linealidad probablemente refleja que los guanacos tienden a evitar aquellos sitios utilizados por las ovejas (y la usual actividad humana que está asociada al manejo de este ganado) más que a un efecto de los ovinos en los parámetros demográficos de los guanaco. Es decir, se ha considerado que la *abundancia de guanaco* tiene un efecto más fuerte en los parámetros demográficos del modelo poblacional matricial de los guanacos que la *abundancia de ovejas*. Sin embargo, esto no significa que el manejo de las ovejas no sea importante para la conservación y/o el manejo del guanaco.

Algunos de los esfuerzos más tempranos para incorporar funciones no lineales denso-dependientes en modelos de matriz de población utilizaron una función

logística invertida sobre la supervivencia (Pennycuick *et al.*, 1968; Beddington, 1974). Por eso se considera que la naturaleza sigmoidea de la función de denso-dependencia utilizada en esta Tesis es adecuada para describir este tipo de proceso denso-dependiente, y ha sido ampliamente utilizada para describir el efecto de la densidad en diferentes rasgos del historial de vida (Watt, 1960).

Los resultados obtenidos de los análisis de denso-dependencia y clima en la presente Tesis son similares a los obtenidos de los análisis de dinámica poblacional de renos de Svalbard (Solberg *et al.*, 2001), que también habitan un ambiente libre o con bajo impacto de depredadores. En ambos casos, la gran variación interanual del tamaño de la población, la mortalidad y las tasas de reclutamiento se debieron tanto a la limitación directa de la densidad dependiente de la densidad como a la variación del clima invernal.

El efecto de la dependencia de la densidad de la supervivencia de adultos también se ha registrado en otras poblaciones de mamíferos grandes herbívoros. Por ejemplo, en tres ungulados africanos, el efecto de la densidad sobre la supervivencia de los adultos era evidente por encima de una determinada densidad umbral, y este parámetro demográfico fue el principal responsable de la falta de crecimiento poblacional a altas densidades (Owen-Smith, 2006). En esta Tesis la población de guanacos de la Ea. Cámeron, el efecto de la denso-dependencia se detectó sólo a altas densidades (aproximadamente por encima de 14,5 guanaco/km<sup>2</sup>). Este tipo de respuesta se ha observado también en otras especies. Por ejemplo, Cromsigt *et al.* (2002) encontraron que un modelo denso-dependiente de los rinocerontes negros en dos reservas africanas, y que incorporaba efecto de una fuerte denso-dependencia a altas densidades, era el que mejor se ajustaba a los valores observados en los muestreos de campo.

Marino *et al.* (2016) encontraron que en una población de guanacos de la reserva San Pablo de Valdés (dónde tampoco hay pumas o su impacto es muy bajo), y no había un efecto estadísticamente significativo de la densidad sobre la fecundidad (reclutamiento).

En resumen, se ha considerado que el modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras, con el efecto de denso-dependencia y de clima

incorporados, parece ser adecuado para describir la dinámica poblacional de los guanacos silvestres de la Ea. Cámeron.

→ En relación al modelo poblacional matricial de harenes

La falta de datos que permitan cuantificar de las tasas de reemplazo de relinchos por machos solteros (y eventualmente viceversa), no ha permitido llevar a cabo una parametrización para estimar los valores de los parámetros  $\alpha$  y  $\beta$ . En esta primera etapa, al parámetro  $\beta$  (probabilidad de transición de macho relincho a soltero) se le asignó un valor de cero en base a las siguientes consideraciones sobre las poblaciones de guanacos bajo condiciones equilibrio:

- I. la cantidad de individuos en la clase relincho es mucho menor que la de la clase machos solteros, por lo cual valores bajos de  $\alpha$  tendrán efectos más importantes sobre la densidad de cada categoría (soltero y relincho) que valores medios y bajos de  $\beta$ ,
- II. en condiciones de equilibrio hay suficientes solteros como para abastecer a la clase relincho,
- III. si un relincho es desplazado por un soltero entonces el número de individuos en esos dos grupos no varía, y podría considerarse  $\beta= 0$  y  $\alpha > 0$  ya que se compensan las pérdidas de relinchos por efecto de la mortalidad, en ese caso la cantidad de grupos familiares se mantiene constante,
- IV. si la cantidad de grupos familiares aumenta entonces  $\alpha > 0$ , y se compensarían las pérdidas de relinchos por mortalidad, aumentando la cantidad de individuos en esa clase de grupos familiares ( $\beta= 0$ ),
- V. si la cantidad de grupos familiares decrece,  $\alpha$  no compensa las pérdidas de relinchos por mortalidad, solo en aquellos casos en que el número de grupos familiares se reduzca de manera que no pueda ser explicada por la sola mortalidad de los relinchos y la “graduación” de machos solteros a relinchos se tendría que el parámetro  $\beta > 0$ .

Cuando estudios de campo hayan podido aportar información que sugiera esos posibles valores entonces se podrá llevar este modelo de corte conceptual a uno de tipo operacional.

## CAPÍTULO 6

# MODELADO DE LA DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN BAJO LA PRESIÓN DE HERBIVORÍA

---



Foto: Noralí Pagnutti

## 1. Introducción

---

Originalmente en los análisis y estudios de los pastizales se consideraba la productividad del pastizal como un atributo del mismo que dependía sólo de las características ambientales del entorno, y que era capaz de mantener de manera sustentable una cierta cantidad de herbívoros. En consecuencia, la capacidad de carga (de herbívoros) también fue considerado como un parámetro constante para un lugar dado para un cierto conjunto de especies de herbívoros; sin embargo, este concepto fue rápidamente reemplazado por el concepto por uno dinámico, en el que la productividad era una característica de la vegetación fluctúa (a veces de manera importante) a lo largo del tiempo en función de variables climáticas, físicas y biológicas (Bothma *et al.*, 2004). Por otra parte, en el caso de los herbívoros silvestres la capacidad de carga es afectada por la presencia de herbívoros domésticos, produciéndose una dinámica compleja entre los herbívoros silvestres, los domésticos, y la vegetación, lo que pone de manifiesto la importancia de analizar esta interacción considerando la vegetación como un proceso ecológico dinámico, considerando la capacidad de carga como un sistema de equilibrio entre la vegetación y los herbívoros (Caughley, 1979). Esto es de particular importancia para abordar los problemas del manejo de las poblaciones de guanacos.

Adicionalmente, desde hace algunas décadas en la Patagonia argentina se ha observado un proceso de desertificación, al igual de lo que pasa en aproximadamente un 70% de las tierras áridas del mundo (UNEP, Agenda 21). En general, la principal razón de este proceso resulta del mal manejo del pastoreo por animales domésticos en combinación con precipitaciones bajas, erráticas y dinámicas complejas (Reynolds, 2007); asimismo, una mala comprensión de la heterogeneidad espacial de la vegetación y su respuesta a las tensiones y disturbios ambientales está detrás de los procesos de degradación (Paruelo *et al.*, 2004). El reemplazo de las gramíneas por las plantas leñosas (árboles o arbustos) y los cambios en la organización espacial de los pastizales áridos han promovido cambios importantes en la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (por ejemplo, productividad, descomposición y almacenamiento de carbono, dinámica

del nitrógeno y del agua) (Schlesinger *et al.*, 1990; Jackson *et al.*, 2000) poniendo en peligro la sostenibilidad de la ganadería (Sharp y Whittaker, 2003). Por lo tanto, es importante comprender los procesos que rigen la coexistencia de diferentes formas de vida y la aparición de patrones espaciales para predecir cómo las comunidades de plantas semi-áridas responden al pastoreo y a los cambios climáticos (Cipriotti *et al.*, 2012). A raíz de esta problemática surgieron una serie de estudios para tratar de entender los controles que operan sobre los cambios de vegetación para evitar transiciones hacia estados degradados de difícil reversibilidad, y también han surgido recientemente propuestas, análisis y modelos que intentan reflejar esta compleja dinámica.

Por tales motivos, se consideró que un modelo de manejo de herbívoros silvestres como los guanacos, debería tener en cuenta esta dinámica de la vegetación para poder evaluar los efectos que diferentes alternativas de manejo puedan llegar a tener sobre el pastizal. Es así que se elaboró un modelo de la dinámica de la vegetación para la Patagonia argentina que pudiera ser incorporado en el modelo de manejo de guanacos silvestres.

La implementación de la dinámica de la vegetación en el modelo poblacional de los guanacos se llevó a cabo en dos etapas. En una primera etapa se desarrolló una serie de matrices que representaban con las probabilidades de transición de la vegetación de un estado a otro, y en una segunda etapa se llevó a cabo la interacción del modelo de la dinámica de la vegetación con el manejo de los guanacos.

## 2. Metodología

### 2.1. Construcción de la mega-matriz del cambio de estado de la vegetación como un proceso de Markov

El modelo de la dinámica de la vegetación se desarrolló con la colaboración del Dr. Pablo Cipriotti, de la Facultad de Agronomía de Buenos Aires (FAUBA). En una primera etapa se desarrollaron una serie de matrices que representaban: (a) el estado de la vegetación, (b) la carga de herbívoros, (c) la precipitación local

promedio, y (d) la probabilidad de transición entre algunos de los distintos estados de la vegetación en función de (b) y (c). El estado de la vegetación (representado por niveles 1, 2, ...,  $n$ , dependiendo del tipo de vegetación) se refiere a la condición de la vegetación asociada a rangos/valores de productividad (kgMS/ha/año). Esta conjunción de matrices se la ha denominado mega-matriz.

La mega-matriz fue aportada por el Dr. Pablo Cipriotti, quien la generó a partir de una matriz resultado de una simulación en la cual cada transición entre estados de vegetación está dado por una probabilidad de transición de la vegetación de un cierto estado inicial a un cierto estado final, de acuerdo a los niveles de precipitación (mm/año) y de intensidad de pastoreo en UGO/ha (se define UGO como unidad ganadera ovina).

El modelo de simulación utilizado para generar la mega-matriz se basó en el modelo RANCH (Cipriotti en prensa), que es un modelo de tipo autómatas celular, que simulaba la dinámica de la vegetación a la escala de estancia (1000 – 10.000 ha), y a largo plazo (50 – 200 años) para los pastizales semiáridos de Patagonia. RANCH se ejecuta con un paso de tiempo de un año y el espacio está representado por una grilla de 400 x 400 celdas. Cada una de las 160.000 celdas tenía una superficie de 900 m<sup>2</sup>, por lo cual se estaba cubriendo un área de 14.440 ha. En cada grilla se representaba una comunidad específica de vegetación y sus correspondientes estados posibles. Se representaron tres tipos de comunidades de vegetación típicas de Patagonia: (1) estepas gramíneas de *Festuca pallescens* (coirón), con 192 estados, (2) las estepas arbusto-herbáceas, con 729 estados, y (3) los mallines, con 35 estados. Cada estado de vegetación está asociado a una condición forrajera particular y las transiciones se basaron en simulaciones hechas con tres modelos diferentes según la comunidad de vegetación: DINVEG, COIRON, MEADOWS, para las estepas arbusto-herbáceas, estepa gramínea, y los mallines, respectivamente. Cada uno de esos tres modelos describe de manera detallada los aspectos esenciales de la dinámica de la vegetación para cada comunidad de vegetación.

El modelo DINVEG, refleja la dinámica de las estepas arbustivo-herbáceas (Cipriotti *et al.*, 2012), y fue desarrollado a partir del análisis de la dinámica de seis

especies de arbustos y hierbas co-dominantes (tres especies de pastos: *Stipa* spp., *Poa ligularis*, *Bromus pictus*, y tres de arbustos: *Mulinum spinosum*, *Senecio filaginoides* y *Adesmia volckmanni*); tiene un paso de tiempo mensual. Este modelo se elaboró con una escala espacial a nivel parcela (50 m x 50 m, i.e. 0,25 ha). La información de entrada del modelo es el modelo DINACUA (Paruelo y Sala, 1995) que incorporaba la dinámica del agua en el suelo. El modelo COIRON (Paruelo *et al.*, 2008) representa la dinámica de estepas gramíneas, y se elaboró a partir de la especie dominante (*F. pallescens*); el modelo tiene una unidad de tiempo mensual, y una escala espacial a nivel de parcela (38 m x 38 m, i.e. aproximadamente 0,15 ha). La información de entrada para este modelo fueron las lluvias mensuales promedio (Paruelo *et al.*, 2008). Finalmente, el modelo MEADOWS es un modelo de tipo estadístico para mallines de la Patagonia, con una unidad de tiempo mensual, y la información de entrada para la simulación de este modelo fueron la precipitación y la temperatura (en base a Irisarri, 2004; Irisarri *et al.*, 2012). Para la construcción del modelo RANCH se llevó a cabo un escalado de los modelos DINVEG, COIRON y MEADOWS basado en el paradigma de dinámica de parches jerárquicos, HPD (por sus siglas en inglés *hierarchical patch dynamics paradigm*, Wu y David, 2002 ; Cipriotti en prensa).

El eje central de la dinámica del sistema lo constituye una biblioteca de matrices de probabilidades de transición entre los estados de la vegetación para diferentes condiciones climáticas y de pastoreo. Para ello, Cipriotti y su equipo de trabajo utilizaron un procedimiento de escalado estadístico basado en numerosas simulaciones ( $n \geq 200$ ) de cada uno de los tres modelos (DINVEG, COIRON y MEADOWS) con parámetros calibrados a partir de distintas situaciones iniciales del pastizal y diferentes escenarios climáticos y de pastoreo; el resultado de estas simulaciones consiste en una serie de matrices que constituyen la mega-matriz de la dinámica de la vegetación.

La mega-matriz están constituida por un total de 54 matrices diferentes, en función de la combinación del número de niveles de carga de herbívoros y de niveles de precipitación, pero ese número de matrices es variable para cada tipo de vegetación, ya que no todos los tipos de vegetación tienen los mismos niveles de

precipitación y carga de herbívoros. Por ejemplo, la vegetación estepa gramínea está conformada por 15 matrices, que constituyen la biblioteca de tablas de transición para este tipo de vegetación. En la Figura 41 se muestran, a modo de ejemplo, sólo dos de las 15 matrices de probabilidad de estado y transiciones para la vegetación estepa gramínea. Cada matriz de la Figura 41 lleva identificada la intensidad de pastoreo y los rangos de precipitaciones. En el cuerpo de estas tablas se representa la probabilidad de pasar de un estado de la vegetación (StateTi) dado por las filas, a otro (StateTf) dado por las columnas; cada una de estas matrices está asociada a un dado nivel lluvias (Pp) y una dada carga de herbívoros (SR) con las propiedades de una cadena de Markov.

SR	<0,25							
Pp	<280							
StateTi	StateTf							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0,9785	0,0051	0,0019	0,0029	0,0036	0,0048	0,0031	0,0001
1	0	0,9181	0,0819	0	0	0	0	0
2	0	0,0445	0,6931	0,2591	0,0033	0	0	0
3	0	0	0,0804	0,6418	0,2707	0,0070	0	0
4	0	0	0,0012	0,1019	0,5385	0,3520	0,0065	0
5	0	0	0	0,0078	0,0528	0,7229	0,2165	0
6	0	0	0	0	0,0001	0,0847	0,6129	0,3024
7	0	0	0	0	0	0	0,1383	0,8617

SR	> 2							
Pp	> 400							
StateTi	StateTf							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0,9843	0,0034	0,0018	0,0026	0,0030	0,0032	0,0017	0
1	0	0,9984	0,0016	0,0000	0,0000	0	0	0
2	0	0,0922	0,8949	0,0129	0,0000	0	0	0
3	0	0,0029	0,1291	0,8297	0,0365	0,0016	0	0
4	0	0	0,0054	0,1223	0,7288	0,1432	0,0003	0
5	0	0	0	0,0040	0,0698	0,6596	0,2666	0
6	0	0	0,0003	0,0005	0,0021	0,1343	0,7762	0,0866
7	0	0	0,0002	0,0007	0,0011	0,0011	0,2641	0,7327

Figura 41. Ejemplo de dos de las 15 matrices de probabilidad de estado y transiciones de la vegetación de tipo estepa gramínea. SR: densidad de herbívoros (UGO/ha); Pp: precipitación (mm/año); StateTi y StateTf: estado inicial y final de la vegetación.

A partir de esta mega-matriz, para un cierto nivel de densidad de herbívoros y para un cierto nivel de precipitación se calcula la probabilidad de que la vegetación pase de un cierto estado inicial a un cierto estado final. Al ensamblarse esta mega-matriz con el modelo de guanacos, y dado que la densidad de los guanacos puede cambiar de año en año, se tiene un sistema dinámico tanto de esta especie silvestre como de la vegetación que lo sustenta.

Tanto para el caso de la intensidad de pastoreo (es decir, densidad de herbívoros) como para las precipitaciones se construyen rangos y cada rango representa un nivel de densidad de herbívoros y de precipitación. A partir del modelo de estados y transiciones de la vegetación se resume la dinámica de cada tipo de la vegetación de la mega-matriz constituida por un total de 54 matrices, considerando las siguientes condiciones/características posibles:

- Estepas gramíneas:
  - 8 niveles de estado de la vegetación asociados con los siguientes valores de PPNA: 75; 225,5; 400,5; 600,5; 800,5; 1050,5; 1500 y 2100 en kgMS/ha,
  - 5 niveles de intensidad de pastoreo asociados con las siguientes rangos de densidades de herbívoros: <0,25; 0,25 – 0,5; 0,5 – 1; 1 – 2 y >2 en UGO/ha,
  - 3 niveles de lluvias asociados con los siguientes rangos de precipitación: <280; 280 – 400 y >400 mm/año.
- Estepas arbustivo-gramíneas:
  - 9 niveles de estado de la vegetación asociados con los siguientes valores de PPNA: 190; 380; 385; 510; 550; 575; 705; 735 y 865 en kgMS/ha,
  - 6 niveles de intensidad de pastoreo asociados con las siguientes rangos de densidades de herbívoros: <0,1; 0,1 – 0,2; 0,2 – 0,3; 0,3 – 0,5; 0,5 – 0,7 y >0,7 en UGO/ha,
  - 3 niveles de lluvias asociados con los siguientes rangos de precipitación: <140; 140 – 190 y >190 mm/año.
- Mallines:
  - 8 niveles de estado de la vegetación asociados con los siguientes valores de PPNA: 750; 2000; 3000; 4000; 5000; 6000; 7000 y 8000 en kgMS/ha,
  - 10 niveles de intensidad de pastoreo asociados con las siguientes rangos de densidades de herbívoros: <0,5; 0,5 – 1; 1 – 1,5; 1,5 – 2; 2 – 3; 3 – 4; 4 – 6; 6 – 8; 8 – 10 y >10 en UGO/ha,
  - 3 niveles de lluvias asociados con los siguientes rangos de precipitación: <280; 280 – 340 y >340 mm/año.

---

## 2.2. Implementación del modelo de la dinámica de la vegetación en el modelo poblacional de los guanacos

---

En la segunda etapa de elaboración del modelo de dinámica de la vegetación se llevó a cabo la programación de la mega-matriz en lenguaje *Glimso*. Esto requirió implementar la dinámica de la mega-matriz en el programa, es decir, modelar las operaciones de las probabilidades de transición de un estado inicial de la vegetación a un estado final, bajo condiciones dadas de carga de herbívoros y de precipitación. Para el valor de entrada de las lluvias se usa el sub-modelo de

precipitaciones (ver Capítulo 3 sección 3.2) y se indican que tipo de lluvias se desea simular en base a su distribución (gamma, normal o con sequías).

La intensidad de pastoreo se estima sumando la densidad de ovejas y de guanacos en unidades de UGO/ha, usando como factor de equivalencia 1,6 ovejas/guancos (0,625 guanacos/oveja). La población de ovejas se mantuvo constante a lo largo de toda la simulación. La población de guanacos se representó, en una primera etapa de prueba, por un modelo poblacional de tipo logístico,  $N_{t+1}=N_t \exp(r(1-(N_t/K)))$  –para luego ser reemplazado por el modelo poblacional matricial usado en el modelo de manejo–. La integración del modelo de la vegetación y de los guanacos se logró de la siguiente manera: (i) la vegetación cambia de un estado inicial a un estado final cada año de acuerdo a las probabilidades de transición de la mega-matriz; (ii) cada nuevo estado de la vegetación está asociado a un valor de PPNA (kgMS/ha/año), (iii) dicha PPNA se usa para estimar la capacidad de carga ( $K$ ) según el modelo de la (Sección 3.2.1 del Capítulo 4), y (iv) este valor de  $K$  (que en el modelo se actualiza anualmente) afecta la densidad de guancos según lo determina el modelo poblacional logístico. De esta manera, la densidad de herbívoros totales va variando a lo largo de la simulación y esta variación de la presión de herbivoría afecta a su vez al modelo de la dinámica de la vegetación.

Los campos o estancias suelen incluir más de un tipo de vegetación; sin embargo, la estructura del modelo dinámico de la vegetación no considera probabilidades de transición de un tipo de vegetación a otro. Para superar esta dificultad, en el modelo que integra la dinámica de la vegetación con la dinámica del guanaco se procedió de la siguiente manera: (a) a cada campo o estancia se le asignó un porcentaje del área total a cada uno de los tres tipos de vegetación (porcentaje que se mantenía fijo y constante a lo largo de la simulación); (b) la PPNA total se calculó como la suma de los valores de PPNA aportados por cada tipo de vegetación (asociado al estado final resultante de la mega-matriz para cada año de simulación) de acuerdo al porcentaje de área que esa vegetación ocupa en el sitio; y (c) esa PPNA total es la que está asociada al moldeo logístico de los guanacos.

### 3. Resultados

#### 3.1. Construcción de la mega-matriz del cambio de estado de la vegetación como un proceso de Markov

La Tabla 43 muestra fracción de la mega-matriz que resulta de las simulaciones del modelo RANCH. Existe una matriz de este tipo para cada uno de los tipos de vegetación representados en el modelo RANCH (estepas arbustivo-herbáceas, estepa gramínea y mallines). Esta tabla corresponde a un segmento de la matriz de datos de las estepas arbustivo-herbáceas, donde *SR* indica la intensidad de pastoreo (*stock rate*) en UGO/ha, *Pp* el rango de precipitación anual en mm/año, *StateTi* y *StateTf* indican el estado inicial y final del pastizal, el cual se corresponde con un nivel de productividad asociado a un valor de PPNA dado (kgMS/ha/año). *Ni*, representa la cantidad de veces que ese estado inicial estuvo como tal en la simulación, *nij* la cantidad de veces que a partir de ese estado inicial se llegó a ese estado final en esas condiciones, y *Trans* indica la probabilidad de transición como cadena de Markov desde un estado inicial hasta un estado final en determinados condiciones de precipitación y pastoreo.

Tabla 43. Con fines demostrativos se muestra sólo una parte de la mega-matriz generada por el modelo RANCH correspondiente a la vegetación de tipo estepa arbustivo-herbácea. Ver descripción en texto.

SR	Pp	StateTi	StateTf	Ni	nij	Trans
0,1	<140	1	1	5665	5428	0,958
0,1	<140	1	4	5665	237	0,0418
0,1	<140	2	2	50	38	0,760
0,1	<140	2	3	50	5	0,100
0,1	<140	2	6	50	7	0,140
0,1	<140	3	1	4811	2	0,0004
0,1	<140	3	2	4811	12	0,0024
0,1	<140	3	3	4811	4412	0,9170
0,1	<140	3	4	4811	2	0,0004
0,1	<140	3	5	4811	383	0,0796
0,1	<140	4	1	2205	265	0,1201
0,1	<140	4	4	2205	1708	0,7746
0,1	<140	4	7	2205	232	0,1052
0,1	<140	5	5	9	1	0,1111
0,1	<140	5	6	9	1	0,1111
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

En la Figura 42 se puede observar el comportamiento o respuesta de cada uno de los tres tipos de vegetación en el modelo de dinámica de vegetación en función a las variaciones de la precipitación. En estos ensayos las lluvias son aleatorias y varían siguiendo una distribución gamma, los herbívoros se mantiene constante a lo largo de todo el período de simulación en 0,053 UGO/ha y el estados inicial de la vegetación es baja (nivel= 2) para cada tipo de vegetación, estepas arbustivo-herbácea, estepa gramínea y mallines.

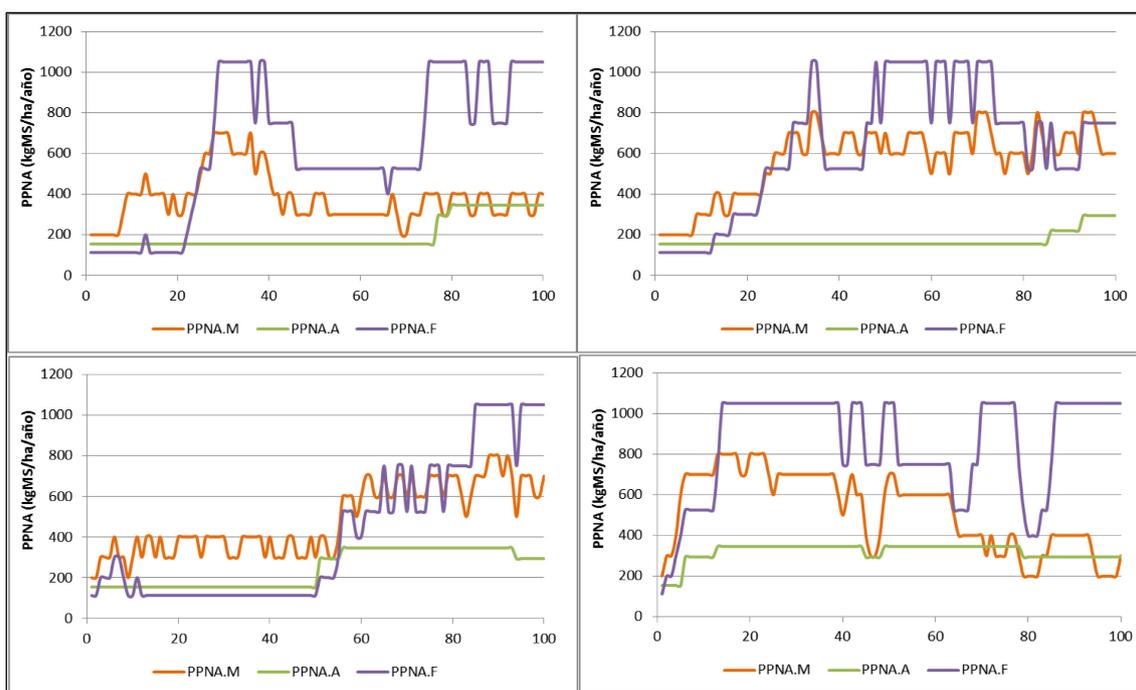


Figura 42. Resultados de cuatro ensayos de simulación del modelo de vegetación con lluvias aleatorias gamma, densidad de herbívoros constante e igual a 0,053 UGO/ha. PPNA.A, PPNA.M y PPNA.F representa la PPNA producida por el tipo de vegetación dominado por estepa arbustivo-herbácea, mallines y estepa gramínea, respectivamente.

### 3.2. Implementación del modelo de la dinámica de la vegetación en el modelo poblacional de los guanacos

En la Figura 43 se muestran los resultados de una simulación a 100 años. Las características de esta simulación fueron: (a) densidad inicial de ovejas= 0,02 UGO/ha, (b) densidad inicial de guanacos= 0,02 guanacos/ha (G/ha), (c) condición inicial del pastizal (asociado a un nivel de PPNA) = nivel 2 en los tres tipos de comunidades, y (d) precipitaciones aleatorias con distribución gamma según las

estadísticas obtenidas para las estancias del departamento de Florentino Ameghino.

La Figura 44 es igual a la Figura 43, excepto que la densidad de los dos herbívoros es de un orden de magnitud mayor (ovejas = 0,2 UGO/ha y guanacos= 0,2 G/ha). En ambas simulaciones densidad la de los guanacos fluctúa según un modelo logístico mientras que la densidad de ovejas se mantiene constante en su valomotter de la densidad inicial, por lo cual éstas no se presentan en las gráficas (pero se identifican en la leyenda de la figura).

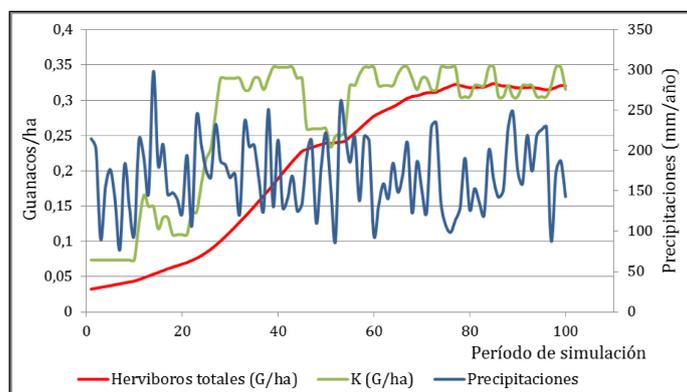


Figura 43. Simulación del modelo de dinámica de la vegetación, en períodos de años. Condiciones iniciales de densidad de herbívoros es 0,0325 G/ha (densidad inicial guancos: 0,02 G/ha, densidad inicial ovejas: 0,02 UGO/ha = 0,0125 G/ha).

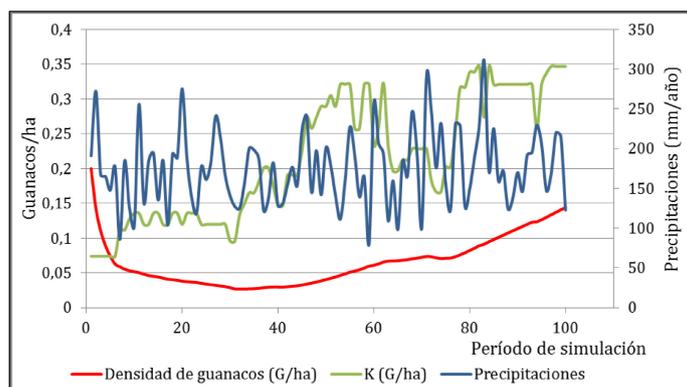


Figura 44. Simulación del modelo de dinámica de la vegetación, en períodos de años. Condiciones iniciales de densidad de herbívoros es 0,325 G/ha (densidad inicial guancos: 0,2 G/ha, densidad inicial ovejas: 0,2 UGO/ha = 0,125 G/ha).

En la Figura 43 se ve que si bien la condición del pastizal es la misma que el de la Figura 44, debido a que la densidad de herbívoros nunca está por encima de la

capacidad de carga del ambiente ( $K$ ), la condición del pastizal mejora (ya que aumenta la  $K$ ), lo que trae aparejado un aumento en la densidad de herbívoros.

En la Figura 44 puede observarse que con una densidad inicial de herbívoros alta (está por encima de  $K$ , la capacidad de carga de los herbívoros en unidades de guanacos/ha) y una condición pobre (es decir, producción baja), la densidad de herbívoros cae abruptamente en los primeros años de simulación, se ve también como la capacidad de carga se mantiene en niveles bajos en esos años. Recién luego de que la densidad de herbívoros queda por debajo del  $K$  (aproximadamente en el período 40 de simulación) la capacidad de carga aumenta y la población de herbívoros deja de caer. Dado que en la figura solo se muestra la población de guanacos, parecería que la densidad herbívoros está por debajo del  $K$ , sin embargo, la densidad de ovejas es alta (0,2 UGO/ha) y constante, lo que lleva a que la densidad total de herbívoros sea alta en relación con el  $K$ , aun cuando la densidad de guanacos decae en los primeros años.

La Figura 45 es similar a las Figuras 43 y 44 pero bajo condiciones más extremas, ya que la densidad inicial de ovejas está muy por encima de la capacidad de carga del pastizal ( $K$ ). Se observa que la condición del pastizal en términos de productividad, no puede recuperarse a niveles similares a los de la condición de las Figuras 43 y 44, ni siquiera en un período de 100 años de simulación; en consecuencia la densidad de guanacos se hace prácticamente 0.

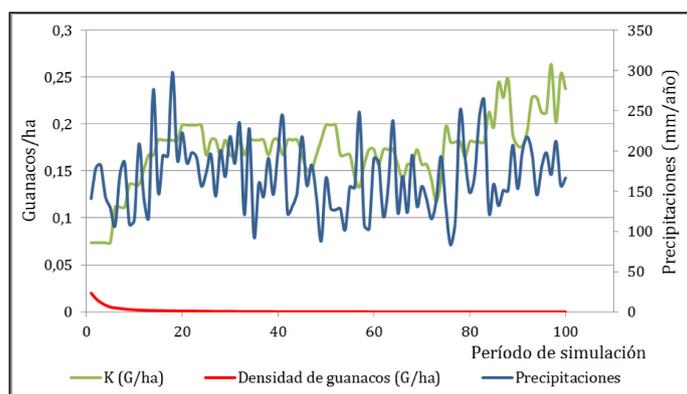


Figura 45. Simulación del modelo de dinámica de la vegetación. Condiciones iniciales de densidad de herbívoros es 0,3325 G/ha (densidad inicial guanacos: 0,02 G/ha, densidad inicial ovejas: 0,5 UGO/ha = 0,3125 G/ha).

#### 4. Discusión

---

Los procesos de desertificación observados, no solo en la Patagonia sino en numerosas regiones del mundo, han conducido al estudio de la respuesta a largo plazo de la vegetación a la intensidad de pastoreo (Adamoli *et al.*, 1990; Li *et al.*, 2000). Weber *et al.* (1998) elaboraron un modelo basado en las principales formas de vida de la vegetación de la sabana de Kalahari para simular los efectos a largo plazo de la heterogeneidad espacial a pequeña escala (25 m<sup>2</sup>) del pastoreo del ganado en la dinámica de la vegetación. Este tipo de modelos suelen calibrarse para escalas espaciales que gobiernan la dinámica de la vegetación (m<sup>2</sup>-ha), lo cual genera un quiebre con las escalas en las que operan el manejo del pastoreo (escala cuadro o estancia, km<sup>2</sup>); dificultando la integración exitosa de distintos modelos o estrategias alternativas de manejo. Por lo tanto, el escalado realizado al elaborar el modelo RANCH –a partir del cual se elaboró el sub-modelo de dinámica de la vegetación–, hace factible evaluar estrategias de manejo a escala campo/estancia.

El sub-modelo de dinámica de la vegetación elaborado permite representar el efecto que tiene las altas densidades de herbívoros no solo sobre la vegetación sino también sobre la población de guanacos, reflejando la capacidad de respuesta del guanaco al estado del pastizal ( $K$ ) en su carácter de herbívoro silvestre, susceptible a los efectos de denso-dependencia, lo cual hace improbable que en condiciones naturales provoque un sobre-pastoreo en el recurso, es decir, antes de provocar condiciones severas sobre-pastoreo, el efecto de denso-dependencia hará que su densidades poblacionales disminuyan (aumentando las tasas de mortalidad, migraciones, etc.) hasta llegar niveles de equilibrio. Esto concuerda con lo propuesto por Caughley (1979) quien define la “capacidad de carga ecológica” como el nivel de equilibrio al cual llega el sistema planta-herbívoros en condiciones naturales. Este equilibrio se llega por medio del sistema interactivo en el cual la tasa de crecimiento de los herbívoros está influenciada por la densidad de la vegetación de calidad forrajera y a su vez la tasa de crecimiento de estas plantas está influenciada por la densidad de los herbívoros que la consumen.

Por su parte, el sobre-pastoreo (sobre-carga de herbívoros en un pastizal) también tiene efecto en las supervivencia y fertilidad de las ovejas; sin embargo en los

modelos desarrollados en esta Tesis, por no ser parte de sus objetivos, la densidad de las oveja se mantuvo constante, es decir, no se incluyó en los modelos el manejo del ganado doméstico, el cual puede o no ser sustentable. Por la importancia que tiene el adecuado manejo del recurso ovino en la sobre-carga de los pastizales, quedaría para futuros análisis evaluar el efecto del sobre-pastoreo ovino sobre la dinámica poblacional de las ovejas y analizar qué niveles de densidad de ovejas serían deseables para un manejo sustentable de un sistema integrado guanaco-oveja-vegetación.

Este modelo se elaboró bajo el supuesto de que no hay diferencia en el uso del recurso entre ambas especies, por lo que el cambio en el tiempo de la densidad total de herbívoros es independiente de la forma en que se distribuyen los herbívoros entre ovejas y guanacos. Se evaluará en futuros análisis los posibles efectos que tiene en el comportamiento del modelo introducir estas diferencias en el uso del recurso.

Se considera que el comportamiento de este modelo de dinámica de vegetación, –que constituirá el “sub-modelo de vegetación” en el modelo global de manejo–, es apropiado ya que los resultados de las simulaciones mostraron que el modelo es sensible al carácter estocástico de las precipitaciones y a la densidad de herbívoros, que al variar de año a año se puede pasar de una a otra matriz de probabilidades de transición dentro de cada tipo de vegetación.

## CAPÍTULO 7

### MODELO DE MANEJO

---



Foto: Leticia Forte

## 1. Introducción

---

El manejo de recursos naturales renovables está basado en una variedad de niveles de análisis, desde los conceptuales (históricos y filosóficos) hasta los económicos, pasando por los biológicos, ecológicos y sociales. En épocas más recientes se han incorporado nuevos fines de aprovechamiento como el turismo y la recreación, que en el caso del guanaco se materializan en sus dos extremos: el disfrute de la naturaleza y de la visualización de la vida silvestre, hasta la caza deportiva. Asociado al manejo de los recursos naturales renovables están también siempre presentes importantes aspectos políticos, relacionados a los intereses particulares de los diferentes actores sociales (e.g. los comerciales, los industriales y los conservacionistas) (Conroy y Peterson, 2013; Decker *et al.*, 2014).

Por otro lado, existen una variedad de estrategias asociadas al aprovechamiento, dependiendo fundamentalmente del tipo de especie, del ambiente en que se encuentra, y de los posibles usos de su aprovechamiento. En el caso del guanaco ha sido aprovechado por aborígenes de múltiples maneras, y a menudo ha cumplido un papel vital, ya que los artefactos humanos encontrados con huesos de guanacos indican que los habitantes de Patagonia dependían de los guanacos para su subsistencia (Crivelli y Silveira, 1985). Por otro lado Fonck (1900) en sus relatos sobre los viajes de Fray Francisco Menéndez a la región de Nahuel Huapí menciona que las “mantas o pieles de guanaco, que eran la presa preferida de la caza” de los indios puelches.

El análisis de las diferentes estrategias asociadas al aprovechamiento de especies de la fauna silvestre puede también ponerse dentro un marco histórico. Por ejemplo, los tehuelches primitivos de la Patagonia vivían exclusivamente de la caza (la que hacían a pie) y es probable que se movieran dentro de ciertos límites para explotar con más ventaja los inmensos campos de que disponían, retirándose cuando ya el guanaco y el avestruz escaseaban, para trasladarse a otro y regresando más tarde al primero (Fonc, 1900; Borrero y Franco, 1997; Barberena *et al.*, 2015). Esta mención de la forma de caza de los tehuelches no sólo es confirmatoria sobre la importancia del guanaco en la vida de estas tribus, sino que

además ilustra otros dos aspectos sobre el manejo de esta especie silvestre: (a) que ya era antigua la estrategia de aprovechamiento basada en una explotación intensiva seguida de un abandono de esa explotación, para regresar a la misma cuando el recurso se ha recuperado (estrategia que hoy se denomina extracción intermitente), y (b) contribuye a aclarar una duda sobre si los tehuelches primitivos de la Patagonia eran nómadas; es altamente probable que en realidad eran sedentarios pero que necesitaban desplazarse periódicamente a medida que agotaban los recursos naturales disponibles.

Esta estrategia de extracciones intermitentes surgió por la experiencia asociada al aprovechamiento de los recursos renovables, particularmente el de los recursos de abundancia fluctuante, que está sujeto a lo que se llama el “efecto trinquete” (Caddy y Gulland, 1983), por el cual durante períodos relativamente estables las tasas de extracción aumentan hasta que se estabilizan en valores cercanos a los que predice la teoría bio-económica; sin embargo (lo cual se ha confirmado claramente en el aprovechamiento de recursos pesqueros) esos niveles frecuentemente resultan ser excesivos (Ludwig *et al.*, 1983).

Actualmente, la caza intensiva -ya sea legal o ilegal-, ha sido considerada una de las principales causas de las dramáticas disminuciones en la distribución y abundancia de guanacos durante el siglo pasado (Franklin, 1982; Baldi *et al.*, 2010). En la Patagonia argentina la caza furtiva sigue siendo intensa y generalizada, incluso dentro de las reservas (Donadio y Burski, 2006); por lo que esta actividad debería ser tenida en cuenta en la elaboración de los planes y/o modelos de manejo ya que probablemente influya en el manejo de esta especie. Sin embargo, una evaluación directa de la mortalidad de guanacos debido al furtivismo resulta sumamente difícil ya que los cazadores furtivos suelen eliminar las canales de animales cazados, y los carroñeros consumen despojos (Donadio y Burski, 2006). Estudios realizados en el norte de la Patagonia relacionan un aumento en la presión de caza con el aumento de los puntos de accesos y redes de caminos debido al aumento de la actividad extractiva de hidrocarburos, y se han evaluado los cambios de densidad de guanacos, reclutamiento y estructura social asociados con un mayor acceso de los cazadores furtivos (Radovani *et al.*, 2015). Sin

embargo, no hay aun datos cuantitativos suficientes que permitan incluir en los modelos de manejo estas actividades furtivas; por lo tanto, se considera que la estrategia de manejo de tipo adaptativo es la más adecuada ya que permite el tratamiento de la imprevisibilidad y de las incertidumbres intrínsecas a todos los ecosistemas por medio del aprendizaje por retroalimentación (Berkes *et al.*, 2000; Conroy y Peterson, 2013).

Dado que esta Tesis tiene su eje central en el análisis e identificación de los principales mecanismos (y sus parámetros) que representen satisfactoriamente la dinámica poblacional de los guanacos silvestres, y que el desarrollo en este capítulo solo se refiere al manejo de dichas poblaciones, se tomó la decisión de evaluar solamente un aprovechamiento de tipo extractivo, por lo cual no se evaluará el manejo basado en la esquila en silvestría.

---

### 1.1. El manejo adaptativo

---

Antes de entrar de lleno en la forma como se encaró el modelo de manejo de las poblaciones silvestres de los guanacos en la Patagonia, es importante exponer algunos de los conceptos de manejo sustentable y su relación con los procedimientos más recientes surgidos de la experiencia de décadas de manejo de recursos naturales renovables con carácter extractivo.

Todo manejo sustentable de un recurso natural renovable basado en una explotación extractiva depende de lo que se denomina la “existencia de un excedente reproductivo” (Hilborn *et al.*, 1999); dicho excedente está determinado por el balance entre nacimientos y muertes. Dado que esos excedentes varían tanto espacial como temporalmente a medida que las condiciones ambientales cambian (aún en ausencia de explotación por el hombre) la variabilidad de ese excedente es la regla y no la excepción. Más aún, Clapp (1998) ha mostrado como esa variabilidad natural de los excedentes es exacerbada en condiciones de explotación, y más frecuentemente de lo que parece, porque a menudo suelen quedar enmascarada por una compensación de altibajos poblacionales que no están sincronizados en el espacio geográfico, lo que este autor denomina “el ciclo de los recursos”. Esta característica ha llevado a considerar que toda extracción

para ser sustentable debe ser el resultado de la conjunción entre la observación de los sistemas naturales y de las estimaciones por experimentación, seguidas de deducciones basadas en la lógica biológica. Sin embargo, debido a esa gran variabilidad de estos sistemas naturales, cualquiera de esos procedimientos tiene sus limitaciones, y la único y más confiable manera de determinar la respuesta de una población a la extracción es por la explotación directa.

Es por ello que se ha propuesto utilizar el manejo adaptativo para determinar el máximo rendimiento potencial de un recurso natural renovable. Este enfoque es particularmente recomendable cuando el recurso a ser aprovechado muestra grandes fluctuaciones difíciles de anticipar (ya sea por las fluctuaciones ambientales que son impredecibles o las del propio recurso). El eje central del concepto de manejo adaptativo consiste en que las propias políticas y decisiones de manejo deben considerarse como parte de experimentos naturales deliberados y a gran escala (Walter, 2007). Dentro de este concepto debe destacarse (ya que no siempre ha quedado claro) que las propias opciones de las políticas de manejo son parte integral de los diseños experimentales que propone el manejo adaptativo. En una reciente revisión de la aplicación del manejo adaptativo por parte de diferentes agencias públicas en los Estados Unidos se ha considerado que sigue siendo una opción óptima (Fischman y Ruhl, 2015), aunque limitada más al manejo adaptativo pasivo que al manejo adaptativo activo (para una diferencia entre estas dos opciones, ver Holling, 1978).

Por otro lado, dentro del concepto de manejo adaptativo se propone de manera explícita que una población debe ser sobre-explotada durante un cierto tiempo (Hilborn *et al.*, 1999). Esta conclusión, que parece contradictoria con la sustentabilidad, es otro de los ejes centrales del concepto de manejo adaptativo, el cual lleva ya 40 años de haberse propuesto (Walters y Hilborn, 1976), y que se ha ido instalando progresivamente y con éxito para el manejo de recursos naturales renovables (Holling, 1978; Lubchenko *et al.*, 1991). Hace 10 años Walters (2007) informa que para ese momento ya se habían detectado más de 100 casos de una aplicación formal del manejo adaptativo a diversos tipos de recursos renovables; hoy seguramente ese número sería bastante mayor. Pero ese mismo autor

considera que muchos de esos casos se pueden considerar un fracaso, e identificó que, al menos en el manejo de recursos pesqueros, las principales causas de esos fracasos fueron de naturaleza institucional, y los ha resumido como pertenecientes a tres tipos: (a) la escasez de recursos de fiscalización para el monitoreo que se debe llevar a cabo para para experimentos de explotación a gran escala, (b) la dificultad de los administradores en el área de recursos naturales a admitir la inclusión de la incertidumbre en sus políticas y sus procesos de toma de decisiones, y (c) la falta de liderazgos individuales para encarar e implementar estos complejos programas de manejo. Aun así, el manejo adaptativo se considera como la mejor opción disponible para un manejo sustentable de recursos biológicos en condiciones de alta incertidumbre (Westgate *et al.*, 2013).

En conclusión, en lo que resta de este capítulo sólo se expondrán estrategias de manejo asociadas al manejo adaptativo, el cual a su vez queda restringido sólo a la actividad de extracción.

---

## 1.2. Reglas de extracción como parte del manejo adaptativo

---

En general, las estrategias de manejo basadas en manejo adaptativo –más aún cuando se consideran posibles eventos de extracción del recurso–, deben estimar la densidad poblacional antes de que se realice cualquier extracción.

La Figura 46 muestra cuatro de las reglas más comunes de extracción de recursos naturales renovables, todas ellas expresadas en función del tamaño poblacional,  $N$  (eje x). La Figura 46A muestra una línea horizontal que representa la estrategia basada en la extracción de una proporción constante de individuos, es decir que, independientemente del tamaño de la población, siempre se extrae una proporción fija; ello redundaría en que a mayor tamaño poblacional se extrae un número mayor de individuos. Esta regla de manejo tiene la desventaja de que a niveles poblacionales bajos la extracción puede resultar tanto biológica como económicamente insostenible.

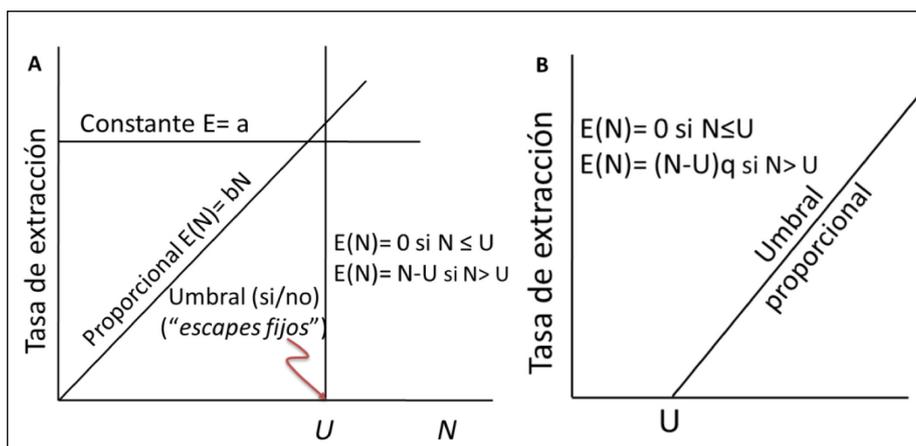


Figura 46. Estrategias de extracción de un recurso natural renovable (ver el texto para su interpretación).

Otra estrategia, la recta oblicua de la Figura 46A, muestra una tasa de extracción que es proporcional a la densidad de la población, es decir, está dada por la fracción  $b$  de la densidad poblacional. Esta regla implica que, aún con una fracción  $b$  constante, a medida que la población es más alta el número de individuos a extraer también se hace mayor y, a la inversa, a medida que la población tiene densidades más bajas el número de individuos a extraerse va reduciendo.

Una tercer regla de extracción, es la de los “umbrales de escapes” (conocida también como regla de escapes fijos o regla *Bang-Bang*). Esta regla de escapes fijos está basada en un principio muy simple: se establece un umbral de extracción (recta vertical con valor  $U$  en el eje  $x$  en la Figura 46A) que representa una especie de tamaño poblacional “pivote”: cuando el tamaño poblacional en el campo supera el tamaño poblacional umbral, la extracción a realizarse es la diferencia entre el tamaño poblacional en el momento de la extracción y el tamaño poblacional umbral. Es decir, se extraen todos los individuos de la población que están por encima del valor de la población umbral.

En términos algebraicos esa regla se expresa simplemente por:

$$E(N) = 0 \text{ si } N \leq U \text{ y } E(N) = N - U \text{ si } N > U$$

donde  $E(N)$  representa el número de individuos a extraerse de una población de tamaño  $N$ , y  $U$  representa la abundancia (o densidad) poblacional umbral. Esta regla se puede aplicar sin riesgo a cualquier densidad poblacional ya que tiene la

propiedad de que si la densidad en un momento dado es igual o inferior a la densidad umbral, la extracción es nula.

En la Figura 46B se muestra una variante de la regla de escapes fijos, originalmente propuesta por Lande *et al.* (1997) y luego mejorada por Lande *et al.* (2001), que se basa en afectar el propio umbral de extracción por un factor de proporcionalidad (el parámetro  $q$ , con un valor entre 0 y 1); es decir, la extracción de la población sigue dependiendo de la relación entre la población antes de la extracción y la población umbral, pero es menor que en el caso de la regla de escapes fijos, ya que no se extrae toda la población que está por encima del umbral, sino una fracción  $q$  de esa población. Se trata de una regla más prudente que se acostumbra a utilizar en los casos de condiciones sumamente inciertas, ya que el factor  $q$  se puede establecer como función de condiciones climáticas o del estado o cantidad de forraje disponible.

El efecto de estos umbrales es el de mantener densidades relativamente estables, y son una especie de garantía contra incertidumbres ambientales y/o económicas. Por otro lado, estas reglas constituyen lo que se denomina reglas con retro-alimentación ya que requieren de las estimaciones poblacionales de campo previas a la extracción misma. De esta forma las reglas de escapes fijos permiten determinar poblaciones umbral que aseguren el uso sustentable del recurso, aún en condiciones climáticas inesperadas o situaciones de furtivismo no cuantificadas. En este sentido, la regla de escapes fijos, es un caso particular del enfoque de manejo adaptativo y es lo más cercano a la aplicación del principio precautorio (Fischman y Ruhl, 2015; acerca de este principio precautorio ver también Tickner *et al.*, 1999).

Por su parte, los criterios para establecer los umbrales son diversos, dependiendo de los intereses y de la finalidad del manejo. Por ejemplo: (a) un criterio de tipo conservacionista es aquel que trata de maximizar la recuperación de la población, lo que generalmente redundaría en poblaciones umbrales más altas, en extracciones más bajas y en poblaciones estables relativamente altas; (b) un criterio de tipo productivista es el que maximiza la producción (i.e. la cantidad de individuos extraídos) y suele llevar a umbrales de escape intermedios; (c) un criterio de tipo

economicista es el que busca la maximización de los beneficios económicos, y que suele resultar en poblaciones estables más bajas; esta consecuencia es particularmente común en países que –como la Argentina en las últimas décadas– por procesos inflacionarios y falta de confianza política tienen tasas de descuento altas (Walters, 1986).

El modelo de manejo desarrollado en esta Tesis no pretende llegar a producir recomendaciones de manejo, sino representar formas posibles de manejo explorando diversas reglas hipotéticas para orientar y abrir opciones y alternativas que permitan en un futuro optimizar el desarrollo de planes de manejo reales para las poblaciones silvestres de guanacos. En base a las virtudes y falencias de los resultados de las estrategias alternativas que aquí se exploran, no sólo se podrá seleccionar en el futuro las estrategias de manejo más adecuadas sino que estos resultados también permitirán identificar las necesidades de completar la recolección de datos que surjan como esenciales para el manejo e investigar los procesos ecológicos más importantes que aún aguardan investigaciones futuras.

Dentro de este marco de referencia se presentarán a continuación dos tipos de modelos de manejo de los guanacos silvestres: uno en el cual los herbívoros dependen de la vegetación pero no influyen sobre ella, y otro en el que la vegetación es dinámica y es afectada por el nivel de carga de los herbívoros. En la sección Metodología se describen ambos tipos de modelos de manejo por separado.

## 2. Metodología

### 2.1. Estimación de la densidad umbral

Los siguientes son los criterios considerados para la selección de la densidad umbral (DU) óptima:

- I. *Tasa de crecimiento máxima.* Una opción muy común, y que tiene mayor peso entre los conservacionistas, es considerar la DU como aquella densidad a la cual la tasa de crecimiento poblacional es máxima. Este

criterio tiene antecedentes en los modelos sin estructura de edades (como el modelo logístico) en los cuales la tasa máxima de crecimiento poblacional corresponde a  $K/2$ . Sin embargo, en poblaciones con estructura de edades y/o marcadas estructuras sociales, como es el caso del guanaco, el valor de la tasa máxima de crecimiento poblacional no siempre coincide con  $K/2$ , e incluso a menudo es superior a ese  $K/2$ .

Para determinar la densidad a cual la tasa de crecimiento poblacional es máxima se procedió de la siguiente manera: (a) se simuló una población que con una densidad inicial sumamente baja ( $1 \text{ guanaco}/\text{km}^2$ ); (b) se asignó a esa población una estructura en clases de edades como la población inicial de guanacos de la estancia Cámeron; (c) se simularon las lluvias en base a tres esquemas (constante anual con una media anual de la Ea. Cámeron, fluctuante con los datos de campo de la Ea. Cámeron, y aleatoria con períodos de sequía), (d) se simuló el crecimiento de la población de guanacos de acuerdo al modelo matricial de tres clases de edad y sólo hembras; (e) se estimó la tasa de crecimiento neta anual como la diferencia entre el tamaño poblacional de un año respecto al anterior, guardándose el valor mayor cada año para obtener el valor máximo. Una vez identificada la densidad a la que ocurre la tasa de crecimiento anual máxima se asigna dicha densidad a la densidad umbral.

- II. *Maximización de la extracción en término de número de animales.* Este criterio consiste en seleccionar aquella DU que maximiza la extracción de animales (en  $\text{guanacos}/\text{km}^2/\text{año}$ ) como un promedio de una serie de años, por lo cual se lo suele identificar como criterio productivista. Se la DU en base a este criterio mediante simulaciones por períodos de 100 años, aunque para la extracción acumulada promedio se utilizaban las extracciones de los últimos 50 años (ya que se consideró que los primeros 50 años era el período de tiempo necesario para que la población se estabilizara). También en este caso se realizaron una cantidad de simulaciones independientes con diferentes valores de DU hasta encontrar el valor de DU que producía el máximo número promedio de guanacos

extraídos por año. Las demás condiciones de las simulaciones eran las mismas que las descritas para el criterio de la tasa de crecimiento máxima.

III. *Maximización de la renta neta económica.* Este criterio consiste en seleccionar aquella DU que maximiza el valor económico neto acumulado y descontado de 20 años de extracción de animales; es decir, al valor monetario neto de la extracción de animales (como diferencia entre costos y beneficios) se aplica una tasa de descuento anual ( $\delta$ ). Dado que no se ha desarrollado un modelo económico junto con el modelo de manejo, se ha utilizado la tasa de descuento anual como un valor constante durante todo el período de simulación, el cual se limitó a 20 años, ya que es el período usual en manejo de recursos renovables cuando se aplican tasas de descuento, particularmente tasas de descuento altas como las de Argentina. El valor monetario neto se estima a partir de la ecuación (Clark, 2010):

$$V = \sum_{t=1}^m \frac{V_t}{(1 + \delta)^t}$$

donde  $V$  es el valor monetario neto y acumulado a lo largo de un período de tiempo  $m$ , y  $\delta$  representa la tasa de descuento. Por la forma de esta ecuación se puede observar que si  $\delta = 0$  el valor futuro se mantiene idéntico al valor actual; por el contrario cuanto más alto el valor de  $\delta$  el valor futuro de un producto tiende a hacerse cada vez menor. La consecuencia es que con tasas de descuento relativamente altas (e.g.  $\delta > 0,05$ ) el mayor beneficio monetario se lograría extrayendo la mayor cantidad posible de guanacos lo más temprano posible.

Para poder seleccionar el valor de la DU óptima a los criterios II y III se recurrió a la herramienta del lenguaje *Glimso* denominada *Muestreo* que permite simular de manera automática muchas veces el mismo modelo, asignando diferentes valores a un parámetro (en este caso la DU); de esta forma se pueden evaluar los valores de los criterios de maximización del modelo de manejo para cada uno de los niveles de la DU “muestreados”. Con esta finalidad se asignaron 35 valores distintos de DU, desde un mínimo de 5 guanacos/km<sup>2</sup> hasta un máximo de 40 guanacos/km<sup>2</sup>, incrementados en valores de uno en uno.

Dentro de este esquema de simulaciones los resultados de las variables de cada criterio se pueden expresar como una función de los distintos valores de la DU; se trasladaron esos resultados a una planilla electrónica donde se identificaron cuáles son los valores de la DU que maximizan cada una de los cuatro criterios del modelo de manejo.

Por otro lado todas estas simulaciones se ejecutaron considerando los posibles efectos que podrían producirse bajo tres tipos de lluvias diferentes:

(i) una lluvia anual constante (en cada año de simulación se mantenía el valor de las precipitaciones anual promedio de lugar analizado),

(ii) una lluvia que fluctuaba anualmente de acuerdo al valor real de la lluvia del lugar analizado, y

(iii) una lluvia que también variaba anualmente de forma aleatoria, en base al modelo de lluvias con sequías en base a los datos de lugar analizado.

Para el caso de las simulaciones de las lluvias como variables aleatorias, se generaron 15 lluvias aleatorias, por cien años, de manera independiente, y los valores resultantes se guardaron como valores anuales fijos en un archivo; posteriormente en las simulaciones de “muestreos” de la variable DU se seleccionó al azar sólo una de esas series de lluvias. Este procedimiento fue necesario ya que para los diferentes “muestreos” de la DU de una simulación era necesario utilizar la misma serie de lluvias de manera que los resultados fueran comparables.

En los planes de manejo no sólo es importante asegurar la sustentabilidad de la población de guanacos sino además observar la estabilidad de la extracción a lo largo de las simulaciones, aún bajo las condiciones de fluctuación climática; para ello se decidió acompañar los cálculos de la extracción promedio de cada densidad umbral por los cálculos de sus desvíos estándar.

---

## 2.2. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias

---

En la Figura 47 se presenta el esquema del modelo de manejo de poblaciones de guanacos utilizado que consta de tres sub-modelos: (a) climático, (b) de dinámica poblacional, y (c) de manejo propiamente dicho.

Este modelo de manejo utiliza el modelo de la dinámica poblacional de los guanacos en el que la capacidad de carga ( $K$ ) está determinada por la productividad primaria neta aérea (PPNA, en kgMS/ha/año) y estimada en base a las lluvias (sección 2.1.1.3 del Capítulo 4); a dicha capacidad de carga se le descuenta la densidad de ovejas (en equivalentes de guanacos; ver sección 2.1.3 del Capítulo 5) para poder obtener la capacidad de carga que queda disponible para los guanacos ( $G/km^2$ ).

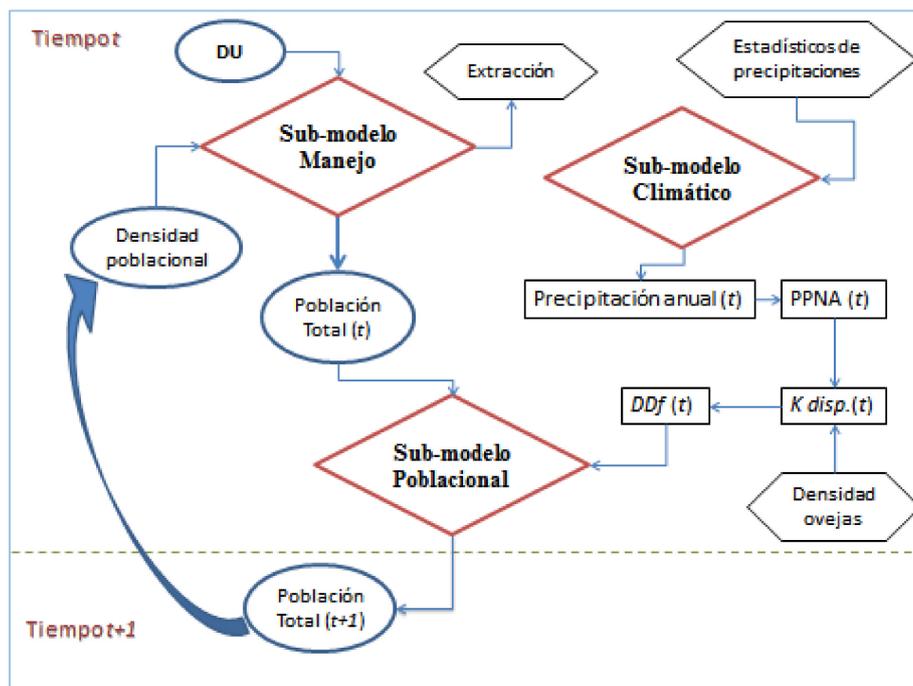


Figura 47. Esquema del modelo de manejo donde la vegetación es determinada por el clima y no es afectada por los herbívoros.  $DU$  indica la densidad umbral de extracción,  $DDf$  es el factor de denso-dependencia,  $K_{disp}(t)$ , es la capacidad de carga disponibles para guanacos (capacidad de carga una vez descontadas las ovejas).

### 2.3. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias y de los herbívoros

En este modelo de manejo se ensamblaron –igual que en el modelo de manejo con PPNA dependiente de las lluvias– los sub-modelos de manejo, climático, y poblacional pero ahora se incluyó el sub-modelo de la dinámica de la vegetación (Capítulo 6).

En la Figura 48 se muestra el esquema de la forma en que quedó ensamblado el modelo de manejo con esta variante de una vegetación dinámica.

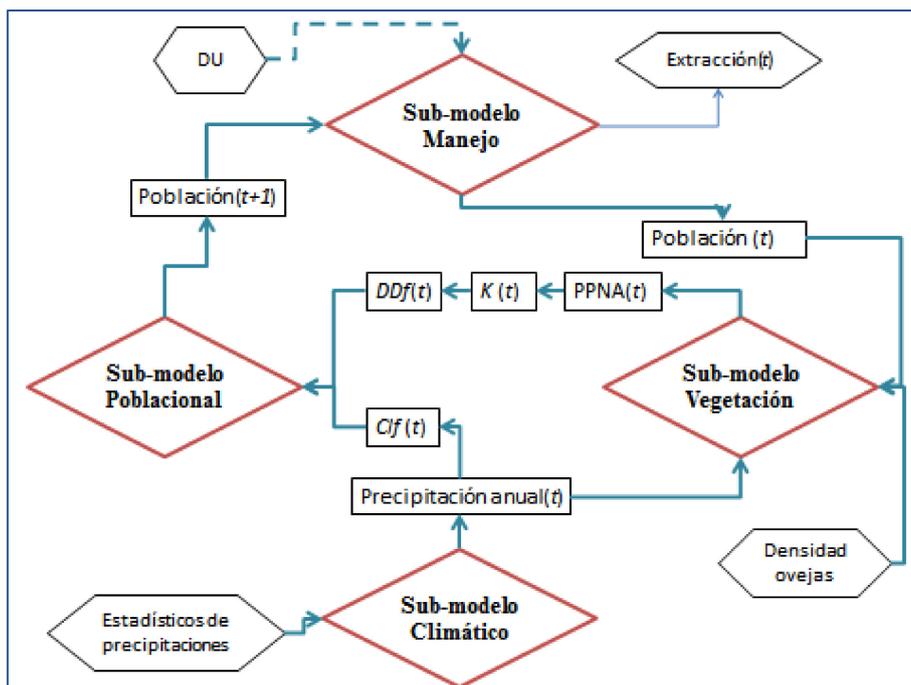


Figura 48. Esquema del funcionamiento del modelo de manejo, con los cuatro sub-modelos interactuando. *DU* indica la densidad umbral de extracción, *DDf* es el factor de denso-dependencia, *Clf*, es el factor climático,  $K(t)$ , es la capacidad de carga disponibles para guanacos (capacidad de carga una vez descontadas las ovejas).

La articulación de los sub-modelos se da de la siguiente manera:

- A partir de un valor inicial de densidad de guanacos se evalúa si se puede realizar una extracción de acuerdo a la regla de escapes fijos.
- Se determina el tipo de distribución de las precipitaciones a simular, en cada año de simulación la precipitación se usa como una entrada en el sub-modelo de la dinámica de vegetación (Capítulo 6), y en el sub-modelo de dinámica poblacional de los guanacos, a través del factor climático (*Clf*), que tiene efecto sobre la fecundidad (Capítulo 5).
- A partir de un valor inicial de densidad de herbívoros (densidad de ovejas y densidad de guanacos post-manejo), y del estado inicial del pastizal el sub-modelo de la dinámica de vegetación identifica la correspondiente probabilidad de transición entre estados y determina el valor del estado final asociado a un valor de PPNA, a partir de este valor de PPNA se estima la *K* total (según el modelo propuesto por Rabinovich *et al.*,1991, Capítulo 4), y luego la *K* disponible para guanacos usada para estimar el factor de denso-dependencia

(*DDf*) que, junto con el *Clf*, se usan en el sub-modelo poblacional como reguladores de la población.

---

#### 2.4. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo

---

Se ha aceptado que los modelos en general pueden llegar a contener errores de diferentes tipos. Aracil (1986) ha propuesto la siguiente clasificación de acuerdo al origen de los errores: 1) errores debidos al cálculo numérico, lo cuales en su mayor parte están ligados a problemas de precisión de los equipos de computación; 2) errores en la estructura del modelo (número y tipo de variables, relación entre variables, y forma funcional de esas relaciones); y 3) errores en los parámetros del modelo y en las condiciones iniciales de las variables. Los errores de tipo (2) son posiblemente los más importantes y para los cuales aún no se disponen adecuados métodos para resolverlos, mientras que para los errores de tipo (3) se disponen actualmente excelentes técnicas para su análisis, una de las cuales constituyen lo que se denomina análisis de sensibilidad.

El análisis de sensibilidad de un modelo es un proceso que consiste en analizar el efecto de variaciones de los valores que toman los parámetros y las condiciones iniciales de las variables sobre el comportamiento de la dinámica representada por el modelo. Esa respuesta del modelo a perturbaciones en sus parámetros y condiciones iniciales permite aumentar nuestra comprensión del comportamiento del modelo (y por ende de su capacidad de representar la realidad para un fin dado) y le confiere una mayor validez al mismo (básicamente porque le confiere una mayor confianza a las predicciones que se pueden realizar con el modelo).

Existen diversos enfoques y métodos para llevar a cabo los análisis de sensibilidad, pero se los puede agrupar en dos tipos básicas: (i) los métodos basados en una detección por filtrado (*screening*) apoyado en técnicas de análisis multivariado, y (ii) los métodos basados en los cálculos de las varianzas de los parámetros y salidas del modelo (Sumner *et al.*, 2012).

Existen varios diseños de *screening* que se han propuesto, pero no se han utilizado en esta Tesis, por lo cual no se han descrito aquí; los interesados pueden

encontrar información sobre ellos en Cotter (1979), Morris (1991), Andres y Hajas, (1993) y Bettonvil y Kleijnen (1997).

Los métodos basados en el análisis de las varianzas y co-varianzas de parámetros y variables de salida se basan en analizar la contribución de los distintos parámetros (después de que se le hayan asignado valores diferentes en base a sucesivas perturbaciones numéricas) a la varianza de las variables de salida del modelo. Uno de esos métodos es el método de *Sobol* (1993; citado en Saltelli *et al.*, 1999), que permite el cálculo de términos de interacción superiores (o global, es decir, con la variación de todos los parámetros simultáneamente) de una manera similar a la de los términos de los efectos principales (o locales, donde cada parámetro es evaluado por separado); en este método cada efecto (local o global) es calculado evaluando una integral multidimensional por el método de Monte Carlo. Un resumen técnico de este método se puede encontrar en Sobol y Levitan (1999).

Para algunos modelos complejos el costo computacional para los análisis de sensibilidad puede llegar a ser muy alto cuando, por ejemplo, cada simulación del modelo (es decir, cada vez que se corre el modelo con un conjunto dado de parámetros) puede llevar un tiempo del orden de uno o varios minutos. Eso es debido a que, en general, para obtener resultados confiables del análisis de sensibilidad es necesario llevar a cabo un número relativamente grande de combinaciones de valores de todos los parámetros de interés, para que así la relación que se establezca entre los valores de los parámetros y las variables de salida sea suficientemente precisa. Ese número de combinaciones, que se denomina *N* o *tamaño del muestreo*, queda determinado por un equilibrio entre esa precisión deseada y el tiempo computacional. Existen varias técnicas para generar muestreos con estas propiedades: el método de Monte Carlo Crudo, el método del Hipercubo Latino, el método de *Sobol* y otros (en Homma y Saltelli, 1995, y en McKay *et al.*, 1979, se comparan las ventajas y desventajas de varios de esos métodos).

En la realización del análisis de sensibilidad global, encontramos a menudo el problema de seleccionar el número de simulaciones requerido para estimar los índices de primer orden o los índices totales con precisión, pero que sean

obtenidos a un costo computacional razonable. El esquema de muestreo de la escalera caracol (*Winding Stairs*) desarrollado por Jansen *et al.* (1994; citado en Chan *et al.*, 2000) proporciona una manera económica para calcular estos índices. La principal ventaja de este método es que reduce el número total de evaluaciones del modelo a más de la mitad del número de simulaciones de todas las combinaciones entre parámetros.

Existen dos maneras de enfocar el análisis de sensibilidad de los modelos de simulación: (i) la de la escuela “local” que analiza los “espacios” de los parámetros (o sea, los diferentes valores que los parámetros pueden asumir) dentro de una cierta “región” (que puede ser grande, pero limitada); es decir, los parámetros se van variando uno a uno, mientras que los que no están siendo modificados se mantienen constantes en sus valores nominales; y (ii) la escuela “global” por la cual la variación de la salida (o sea de los resultados del modelo) se analiza sobre la variación de todos los parámetros simultáneamente, promediándose los efectos sobre las variables de salida no solo de cada factor en sí mismo sino además tomando en cuenta la variación de los otros parámetros (Saltelli *et al.*, 1999).

El *tamaño del muestreo*, queda determinado por la combinación entre el número de parámetros y el número de diferentes valores asignados a cada uno de esos parámetros; su relación está dada por una relación de potencias:  $p^n$ , donde  $p$  representa el número de parámetros y  $n$  el número de valores asignados a cada parámetro; así, con solo 5 parámetros y apenas 10 valores por parámetro tendríamos un N de 9.765.625 combinaciones; con llevar cada parámetro a sólo 20 valores las combinaciones suben a varios miles de millones (exactamente 30.517.578.125), y si usamos 100 posibles valores para cada parámetro se trataría ya de un N de  $7.9^{69}$ . Esto es lo que se ha dado en llamar la “maldición de la dimensionalidad”.

Para el modelo matricial de los guanacos hemos implementado el método de muestreo de *Winding Stairs* para luego aplicar el método de análisis de sensibilidad propuesto por Sobol. Ambos métodos fueron programados en el lenguaje *Glimso*, para facilitar su procesamiento junto al modelo matricial de la dinámica de poblaciones de los guanacos.

El análisis de sensibilidad se instrumentó de la siguiente manera:

- I. Se seleccionaron seis parámetros a ser sometidos al análisis de sensibilidad: los cuatro elementos del modelo poblacional matricial y los dos parámetros de la función de denso-dependencia:
  - a. fecundidad de las hembras adultas (FECHA)
  - b. supervivencia anual de las crías (SUPCH)
  - c. supervivencia anual de las juveniles hembra (SUPHJ)
  - d. supervivencia anual de las adultas hembra (SUPHA), y
  - e. los parámetros  $a$  y  $b$  de la función de denso-dependencia
- II. Se determinó en 50 años el tiempo de simulación de una corrida del modelo, es decir, el tiempo de cada simulación con un juego constante de cada uno de esos seis parámetros. Se observó que ese tiempo para cada simulación de 50 años era del orden de los 20 segundos de computación. Todos estos análisis de sensibilidad se realizaron con las condiciones de la estancia Cámeron.
- III. Se asignó a cada parámetro una distribución uniforme (es decir, valores equi-probables entre un mínimo y un máximo). Esos valores mínimos y máximos fueron:
  - a. FECHA: mínimo= 0,3; máximo= 0,5
  - b. SUPCH: mínimo= 0,5; máximo= 0,75
  - c. SUPHJ: mínimo= 0,6; máximo= 0,9
  - d. SUPHA: mínimo= 0,8; máximo= 0,95
  - e.  $a$ : mínimo= 0,1; máximo= 1,5
  - f.  $b$ : mínimo= 1; máximo= 30

*[Nota: estos análisis se llevaran a cabo con anterioridad al cálculo de los elementos de la matriz por medio del ajuste a modelos matricial considerando la minimización de la suma de los SSE entre población observada y esperada de las clases cría y las clases (juvenil + adultas) combinadas (ver Capítulo 5, sección 4.1.2.1); por este motivo no se usaron los rangos o distribuciones ahora conocidas, pero que son sólo ligeramente diferentes. Por ello, y dado que el análisis de sensibilidad fundamentalmente indica cuál es la importancia relativa de los distintos parámetros,*

se pueden considerar aceptables que las conclusiones de este análisis de sensibilidad.]

- IV. Se eligieron como variables de salida:
- a. La densidad total de la población año por año (guanacos/km<sup>2</sup>),
  - b. Crecimiento poblacional absoluto también año por año

Este análisis de sensibilidad (pasos I a IV) se repitió bajo dos versiones diferentes del modelo poblacional de guanacos: una con las lluvias anuales promedio como constante, y otra instrumentando la variabilidad de las lluvias. En este segundo caso se agregaron dos parámetros más: el promedio de lluvias anuales y su desvío estándar.

El algoritmo instrumentado en el lenguaje *Glimso* y que se ha utilizado para estos análisis de sensibilidad, está basado en el muestreo de *Winding Stairs*, el cual exige que el número de combinaciones diferentes sea un múltiplo del número de parámetros. Por ello se asignaron a cada uno de los seis parámetros 833 valores distintos (redundando en un N de 5000 repeticiones de Monte Carlo) y también 8333 valores distintos (redundando en un N de 50.000 repeticiones de Monte Carlo). Estos ensayos permitieron tener una estimación del tiempo total que insumiría el análisis de sensibilidad.

Con estos análisis de sensibilidad preliminares también fue posible verificar que no hubiera diferencias importantes en los resultados entre un número de combinaciones diferente. Se observó que había una diferencia de cierta importancia entre 5000 y de 50.000 combinaciones, por lo cual se probó con 500.000 y 1.000.000 repeticiones; entre estos dos últimos ensayos no hubo casi diferencias en los resultados de manera que en función de los tiempos de computación disponibles se decidió utilizar entre 500.000 y 1.000.000 repeticiones, que llevaban un total de 6 y de 12 horas de cálculo, respectivamente, utilizando una computadora relativamente rápida.

### 3. Resultados

Luego de verificar que el modelo de simulación de manejo estaba funcionando correctamente (es decir, se confirmó que no había errores de programación), se lo aplicó a una serie de estancias de la Patagonia de las que se habían conseguido los datos necesarios.

En la Tabla 44 se presentan los resultados de la estimación de la capacidad de carga disponible para guanacos ( $K$ ) de cuatro estancias: El Salpu, La Juanelia, La Margarita en el Departamento de Florentino Ameghino (en la Provincia del Chubut), y la estancia Cámeron (Chile).

Tabla 44. Resultados de la estimación de la capacidad de carga disponible para guanacos ( $K$ ) en cuatro estancias en las que se ensayó el modelo de manejo sin dinámica de la vegetación. En todos estos casos se utilizaron valores de lluvia anual promedio constantes en su valor de campo.

	El Salpu	La Juanelia	La Margarita	Cámeron
Área (km <sup>2</sup> )	500	100	275	2000
Densidad de guanacos G/km <sup>2</sup>	2,43	15,3	8,4	2,69
Densidad de ovejas UGO/km <sup>2</sup>	15,5	30,5	21,8	30,0*
Precipitación promedio (mm/año)	250	250	250	369,2
$K$ disponible para guanacos	21,4	12,3	17,6	32,6

\*Este valor de abundancia de ovejas fue corregido con posterioridad al análisis de manejo en base a datos actualizados (Nicolás Soto, comunicación personal). Sin embargo, dado que los siguientes análisis del modelo de manejo se presentan de manera conceptual y **no** con fines de recomendación de extracción, no se volvieron a simular todos los procedimientos para estimar la DU con el valor actualizado de ovejas.

#### 3.1. Estimación de la densidad umbral

##### 3.1.1. Densidad umbral con lluvias constantes

La Figura 49 muestra los resultados para la estancia Cámeron de la extracción anual promedio (línea roja) de los últimos 50 años de los 100 años de simulación para diferentes valores de DU entre 5 y 40 guanacos/km<sup>2</sup> (o G/km<sup>2</sup>) con un “paso” de 1 G/km<sup>2</sup>; se observa que el máximo se obtiene a una DU intermedia; también

que la densidad poblacional proporcional (es decir, el número de guanacos en relación al valor de  $K$ ) aumenta de manera lineal mientras que el factor de denso-dependencia se reduce progresivamente también de manera lineal, indicando que a medida que se extraen animales con DU más altas se mantiene también poblaciones más elevadas (mayor densidad poblacional proporcional) haciendo entrar en acción la función de denso-dependencia.

La Figura 49 para la estancia Cámeron, la DU que maximiza la extracción anual promedio (línea roja) y toma su valor máximo cuando la densidad umbral (DU) es de 22 G/km<sup>2</sup>. También se muestran en la figura los resultados del factor de la función de denso-dependencia ( $Fdelta$ ) promedio (por 50 años) para cada valor de densidad umbral. En la Tabla 45 se presentan los resultados numéricos.

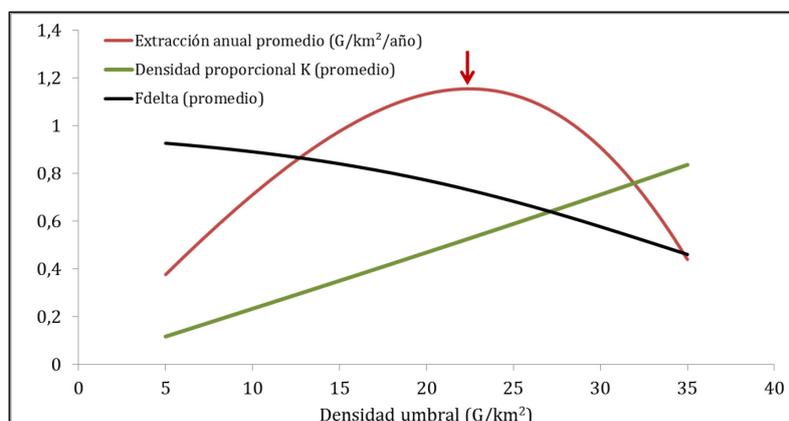


Figura 49. Resultados de la evaluación de los efectos de diferentes valores de densidad umbral para la estancia Cámeron, bajo condiciones de lluvias constantes en su valor anual promedio; utilizando el criterio de maximización la extracción anual promedio (línea roja); factor de denso-dependencia ( $Fdelta$ ), y la población de guanacos, expresada como una proporción del valor de  $K$  (línea verde). La flecha indica la densidad umbral a la que el criterio extracción anual promedio alcanza su valor máximo.

Si bien no se presenta de manera gráfica, con el criterio de la tasa de crecimiento poblacional máxima, se obtuvo un valor de en el caso de la DU de 21,7 G/km<sup>2</sup> (Tabla 46).

La Figura 50 muestra los resultados para la DU óptima que resulta de utilizar un criterio economicista, es decir, cuando el criterio de maximización es el del beneficio económico neto (en US\$) y acumulado en 20 años (se usa la moneda US\$ para no estar obligados en el modelo a considerar aspectos complejos como la

inflación). Para los cálculos económicos se asignó para un valor hipotético de 100 US\$ netos por animal, pero la magnitud de este beneficio neto es a título de ejemplo, y los resultados no se ven afectados si se lo modifica. Los valores de la tasa de descuento utilizados fueron desde cero, hasta 0,25 anual, con incrementos de 0,05 en 0,05, y los valores de DU utilizados estaban entre 10 y 40 G/km<sup>2</sup> con un “paso” de 1 G/km<sup>2</sup>; se observa que con tasas de descuento cero ( $\delta= 0$ ) el máximo se obtiene a la misma DU intermedia de 27 G/km<sup>2</sup>, como en el caso de la extracción anual promedio acumulada (Figura 50). Esto era de esperar ya que con una tasa de descuento cero las diferencias entre ambas variables de maximización es simplemente un factor constante (en este caso los 100 US\$ por animal). Con un  $\delta = 0,05$  la curva registra valores de beneficios inferiores, se “achata” notablemente, con un máximo a una DU de 21 G/km<sup>2</sup> (aunque los valores de los beneficios muestran muy pocas diferencias con sus DU vecinas).

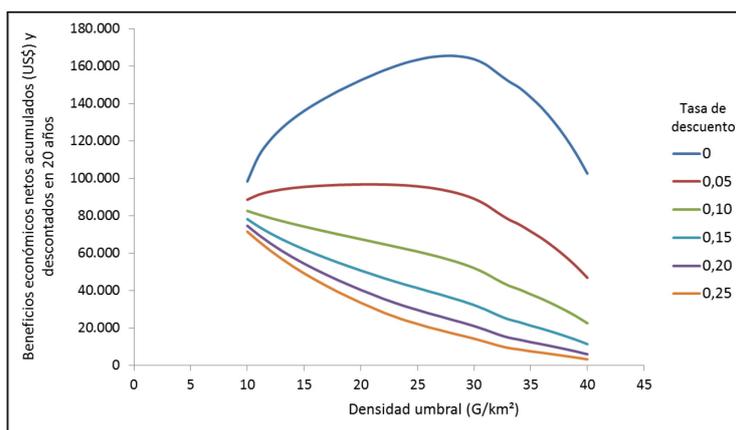


Figura 50. Resultado de los beneficios económicos (acumulados y descontados a 20 años) en base a “muestreos” de varias densidades umbrales en la estancia Cámara. Cada color representa una tasa de descuento cuyo valor está representado en la leyenda en el margen derecho.

Se observa también que cuando la tasa de descuento es superior a 0,05 la selección del umbral de escape es siempre el mínimo de todos los valores de DU asignado en los muestreos. Densidades umbrales tan bajas llevan a una condición estable pero con poblaciones de guanacos cada vez menores, lo que confirma una regla bio-económica muy reconocida que a altas tasas de descuento el recurso renovable tiende a desaparecer (Clark, 2010) cuando la tasa de descuento es superior a la tasa de crecimiento intrínseco de la población (algo común con tasas de descuento  $\delta > 0,05$ ).

### 3.1.2. Densidad umbral con lluvias variables

La DU correspondiente a la maximización del criterio “extracción anual promedio” y utilizando los datos reales de precipitación anual de la estancia Cámeron resultó en el mismo valor de densidad umbral (DU) que para lluvias constantes (22 G/km<sup>2</sup>). Por ello no se muestra gráficamente.

### 3.1.3. Densidad umbral con lluvias aleatorias

La Figura 51 muestra los resultados similares a los anteriores pero promediados para 15 series de lluvias aleatorias que simulan eventos de sequía, utilizando el criterio de la maximización de la extracción anual promedio. También se muestran los resultados de *Fdelta* (el factor de la función de denso-dependencia) promedio para cada valor de densidad umbral.

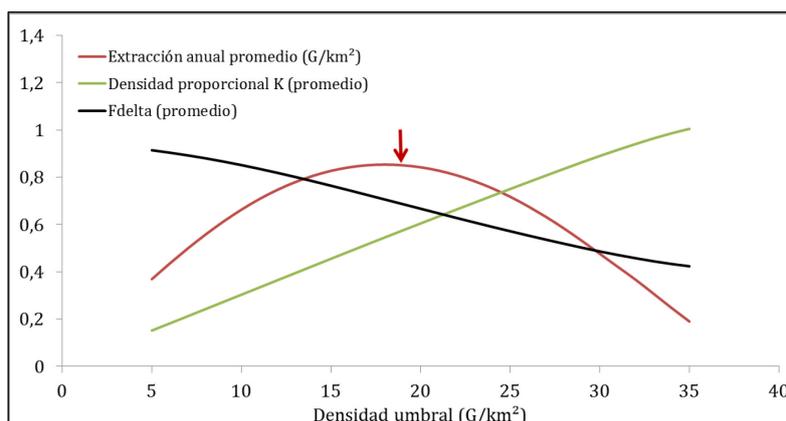


Figura 51. Resultados e interpretación similares a los de la Figura 49 para la estancia Cámeron pero bajo condiciones de lluvias anuales aleatorias que simulan eventos de sequía en función de las estadísticas de campo. La flecha indica la densidad umbral óptima para el criterio de extracción promedio.

### 3.1.4. Análisis comparativo de los resultados de la selección de la densidad umbral

#### 3.1.4.1. Densidades umbrales para la estancia Cámeron (Chile)

La Tabla 45 resume los resultados de las estimaciones de la DU, para la estancia Cámeron, usando como criterio la maximización de la extracción anual promedio correspondiente a los últimos 50 de los 100 años de simulación. *Fdelta* es el factor

de la función de denso-dependencia. Los tipos de lluvias utilizados fueron: (1) lluvia anual constante, en la que todos los años de simulación se mantuvo el valor promedio de 100 años de lluvias para la estancia Cámeron; (2) lluvia anual variable, en la que a cada año se le asignó la correspondiente precipitación anual de la serie histórica de 100 años (i.e. el valor real de la lluvia anual medida, o estimada, en la estancia Cámeron), y (3) lluvias aleatorias con sequía, en las estadísticas de lluvias de la estancia Cámeron.

Tabla 45. Valores óptimos de la densidad umbral (DU, en guanacos/km<sup>2</sup>) usando como criterio de maximización la extracción promedio (en guanacos/km<sup>2</sup>). *Dens.prop.K* es la relación de entre la densidad poblacional y K promedio del período de simulación. El promedio se estima considerando los últimos 50 de los 100 años de simulación. *Fdelta* es el factor de la función de denso-dependencia. Ver en el texto la descripción de las condiciones de precipitación. DE representa el desvío estándar.

<i>Criterio de maximización: extracción anual promedio (en guanacos/km<sup>2</sup>/año)</i>				
Variable	Tipos de lluvias			
	Lluvia anual constante	Lluvia anual variable	Lluvias aleatorias con sequía	
			Media	DE
Densidad umbral óptima	22	22	18	1,07
Extracción anual promedio	1,2	1,2	0,9	0,05
<i>Dens.Prop. K</i> promedio	0,5	0,5	0,5	0,02
Valor del <i>Fdelta</i> promedio	0,7	0,7	0,7	0,01

Son varios los aspectos de interés a destacar de estos resultados:

(i) hay efectos combinados (es decir una interacción) entre la variabilidad de las lluvias y el criterio de selección de la DU. Así, por ejemplo, cuando el criterio de maximización es la extracción promedio, bajo condiciones de lluvias variables la DU es la misma (22 G/km<sup>2</sup>) que la DU bajo condiciones de lluvias constantes. Sin embargo se observa que bajo condiciones de lluvias aleatorias con sequía la DU es menor (18 G/km<sup>2</sup>) que la correspondiente DU de las lluvias constantes y de las lluvias variables históricas.

(ii) las DU oscilan entre 18 y 22 G/km<sup>2</sup> (Tabla 45). Estos valores representan aproximadamente el 63 % del valor de la capacidad de carga disponible para los guanacos de esta estancia, que es de 32 G/km<sup>2</sup> bajo lluvias constantes (la *K*

estimada a partir del modelo propuesto por Rabinovich *et al.* (1991, ver Capítulo 4 sección 2.2.1), usando in CF= 0,2 es de 50,8 G/km<sup>2</sup>, y considerando una densidad de ovejas máxima de 30 ovejas/km<sup>2</sup> o su equivalente en unidades de guanacos 18,7 G/km<sup>2</sup>, *K* disponible para guanacos 32 G/km<sup>2</sup>). Con lluvias variables de campo la *K* promedio en el modelo es algo mayor (35 G/km<sup>2</sup>), con lo cual las DU representan aproximadamente el 60 % del valor de esa capacidad de carga disponible para los guanacos. Por último, con lluvias aleatorias la *K* promedio es similar al de las lluvias constantes (aproximadamente 31 G/km<sup>2</sup>), con lo cual las DU representan aproximadamente el 65% del valor de la capacidad de carga disponible para los guanacos.

La Tabla 46 es similar a la Tabla 45 pero mostrando los resultados obtenidos considerando como criterio para establecer la densidad umbral aquella densidad a la cual la tasa de crecimiento poblacional es máxima. En este caso sólo se presentan los resultados para la lluvia anual constante y la lluvia anual variable ya que en el caso de las lluvias aleatorias con sequía la variabilidad en la capacidad de carga disponible para los guanacos es tan grande que las tasas de crecimiento poblacionales no constituyeron indicadores que tengan sentido para poner de relieve la densidad poblacional a la que la tasa de crecimiento poblacional es máxima.

Tabla 46. Densidades umbrales (DU) óptimas para la estancia Cámeron determinadas por la densidad a la que la tasa de crecimiento poblacional se hace máxima, tanto para lluvias constantes como lluvias variables como medias anuales históricas, junto a los valores promedio que asumen algunas variables indicadoras de interés.

<i>Criterio de maximización: tasa de crecimiento poblacional</i>		
Variable	Lluvia anual constante	Lluvia anual variable
Densidad umbral óptima	21,7	28,3
Crecimiento poblacional neto	1,21	2,86
<i>Dens. Prop. K</i> promedio	0,32	0,31
Valor del <i>Fdelta</i> promedio	0,82	0,82

### 3.1.4.2. Densidades umbrales para las estancias del Dpto. Florentino Ameghino (Chubut)

Con el objetivo de comparar los resultados obtenidos de la DU bajo diferentes condiciones ambientales (climáticas, densidad de ovejas, densidades de guanacos, etc.), se aplicó la misma metodología a las tres estancias del Departamento Florentino Ameghino, Provincia del Chubut.

No se presentan aquí todos los resultados gráficos, pues son similares a los de la estancia Cámeron, pero en la Tabla 47 se resumen los principales resultados de los estimados de la DU en función de los distintos criterios utilizados, se presenta también la relación porcentual entre DU y  $K$ , y entre DU y  $K/2$ .

Tabla 47. Densidades umbrales obtenidas bajo la condición de lluvias anuales constantes de tres estancias del departamento de Florentino Ameghino (Chubut). Los criterios utilizados son: DU como la densidad a la que se da la tasa máxima de crecimiento poblacional y la maximización de la extracción promedio en 20 años (guanacos/km<sup>2</sup>). Se presenta también la relación porcentual entre DU y  $K$ , y entre DU y  $K/2$ , el signo (-) indica si la DU está por encima o por debajo de  $K$  o de  $K/2$ .

Lluvias constantes	Criterio de selección de la DU	
Estancia El Salpu ( $K$ disponible para guanacos= 21,3 G/km <sup>2</sup> )	Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	12,6	12,0
DU como % por debajo del $K$ disponible	-40,8	-43,7
DU como % por encima del $K$ disponible/2	18,3	12,7
	Criterio de selección de la DU	
Estancia La Margarita ( $K$ disponible para guanacos= 17,5 G/km <sup>2</sup> )	Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	9,95	10
DU como % por debajo del $K$ disponible	-43,1	-42,9
DU como % por encima del $K$ disponible/2	13,8	14,3
	Criterio de selección de la DU	
Estancia La Juanelia ( $K$ disponible para guanacos= 12,2 G/km <sup>2</sup> )	Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	7,1	7,0
DU como % por debajo del $K$ disponible	-41,8	-42,6
DU como % por encima del $K$ disponible/2	16,4	14,8

Tabla 48. Igual que para la Tabla 47, pero con lluvias variables históricas.

Lluvias variables históricas		Criterio de selección de la DU	
Estancia El Salpu (K disponible para guanacos= 21,3 G/km <sup>2</sup> )		Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )		18,7	11,0
DU como % por debajo del K disponible		-12,2	-48,4
DU como % por encima del K disponible/2		75,6	3,3
		Criterio de selección de la DU	
Estancia La Margarita (K disponible para guanacos= 17,5 G/km <sup>2</sup> )		Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )		15,0	9,0
DU como % por debajo del K disponible		-14,3	-48,6
DU como % por encima del K disponible/2		71,4	2,9
		Criterio de selección de la DU	
Estancia La Juanelia (K disponible para guanacos= 12,2 G/km <sup>2</sup> )		Tasa de crecimiento poblacional	Extracción anual promedio
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )		9,7	7
DU como % por debajo del K disponible		-20,5	-42,6
DU como % por encima del K disponible/2		59,0	14,8

Tabla 49. Igual que para la Tabla 47, pero con lluvias aleatorias con sequía (como promedio de 15 series temporales de lluvias simuladas independientemente). En este caso solo se considera el criterio extractivista (extracción anual promedio), no se ha estimado la DU como la densidad a la que se da la tasa máxima de crecimiento poblacional, ya que carece de sentido para lluvias aleatorias.

Estancia El Salpu (K disponible para guanacos= 21,3 G/km <sup>2</sup> )	
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	8,7
DU como % por debajo del K disponible	-59,2
DU como % por encima del K disponible/2	-18,3
Estancia La Margarita (K disponible para guanacos= 17,5 G/km <sup>2</sup> )	
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	7,1
DU como % por debajo del K disponible	-59,4
DU como % por encima del K disponible/2	-18,9
Estancia La Juanelia (K disponible para guanacos= 12,2 G/km <sup>2</sup> )	
Densidad umbral (DU)(G/km <sup>2</sup> )	5,3
DU como % por debajo del K disponible	-56,6
DU como % por encima del K disponible/2	-13,1

De las Tabla 47, 48 y 49 se observa que en general el criterio de extracción anual promedio lleva a la selección de una densidad umbral (DU) más bajas que el criterio de tasa máxima en términos de los indicadores de la DU expresada como el porcentaje por debajo del  $K$  disponible, y de la DU expresada como un porcentaje por encima del  $K$  disponible/2. Se considera adecuado tomar estos indicadores y usar como criterio para determinar la DU el criterio de tasa máxima, ya que en cierta forma constituyen una garantía para mantener las poblaciones de guanacos en niveles cercanos a su máxima capacidad de recuperación luego de una extracción.

En la Tabla 49 en dónde se consideran lluvias variables aleatorias (con sequía), se puede observar en el caso de la estancia La Juanelia, la DU umbral no solo está por encima de la densidad correspondiente al  $K/2$ , sino que también está por encima del  $K$  promedio disponible para guanacos; esto de cierta forma pone en alerta que estamos frente a una situación *llamativa*, lo que podría deberse a que la  $K$  disponible para guanacos en estas condiciones (lluvias aleatorias) es sumamente baja, i.e. la densidad de ovejas es tal que no deja  $K$  disponible para guanacos. Para esta misma estancia se obtiene que la DU umbral con lluvia variables (Tabla 48) es menor con el criterio de tasa máxima que con criterio de maximizar la extracción promedio en 20 año de simulación, lo cual es también es un indicador de una situación *llamativa* en esa estancia.

De los tres criterios analizados se considera que el de la densidad a la que se da la tasa máxima de crecimiento poblacional sería la más adecuada, ya que trata de mantener poblaciones saludables y al mismo tiempo que permite un aprovechamiento de los guanacos silvestres. Como criterio de población saludable se considera uno relativamente exigente desde el punto de vista de la conservación de la vida silvestre: que la población estable durante el período de manejo sea cercana o superior al 50% de la capacidad de carga (i.e.  $K/2$ ).

### 3.1.5. Análisis de la estabilidad de la extracción

Los resultados del análisis de la estabilidad de la extracción para la estancia Cámeron (Chile) se muestran en forma gráfica para visualizar relación –para cada

DU- entre el valor promedio de extracción y su respectivo desvío estándar (Figura 52). La Figura 53 muestra una gráfica similar para la estancia La Margarita; no se presentan los resultados para las estancias La Juanelia y El Salpu ya que fueron sumamente parecidos.

En la Figura 52 se muestran los resultados bajo la condición de lluvias aleatorias con sequía en la estancia Cámeron; se ha identificado la densidad umbral (DU) obtenida como resultado de aplicar el criterio extracción anual promedio, y su correspondiente valor de extracción promedio de guanacos por año. Los demás puntos de la gráfica corresponden a los otros valores que no maximizan la extracción (son los DU que van desde 1 G/km<sup>2</sup> hasta 30 G/km<sup>2</sup>, de izquierda a derecha). La Figura 53 muestra esos mismos resultados para la estancia La Margarita (Chubut).

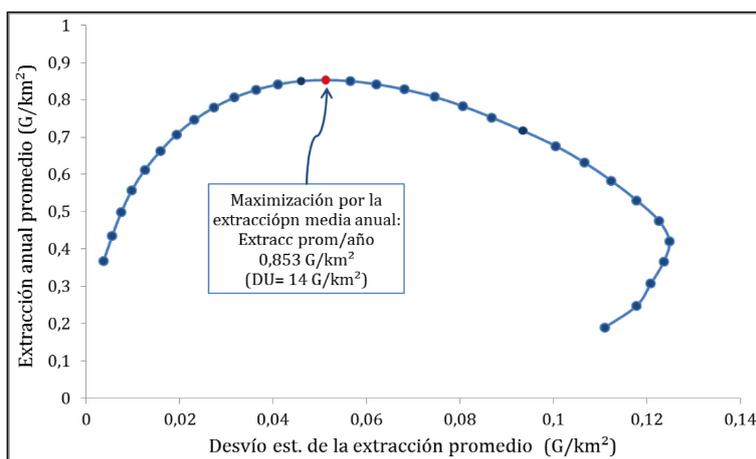


Figura 52. Extracción anual promedio de guanacos y su correspondiente desvío estándar, bajo la condición de lluvias aleatorias con sequía, en la estancia Cámeron. Ver texto para la interpretación de la gráfica.

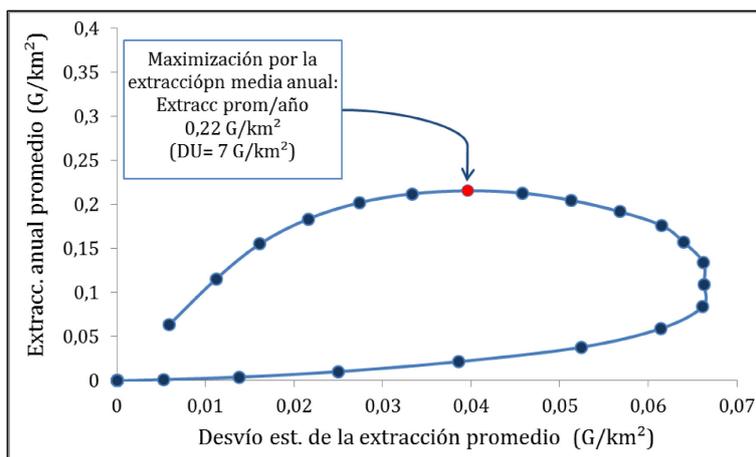


Figura 53. Extracción anual promedio de guanacos y su correspondiente desvío estándar, bajo la condición de lluvias aleatorias con sequía, en la estancia La Margarita. Ver texto para la interpretación de la gráfica.

En ambas figuras (52 y 53) se observa el siguiente patrón: la extracción anual promedio de guanacos a densidades umbrales (DU) bajas (los puntos más hacia la izquierda) tiene una menor variabilidad; a medida que aumenta la DU también aumenta la extracción promedio, pero también lo hace su correspondiente desvío estándar. Para densidades umbrales mayores que la que produce el máximo de extracción comienza una reducción en la extracción promedio de guanacos, pero acompañada por un creciente aumento del desvío estándar, hasta un cierto punto, en que umbrales de escape aún mayores, si bien producen desvíos estándar menores, el número promedio de guanacos extraídos es casi nulo.

Adicionalmente resultó de interés buscar algún patrón común entre las condiciones de las diferentes estancias, en relación al manejo bajo la regla de escapes fijos. Con dicho fin se resumen los valores encontrados en las Tablas 47, 48 y 49 pero convertidos en valores expresados en términos de la proporción en que cada densidad umbral representa de la capacidad de carga  $K$ . Dado que con lluvias variables dicha capacidad de carga es difícil de predecir y sumamente variables, se utilizó como punto de referencia de la receptividad del ambiente los valores de la capacidad de carga bajo las condiciones de lluvias constantes, obtenidos por el métodos propuesto por Rabinovich *et al.*, 1991 (Capítulo 4, sección 3.2.1). Los resultados se muestran en la Tabla 50.

Tabla 50. Densidades umbrales obtenidos con cada condición de lluvias y para cada estancia, expresadas como una proporción de la *K* disponibles para los guanacos de cada estancia (descontado la capacidad de carga ocupada por el ganado ovino). Los valores del *K* son: El Salpu  $K = 21,3 \text{ G/km}^2$ , La Margarita  $K = 17,5 \text{ G/km}^2$ , La Juanelia  $K = 12,2 \text{ G/km}^2$  y Cámeron  $K = 32 \text{ G/km}^2$ .

Densidad umbral como proporción del <i>K</i> disponible	
Criterio de selección de la DU óptima	Tasa máxima
<b>Condición: lluvias constantes</b>	
Estancia El Salpu	0,61
Estancia La Margarita	0,57
Estancia La Juanelia	0,57
Estancia Cámeron	0,69
Promedio entre estancias	<b>0,61</b>
<b>Condición: lluvias variables (históricas)</b>	
Estancia El Salpu	0,86
Estancia La Margarita	0,86
Estancia La Juanelia	0,82
Estancia Cámeron	0,78
Promedio entre estancias	<b>0,83</b>

A grandes rasgos se puede plantear como conclusión que en el caso de lluvias constantes las densidades umbrales óptimas tienen valores del orden del 60 % de la capacidad de carga disponible para los guanacos; y que para lluvias variables es proporción está entre el 80% de la capacidad de carga disponible para los guanacos.

### 3.1.6. Aplicación de la DU en la regla de escapes fijos a las estancias analizadas

A continuación se presentan de manera sintética las características del manejo a través de varios indicadores que se han considerado como importantes como resultado de las reglas de manejo (en términos de extracción) y descriptivas del estado de las poblaciones de guanacos.

La Tabla 51 muestra los resultados obtenidos para la estancia Cámeron y se comentan los resultados obtenidos para las otras estancias; las correspondientes tablas con los resultados detallados se presentan en el Apéndice 14. En todas las tablas se muestran los tres regímenes de lluvia analizados, la condición sin cosecha

y la de la cosecha, para las densidades umbrales según criterio de tasa máxima de crecimiento poblacional.

Se pone en evidencia cual sería para cada caso el primer año de cosecha y la cantidad de años de extracción que se pudieron realizar en 20 años de manejo. Se presentan luego la densidad poblacional promedio y esa misma densidad expresada como una proporción de la capacidad de carga disponible para los guanacos ( $KDispGua$ ), ambas con su coeficiente de variación; se presenta a continuación la extracción (en promedio anual y su coeficiente de variación, y también como la poblacional acumulada en 20 años). Finalmente el factor de denso-dependencia (también como promedio y coeficiente de variación) como indicador de los procesos de mortalidad natural (menor el valor de dicho factor, mayor la intensidad de la denso-dependencia).

Otro factor que incide de manera importante en estos resultados es la densidad actual (i.e. densidad previa a la extracción) de la población de guanacos de cada estancia, así como su relación con la capacidad de carga disponible para los guanacos. Para el caso de la estancia Cámeron (Tabla 51) se utilizó como estimación de la densidad actual para las simulaciones de extracción anual un promedio de las densidades de los últimos 5 años. Bajo esas condiciones se observa que en todos los casos es posible llevar a cabo una extracción todos los años comenzando por el primer año de simulación para  $DU = 22 \text{ G/km}^2$ , y por el tercer año de simulación para  $DU = 28 \text{ G/km}^2$  (excepto para lluvias aleatorias con sequía -ver observación al final del párrafo anterior- en que también la cosecha se puede iniciar en el primer año).

En algunos casos como en la estancia El Salpu (Tabla A9 del Apéndice 14), la densidad actual de guanacos es muy baja ( $2,43 \text{ G/km}^2$ ) como para realizar extracción alguna en el período de 20 años, a ninguno de los dos valores ensayados de densidad umbral.

El caso de la estancia Las Margarita (Tabla A10 del Apéndice 14), partiendo de su densidad actual ( $8,4 \text{ G/km}^2$ ), la extracción de guanacos sólo sería factible asumiendo un régimen de lluvias constante (es decir, sin variabilidad a lo largo del tiempo); al incorporar la variabilidad en la precipitación (ya sea tanto de manera

histórica como de manera aleatoria con sequías) la extracción de animales ya no es posible.

Finalmente, en el caso de la estancia La Juanelia (Tabla A11 del Apéndice 14) ocurre una situación *curiosa*, ya que con lluvias anuales constantes solo se podría haber realizado extracciones con una  $DU= 7 \text{ G/km}^2$ , pero no con una  $DU= 16 \text{ G/km}^2$ , aunque con lluvias variables se podrían haber extraído guanacos a ambas densidades umbrales.

Tabla 51. Resultados de la aplicación de las reglas de manejo a la estancia Cámeron (Chile), con simulaciones de 20 años. El valor de la  $K$  es Cámeron  $K= 32 \text{ G/km}^2$ .

Estancia Cámeron	Lluvias anuales constantes			Lluvias variables históricas			Lluvias aleatorias con sequía		
	Sin cos.	DU= 22	DU= 28	Sin cos.	DU= 22	DU= 28	Sin cos.	DU= 22	DU= 28
Año de la 1ra cosecha	-	1	3	-	1	3	-	1	1
Años de cosecha en 20 años de manejo	-	20	13	-	20	13	-	18	14
Densidad poblacional (promedio)	33,9	23,2	28,5	31,9	23,2	28,5	32,9	23,1	28,4
Densidad poblacional (CV%)	9,1	4,1	1,3	11,7	3,9	4,2	103	6,8	5,6
Densidad proporcional al $K$ (promedio)	0,8	0,5	0,7	0,8	0,6	0,7	0,8	0,5	0,7
Densidad proporcional al $K$ (CV %)	10,8	32,1	4,3	21,1	24,2	22,6	39,5	38,6	39,4
Extracción en densidad ( $\text{G/km}^2/\text{año}$ ) (promedio)	-	1,4	0,9	-	1,2	0,8	-	1,3	0,9
Extracción en densidad ( $\text{G/km}^2/\text{año}$ ) (CV %)	-	70,5	26,2	-	71,5	108,8	-	100,4	89,5
Extracción poblacional acumulada en 20 años	-	54.406	37.956	-	49.724	31.049	-	51.306	35.257
Factor de denso-dependencia (promedio)	0,5	0,7	0,6	0,5	0,7	0,6	0,5	0,7	0,6
Factor de denso-dependencia (CV %)	15,9	2,4	1,4	28,8	15,2	23,4	40,3	23,8	33,5

3.2. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias

En la Figura 54 se presentan los resultados obtenidos de diferentes ensayos de simulación bajo dos condiciones de lluvias (lluvias constantes y lluvias aleatorias con sequía) y tres condiciones de manejo: sin extracción y con extracción y dos valores de DU (22 y 28 G/km<sup>2</sup>).

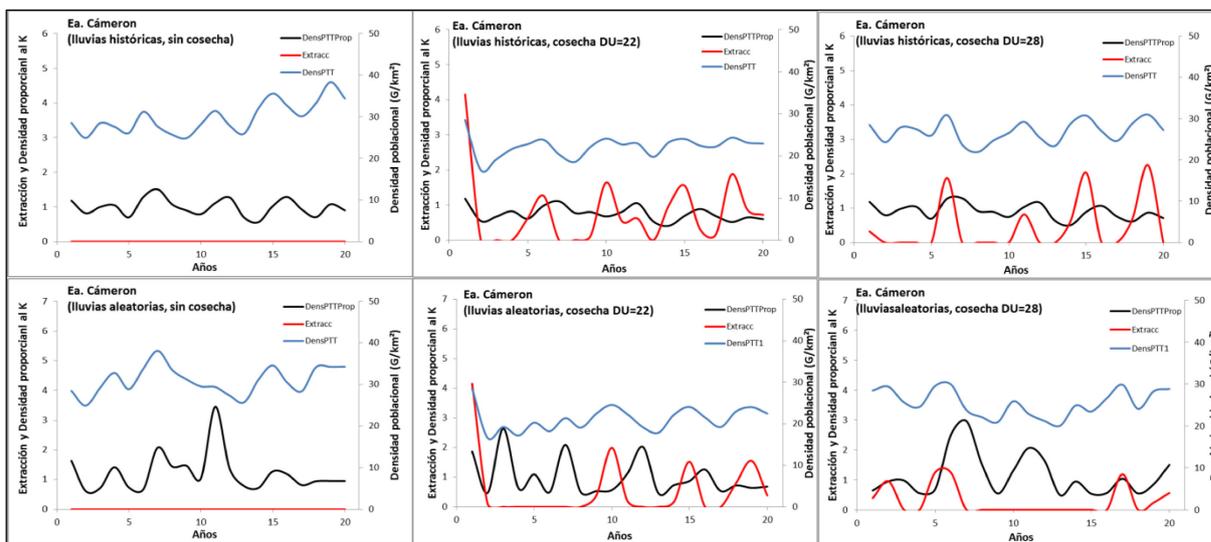


Figura 54. Resultados de seis ensayos de simulaciones a 20 años, de las poblaciones de guanaco de la estancia Cámeron, para dos tipos de lluvias y tres condiciones de manejos (sin cosecha, con cosecha y DU=22 G/km<sup>2</sup> y con DU=28 G/km<sup>2</sup>).

En la Figura 55 se muestran los resultados de dos simulaciones a 20 años con lluvias aleatorias con sequía y con eventos de cosecha para la estancia La Margarita (gráfica izquierda) y La Juanelia (gráfica derecha), se consideró una DU de 10 y de 7 G/km<sup>2</sup>, respectivamente.

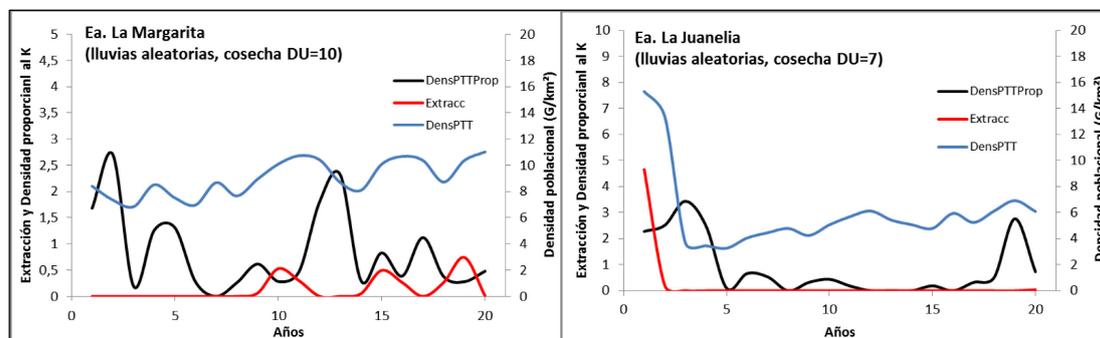


Figura 55. Resultados de dos simulaciones a 20 años con lluvias aleatorias con sequía y con eventos de cosecha para la estancia La Margarita (gráfica izquierda) y La Juanelia (gráfica derecha).

### 3.3. Modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias y de los herbívoros

*[Nota: los análisis sobre la densidad umbral y los análisis de sensibilidad del modelo de manejo se llevaron a cabo solo para el modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias]*

A continuación se muestran los resultados de simulaciones del modelo de manejo, en el cual están los tres sub-modelos ensamblados junto con los posibles eventos de extracción de guanacos. Las simulaciones se realizaron bajo diferentes densidad iniciales hipotéticas de cada herbívoro para evaluar el comportamiento del modelo y sus efectos sobre los posibles eventos de extracción.

En todas las simulaciones las lluvias se consideran variables aleatorias con distribución gamma. Dentro de los 2000 km<sup>2</sup> de la estancia Cámeron, se asignó el siguiente porcentaje de cada tipo de vegetación: 10% de mallines, 40% de estepa arbustiva-graminosa y 50% de estepa graminosa (*Festuca* sp). El estado inicial de los tres tipos es de 2 (Capítulo 6).

El valor de la densidad umbral (DU) se debería estimar para cada tipo de comunidad, pero como no se procedió a estimar las DU óptimas, se asignó a la DU el equivalente al 70% de la *K* disponible para guanacos. Se consideró este porcentaje como un valor intermedio obtenido en la Tabla 50 para un criterio de tasa de crecimiento poblacional máxima. Debe tenerse presente que éste no es más que un valor arbitrario usado para llevar a cabo una simulación con eventos de extracción y evaluar el funcionamiento global del modelo de manejo donde la vegetación es dinámica, es decir, la productividad primaria depende no sólo de las lluvias sino también de la densidad de los herbívoros.

En la Figura 56 se muestra el comportamiento del modelo de manejo bajo las siguientes condiciones iniciales: sin ovejas (cero UGO/ha) que se mantuvo constante en todo el período de simulación, y una densidad inicial de guanacos de 0,1 G/ha (varía anualmente en función del sub-modelo de dinámica poblacional). Como las lluvias son aleatorias, se muestran los resultados de cuatro simulaciones independientes pero con exactamente las mismas condiciones. La extracción

acumulada, promediando los cuatro ensayos, fue de 114.809 guanacos durante los 100 años de simulación.

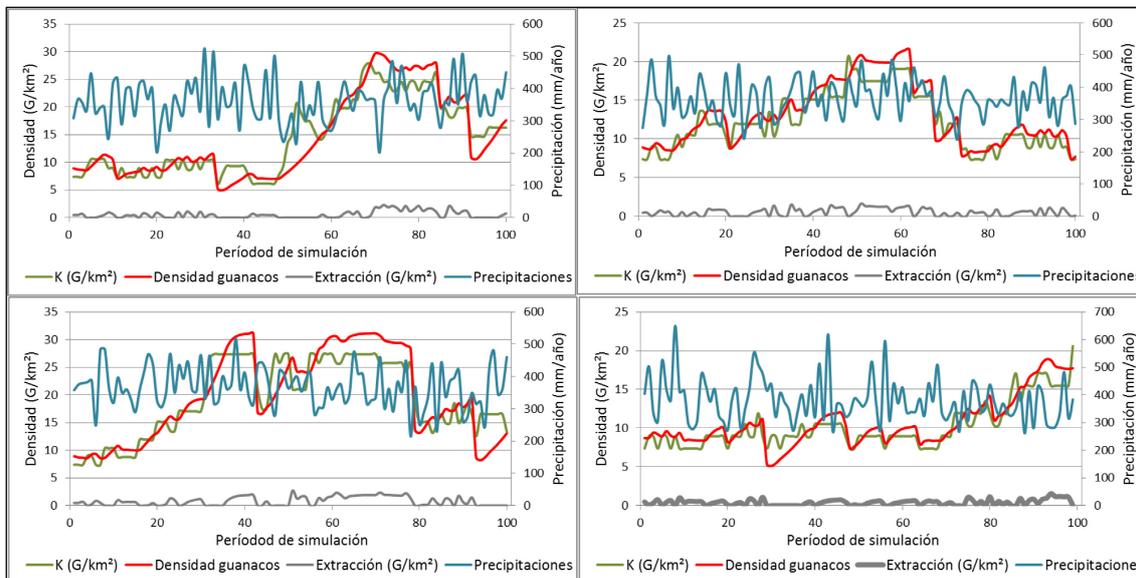


Figura 56. Resultados de cuatro simulaciones del modelo de manejo con la vegetación dinámica, y bajo iguales condiciones iniciales (ver texto), con lluvias aleatorias con distribución gamma. La densidad inicial de guanacos es de 0,1 G/ha y de ovejas es de 0 UGO/ha. Extracción acumulada promedio = 114.809 guanacos.

En la Figura 57 muestra los resultados de cuatro simulaciones del modelo de manejo con iguales condiciones iniciales: lluvias aleatorias con distribución gama, con una densidad inicial de ovejas de 0,1 UGO/ha (constante en todo el período de simulación) y una densidad inicial de guanacos de 0,1 G/ha (varía anualmente en función del sub-modelo de dinámica poblacional). La extracción acumulada, promediando los cuatro ensayos, fue de 23.414 guanacos durante los 100 años de simulación.

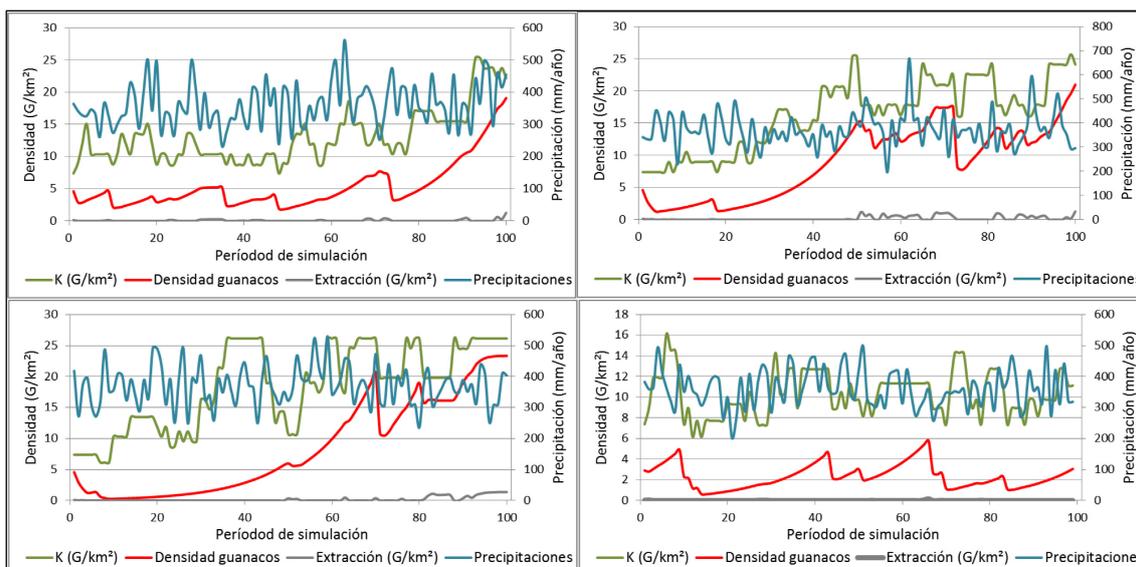


Figura 57. Resultados de cuatro simulaciones del modelo de manejo con la vegetación dinámica, y bajo iguales condiciones iniciales (ver texto), con lluvias aleatorias con distribución gamma. La densidad inicial de guanacos es de 0,1 G/ha y de ovejas es de 0,1 UGO/ha. Extracción acumulada promedio = 23.414 guanacos.

En la Figura 58 es igual a las dos anteriores pero con una densidad inicial de ovejas de 0,2 UGO/ha (constante en todo el período de simulación). La extracción acumulada, promediando los cuatro ensayos, fue de cero guanacos durante los 100 años de simulación.

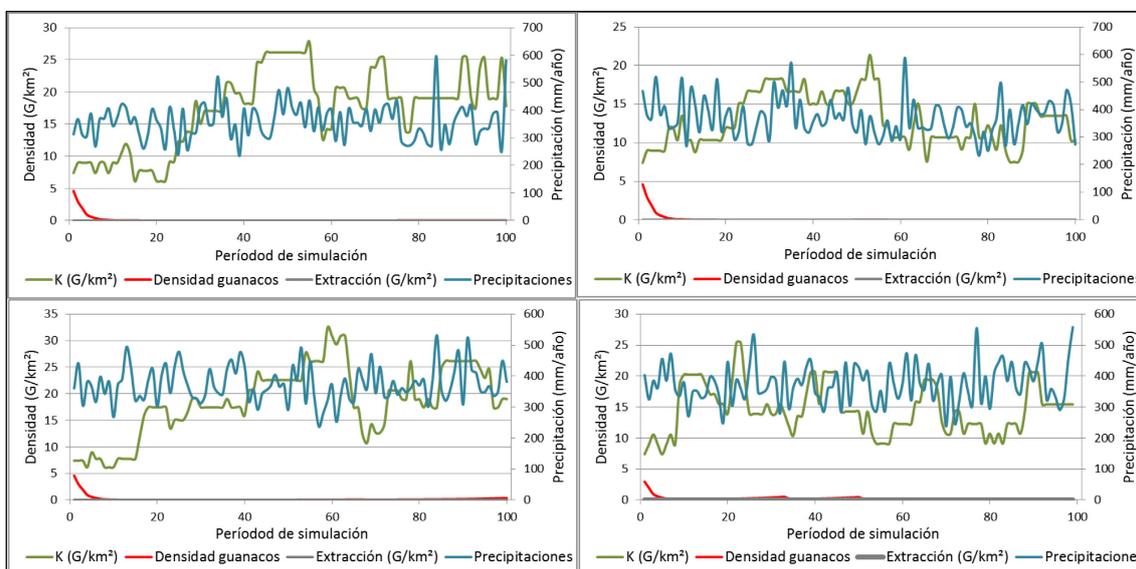


Figura 58. Resultados de cuatro simulaciones del modelo de manejo bajo igual condiciones iniciales (ver texto). La densidad inicial de guanacos es de 0,1 G/ha y de ovejas es de 0,2 UGO/ha. Extracción acumulada promedio = 0 guanacos.

Se puede ver como a densidades altas de oveja, la densidad de guanacos decrece notoriamente hasta alcanzar niveles prácticamente de 0 G/ha, con lo cual las extracciones de guanacos también se hace 0.

Finalmente, en la Figura 59 se muestra el comportamiento del mismo modelo de manejo con densidad inicial de ovejas 0 UGO/ha (constante en todo el período de simulación), pero con una densidad inicial de guanacos de 0,2 G/ha (varía anualmente en función del sub-modelo de dinámica poblacional). La extracción acumulada, promediando los cuatro ensayos, fue de 115.158 guanacos durante los 100 años de simulación, algo mayor que con 0,1 G/km<sup>2</sup> de condición inicial, pero esto probablemente se deba al efecto de los primeros años de extracción ya que en los siguientes períodos la población de guanacos fluctúa alrededor de los valores de DU, estimada como 70% del K en ambos ensayos.

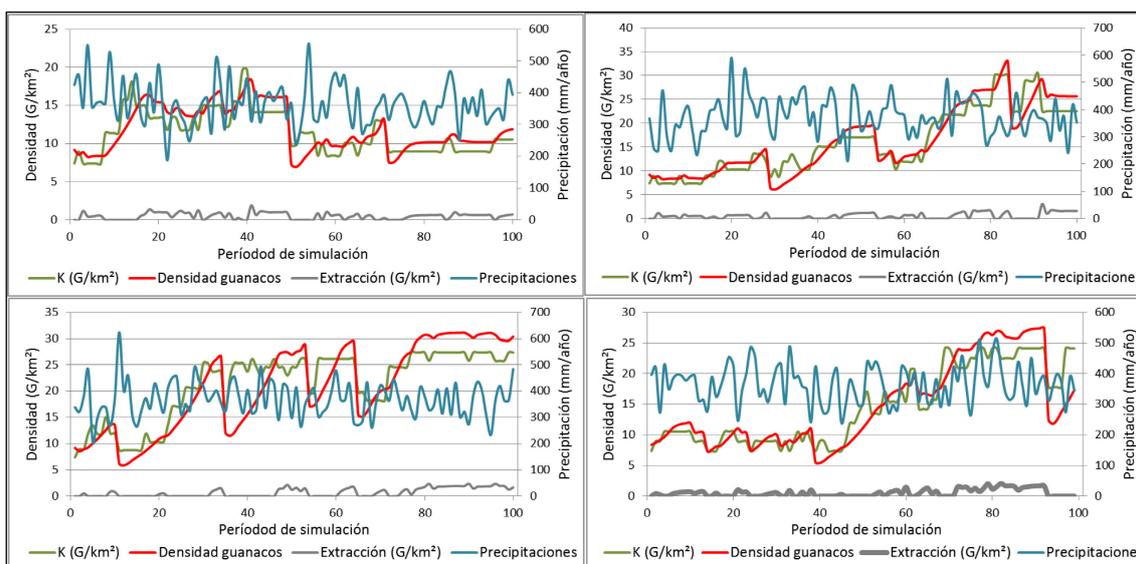


Figura 59. Resultados de cuatro simulaciones del modelo de manejo bajo igual condiciones iniciales (ver texto). La densidad inicial de guanacos es de 0,2 G/ha y de ovejas es de 0 UGO/ha. Extracción acumulada promedio = 115.158 guanacos.

### 3.4. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo

Los resultados del análisis de sensibilidad se llevaron a cabo para el modelo de manejo con productividad primaria dependiente de las lluvias, y se presentan solo para los índices de Sobol de tipo “global” (*T*), es decir, tomando en cuenta la interacción entre parámetros. Si bien se dispone de los resultados en forma tabular, se los muestra aquí solamente de manera gráfica, en forma de valores

absolutos del índice  $T$  de Sobol. Cada gráfica muestra la importancia relativa de cada uno de los seis parámetros analizados (los parámetros  $a$  y  $b$  de la función de denso-dependencia, la fecundidad de las hembras adultas, y la supervivencia anual de cada una de las tres clases de edad) sobre las variables de respuesta del modelo: la densidad poblacional total y la tasa de crecimiento. Dada la naturaleza de las series temporales de los resultados del modelo de simulación, los valores de la importancia de los parámetros (índices  $T$  de Sobol) se presentan para cada uno de 50 años de simulación para poder visualizar la variación de la importancia de los parámetros a lo largo del tiempo de simulación.

### 3.4.1. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias constantes

La Figura 60 muestra los valores del índice  $T$  de Sobol para los resultados de un millón de combinaciones diferentes de los parámetros del modelo de manejo bajo las siguientes condiciones: (i) lluvias anuales constantes (media anual de la estancia Cámeron), y (ii) sin extracciones de guanacos. Se observa que hasta alrededor del año 27 – 30 de simulación, el efecto dominante sobre la densidad poblacional total como variable respuesta está producido por el parámetro  $a$  de la función de denso-dependencia (está por encima de todos los demás parámetros), seguido de la supervivencia de las hembras adultas; mientras que el parámetro  $b$  de la función de denso-dependencia es el de menor impacto sobre la densidad poblacional.

El comportamiento de la importancia de los parámetros sobre la densidad poblacional se modifica alrededor del año 27– 30 de simulación, cuando la población del modelo está llegando a su capacidad de carga y el proceso de regulación denso-dependiente comienza a ser importante; por ello no es sorprendente de que en esas condiciones tanto el parámetro  $a$  como el parámetro  $b$  de la función de denso-dependencia tienen la misma importancia, y dominan por sobre todos los demás.

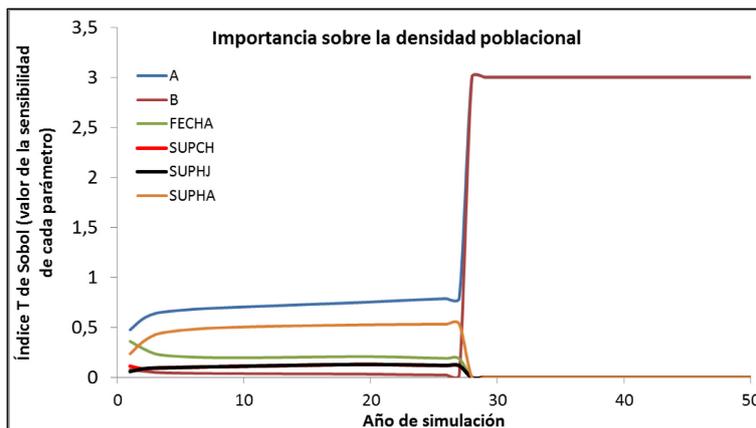


Figura 60. Valores del índice de sensibilidad T de *Sobol* para cada uno de los seis parámetros analizados en su efecto sobre la densidad total de guanacos como variable de respuesta, bajo lluvias fijas y sin cosecha. Número de combinaciones distintas de parámetros ensayados fue un millón.

Los cambios que se producen alrededor de los años 27 – 30 de simulación se observan mejor en la Figura 61 donde se analizaron –junto con la densidad total de la población de guanacos (*DensPTT*)–, los valores de tres variables importantes del modelo: (a) la capacidad de carga disponible para los guanacos (*KDispGuaDens*), (b) la densidad poblacional total de guanacos relativa a la capacidad de carga disponible para guanacos (*DensPPTProp*), y (c) el factor de denso-dependencia (*Fdelta*).

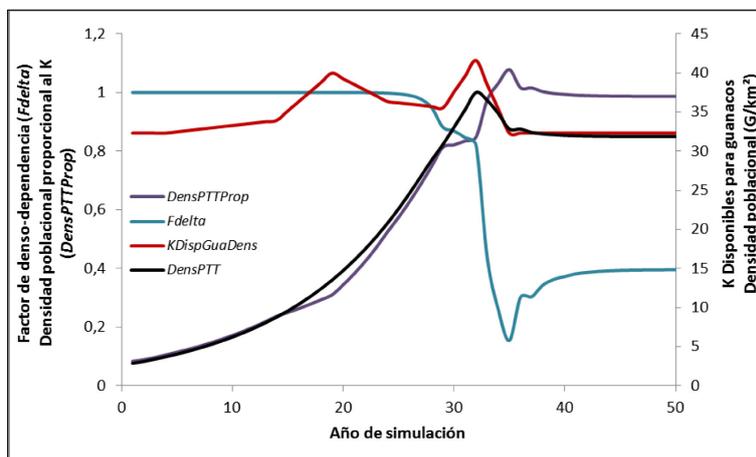


Figura 61. Densidad total de guanacos como variable de salida, y los valores que toman a lo largo de la simulación tres variables importantes en el modelo dinámico: (a) *KDispGuaDens* (la capacidad de carga disponible para los guanacos), (b) *DensPPTProp* (la densidad poblacional total de guanacos relativa a la capacidad de carga disponible para guanacos), y (c) *Fdelta* o factor de denso-dependencia. El análisis se realizó usando lluvias anuales constantes (promedio de precipitación anual de la estancia Cámeron).

Se llevó a cabo análisis de sensibilidad similar pero evaluando el efecto de: (i) las lluvias variables, y (ii) la extracción de animales (en el caso de un manejo con “cosecha”). Los resultados se presentan gráficamente en las Figuras 62 y 63 y en forma de tabla comparativa en la Tabla 52.

### 3.4.2. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias variables

Se llevó a cabo un análisis de sensibilidad para evaluar la posible importancia relativa de las lluvias y sus fluctuaciones anuales. Con dicho fin se repitieron los análisis de sensibilidad anteriores pero incorporando las lluvias de manera que variaran anualmente de forma aleatoria de acuerdo una distribución normal, en base a su media y desvío estándar históricos. Por lo tanto las lluvias toman valores distintos en cada una de las combinaciones de parámetro que se realiza en el análisis de sensibilidad (Figura 62).

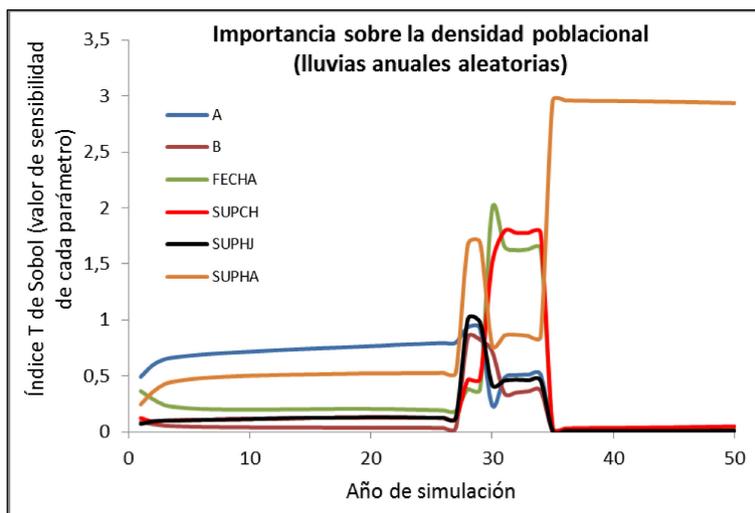


Figura 62. Importancia de los parámetros del modelo mediante el índice *T* de Sobol con lluvias varían aleatoriamente. Número de combinaciones distintas de parámetros ensayados fue de un millón. Para su interpretación ver Figura 60 y texto explicativo.

La importancia de los parámetros en este caso es similar a la de la Figura 61 en los primeros 25 – 27 años, pero cambia de manera radical la influencia de los parámetros con posterioridad a esos años. Luego de unos primeros años de inestabilidad (en el que se intercambian entre sí los parámetros en términos de

importancia) termina dominando la supervivencia de las hembras, sin tener peso alguno los coeficientes de denso-dependencia  $a$  y  $b$ .

### 3.4.3. Análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias variables y extracción de guanacos

Finalmente, al análisis anterior con lluvias variables se incorporó la extracción de guanacos (en base a la regla de escapes fijos) para conocer la importancia relativa de los distintos parámetros sobre la población total de guanacos. Se decidió ensayar cuatro niveles de extracción, que respondían a los umbrales de cosecha de 5, 10, 20 y 30 guanacos/km<sup>2</sup> (Figura 63). En todos los casos las lluvias eran variables, como en el caso de la Figura 62.

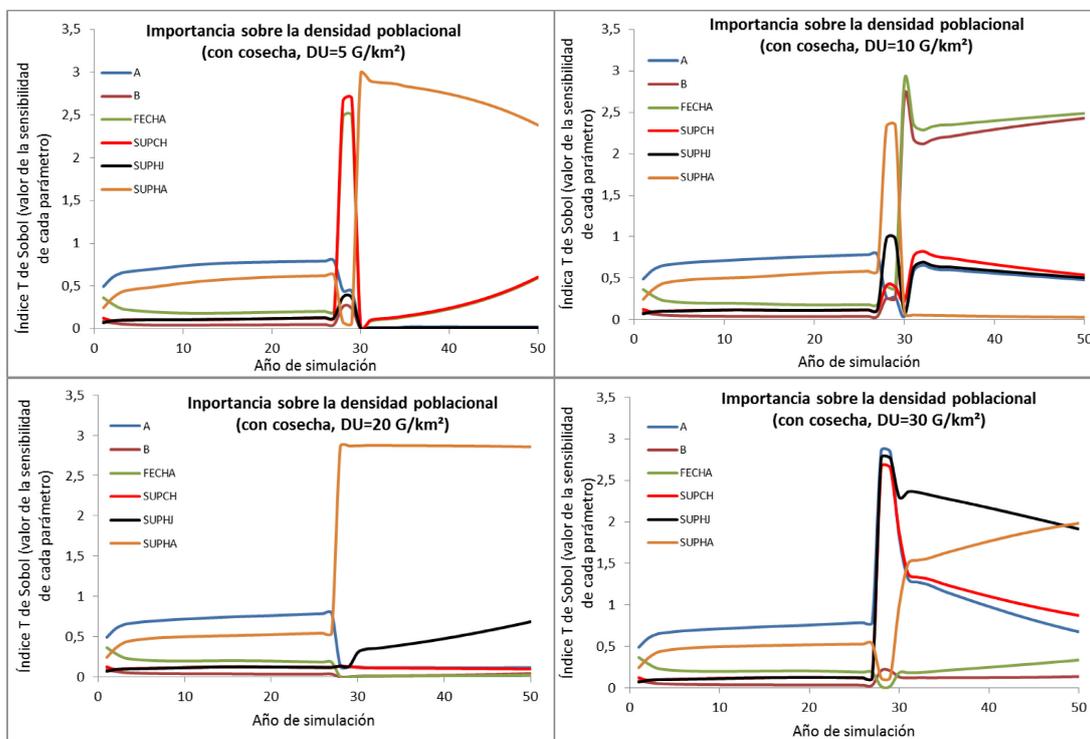


Figura 63. Importancia de los parámetros del modelo sobre la densidad poblacional total con lluvias variables y cuatro densidades umbrales de cosecha: 5, 10, 20 y 30 guanacos/km<sup>2</sup>.

La Tabla 52 resume los resultados del análisis de sensibilidad bajo las diferentes condiciones de simulación de lluvias y cosechas.

Tabla 52. Resultados del análisis de sensibilidad del modelo de manejo con lluvias constantes y variables, y diferentes niveles de extracción (dados por DU, G/km<sup>2</sup>). Se muestran los tres parámetros que dominan el comportamiento de la población total del modelo. Dentro de cada celda, la importancia relativa de los parámetros es de mayor a menor desde arriba hacia abajo. DU en G/km<sup>2</sup>, SUPHA, SUPHJ y SUPCH son las supervivencia anual de adultos, juveniles y crías, respectivamente; FecHA= fecundidad (crías ♀/♀ adulta); *a* y *b*= parámetros de la función de denso-dependencia.

	Lluvia constante	Lluvia aleatoria				
Período	Sin cosecha	Sin cosecha	Cosecha (DU= 5)	Cosecha (DU= 10)	Cosecha (DU= 20)	Cosecha (DU= 30)
Hasta años 27-30	<i>a</i> SUPHA FecHA	<i>a</i> SUPHA FecHA	<i>a</i> SUPHA FecHA	<i>a</i> SUPHA FecHA	<i>a</i> SUPHA FecHA	<i>a</i> SUPHA FecHA
Después del año 35	<i>a</i> <i>b</i>	SUPHA	SUPHA SUPCH	FecHA <i>b</i>	SUPHA	SUPHJ* SUPHA*

\*SUPHJ y SUPHA intercambian posiciones de importancia con posterioridad al año 35 de simulación.

#### 4. Discusión

Si bien la aplicación de regla de manejo de escapes fijos es costosa, en el sentido de que exige un muestreo previo a la extracción para determinar la densidad antes de dicha operación, tiene las ventajas de toda regla con retroalimentación: garantizar que si la población no crece (o incluso disminuye) con posterioridad a la extracción del año previo por razones (des)conocidas (furtivismo, climáticas, de recursos alimenticios, enfermedades, etc.) no se realizarán nuevas extracciones de la población, permitiéndole recuperarse. Este tipo estrategias son consideradas dentro de lo que se conoce como manejo adaptativo, y la importancia y beneficios de este tipo de manejo fue ampliamente puesto en evidencia por Suttie *et al.* (2005).

Es importante destacar los valores presentados en las diferentes tablas no constituyen ninguna recomendación específica de manejo sino que son de índole orientativas y conceptuales. Adicionalmente, se debe tener presente que las recomendaciones en base a las densidades umbrales deben ser siempre cotejadas con los resultados de las predicciones del modelo a *posteriori* de cada instancia de

extracción; es decir, si dichas predicciones del modelo no concuerdan con los resultados del muestreo del año siguiente (y previo a la extracción) entonces se debe revisar qué posible factor o parámetro del modelo sufrió variaciones (o fue mal estimado y debe ser revisado). Si como resultado de ese cotejo algún grado de discordancia aún se mantiene entonces quedan dos caminos: (i) indagar si en el período cotejado no ha ocurrido algo llamativo y de importancia que explique las diferencias (por ejemplo, un aumento en el furtivismo, o un año climáticamente excepcional), y (ii) revisar el modelo mismo, ya que ello indicaría que su estructura y sus funciones no están reflejando adecuadamente la realidad.

Por medio de los resultados obtenidos a lo largo de este capítulo se confirma la importancia de considerar simultáneamente tanto la densidad umbral como el régimen de lluvias del lugar; se advierte que no solo la extracción acumulada de guanacos se reduce a medida que la variabilidad de las lluvias aumenta, sino que además dicha variabilidad afecta a la estabilidad de la extracción (más variable cuanto más variables son las lluvias). Así mismo, en la Tabla A9 (Apéndice 14), elaborada para la estancia El Salpu, se puede observar, aún en condiciones sin cosecha, un efecto importante de los diferentes regímenes de lluvia sobre los indicadores poblacionales, por ejemplo: la densidad proporcional a la capacidad de carga aumenta con la variabilidad de las lluvias (lo mismo que su coeficiente de variación), mientras el factor de denso-dependencia promedio disminuye i.e. su efecto es mayor (también aumentando su coeficiente de variación) con la variabilidad de las lluvias, un claro indicador de que la población, bajo condiciones de mayor variabilidad de lluvias, se acerca más frecuentemente a valores cercanos a su capacidad de carga.

La razón por la que se evaluó la relación porcentual entre DU y  $K/2$  como punto de referencia es porque se ha encontrado que maximiza la extracción en varias especies de mamíferos (principalmente de grandes herbívoros) y de los recursos pesqueros. Es un hecho reconocido de que si se utiliza un modelo tipo logístico (que no diferencia los individuos por clases de edad o sexo) la densidad umbral óptima debería ser el 50% de la capacidad de carga (Clark, 2010); pero por otro lado se ha observado que en aquellas poblaciones en las que es importante

diferencias clases de edad, los modelos que optimizan el manejo predicen que las densidades umbrales óptimas suelen encontrarse algo por encima del 50% de la capacidad de carga.

En la siguiente tabla (Tabla 53) se ha realizado un ensayo de relacionar las conclusiones técnicas de este estudio con la toma de decisiones en respuesta a las concepciones políticas del manejo de recursos renovables según los dos criterios de estimación de la densidad umbral analizadas. Es evidente que cuanto más pequeños los valores de la DU (dentro del rango permisible) más conveniente es para los intereses extractivistas, y lo contrario para los intereses conservacionistas (que preferirían mayores valores de la DU dentro del rango permisible). Sin embargo, también se ha demostrado al analizar la DU que maximiza la extracción (ver Figura 51) y al evaluar la estabilidad de la extracción (ver Figuras 52 y 53) que si bien a menor DU menor es la variabilidad de la extracción, la DU óptima para este criterio se obtiene a valores intermedios, mientras que a valores de DU mayores no solo disminuye la extracción promedio sino que también aumenta la variabilidad de la extracción.

Tabla 53. Resultado de comparar el efecto del nivel de la DU, dentro del rango de posibles valores sustentables entre los criterios de tasa máxima y máxima extracción promedio. Los resultados del manejo para mayor o menor valor de una DU se han agrupado en términos de variables indicadoras de interés tanto extractivista como conservacionista. La dirección de las flechas indica si la respuesta de una variable indicadora es la de aumentar o reducirse en función de valores más pequeños de la densidad umbral. El símbolo  $\approx$  indica que la respuesta es muy variable o de tendencia poco clara.

< DU	<b>Variables indicadoras de interés extractivista</b>	
	↓	Tiempo de espera hasta la primera cosecha
	↑	Número de años con cosechas posibles
	↑	Cantidad de extracción de animales
	$\approx$	Variabilidad de las extracciones
	<b>Variables indicadoras de interés conservacionista</b>	
	↓	Densidad poblacional en proporción al K ( <i>DensPTTProp</i> )
	$\approx$	Variabilidad de las extracciones sobre <i>DensPTTProp</i>
	↓	< Efecto de la denso-dependencia promedio (> <i>Fdelta</i> )
	↑	Variabilidad (CV%) del efecto de denso-dependencia

Finalmente, en relación al análisis de sensibilidad del modelo de manejo, se observó una dominancia del parámetro  $a$  bajo las diferentes condiciones evaluadas, esto se explica, ya que este parámetro es el que determina el nivel de la capacidad de carga ocupada a la que comienza a hacerse sentir el efecto de denso-dependencia. Por su parte el parámetro  $b$  (que refleja la forma de la curva de denso-dependencia) tiene una importancia menor, pues no se hace evidente hasta no estar cerca de la capacidad de carga.

## CONCLUSIONES GENERALES

---

Debido a la variedad de algunos de los temas de esta Tesis, a continuación se presenta un breve resumen de las conclusiones de los principales temas por separado.

### 1. *En relación al análisis y modelado del clima*

Los modelos de predicción climática desarrollados en base a diferentes análisis y estadística de precipitación y temperatura se pueden considerar como buenos descriptores del comportamiento de esas variables climáticas en los sitios evaluados (Cámeron, Chile, y Florentino Ameghino, Chubut, Argentina), ya que no se encontraron diferencias significativas entre los datos simulados y los del campo, tanto en términos de variabilidad como de la forma de sus distribuciones. De todas formas el modelo de la temperatura no llegó a usarse, ya que esta variable no resultó estadísticamente significativa ni en los análisis de los procesos demográficos, ni en el análisis de la productividad o capacidad de carga.

### 2. *En relación al análisis de la productividad primaria aérea neta (PPNA) y capacidad de carga*

No fue sencillo encontrar el mejor modelo para estimar PPNA a partir de diferentes variables ambientales. Dado que en los sistemas patagónicos la precipitación máxima ocurre en invierno, se produce una asincronía en el régimen de precipitación y temperatura que podría contribuir a las diferencias en la aplicación de diferentes modelos estadísticos para estimar la PPNA.

A pesar de una posible respuesta de la PPNA a la precipitación de tipo curvilíneo (exponencial y logístico), los modelos evaluados en esta Tesis sugieren que no son adecuados para ecosistemas áridos y semi-áridos. Por el contrario, los modelos lineales de Rabinovich *et al.* (1991) y Sala *et al.* (1988) resultaron los más adecuados para Patagonia, y además permiten una identificación de los dos parámetros de regresión lineal en términos ecológicos; adicionalmente ambos modelos lineales resultaron en estimaciones de la eficiencia uso del agua de 0,53 y 0,6 g/m<sup>2</sup>/mm, respectivamente, valores están dentro del rango sugerido por la

bibliografía para ecosistemas áridos y semi-áridos: 0,5 – 2 g/m<sup>2</sup>/mm (Noy-Meir, 1973).

La predicción de la PPNA en función de índices espectrales como el NDVI resultó poco confiable, ya que pequeñas variaciones en los valores de NDVI generan saltos abruptos en los estimados de PPNA; también se observó que las predicciones de la PPNA en base a los NDVI son en algunos lugares más altos y en otros lugares más bajos que los obtenidos a partir de las precipitaciones medias anuales; finalmente se encontró que las predicciones de la PPNA a menudo estaban totalmente fuera del rango de los valores obtenidos a campo. Por estas razones las predicciones de PPNA a partir de NDVI no fueron consideradas en los modelos desarrollados.

La capacidad de carga ( $K$ ) fue diferenciada como  $K$  ambiental si se la estimaba a partir de variables climática y como  $K$  demográfica si se estimaba a partir de modelos demográficos. De acuerdo a lo esperado por la teoría la  $K$  ambiental de los guanacos es mayor que la  $K$  demográfica; esta diferencia refleja, en el caso de los guanacos, que la distribución del recurso alimenticio no es equitativa entre todos los individuos de la población sino que existe una distribución de tipo jerárquica, debido a los hábitos socio-ecológicos de esta especie, en particular la organización en grupos familiares con reproducción poligínica (el macho relincho selecciona las áreas de mejores recursos para su grupo familiar y excluyen otros grupos sociales).

Un valor de  $K$  ambiental estimado en base a las lluvias fue de 25 guanacos/km<sup>2</sup> (con el parámetro CF de factor de consumo de 0,1) que es muy parecido pero ligeramente superior al estimado por un modelo demográfico de tipo Bayesiano (23,3 guanacos/km<sup>2</sup>). Esta relación podría sugerir que para los pastizales patagónicos un factor de consumo (CF) cercano a 0,1 sea de carácter sustentable, mientras que valores superiores (0,2 – 0,3 que se suele utilizar con el ganado ovino) quizás puedan generar problemas de deterioro de los pastizales y un proceso de desertificación a largo plazo.

### 3. *En relación al modelo de la dinámica poblacional del guanaco*

El modelo poblacional matricial desarrollado para guanacos tiene varias ventajas sobre los modelos sin estructura de edad (logísticos, Ricker o Beverton-Holt) comúnmente utilizados en el manejo de la vida silvestre. Permite investigar los efectos del manejo sobre diferentes clases de edad, así como intervenciones de manejo óptimas cuando se protege alguna clase de edad (por ejemplo, las crías). Debido a la dificultad de identificar el sexo de los guanacos en el campo el modelo poblacional matricial desarrollado se limitó a una matriz clásica de un sexo (hembras). Con este modelo se evaluó el papel que juega el clima y la densidad-dependencia en determinar el tamaño poblacional de los guanacos. Nuestros resultados agregan un nuevo e interesante ejemplo de la manera por la cual esta especie de ungulado ha respondido a la selección por parte de su ambiente y evolucionado para maximizar su aptitud bajo la incertidumbre del clima. Esos resultados derivan también de un aspecto novedoso no usualmente observado en otras poblaciones de ungulados: los efectos significativos de la precipitación se observaron afectando la fecundidad, mientras que la densidad-dependencia afectaba la supervivencia de los adultos.

Adicionalmente se desarrolló un modelo poblacional de dos sexos, pero con intercambio entre machos dominantes y machos solteros, que permitió estimar los tamaños de los harenes. Esta es la primera vez que se desarrolla un modelo de este tipo para ungulados.

### 4. *En relación al modelo de dinámica de la vegetación*

Se considera que el comportamiento de este modelo de dinámica de vegetación, –que debería constituir una parte esencial de cualquier modelo de manejo–, es apropiado ya que los resultados de las simulaciones mostraron que el modelo es sensible no sólo al carácter estocástico de las precipitaciones sino también a la densidad de los herbívoros, que al variar de año en año, producen un cambio por estar incorporados en la matriz de probabilidades de transición dentro de cada tipo de vegetación. Sólo unos pocos modelos han encarado de manera directa la relación dinámica vegetación-herbívoro, por ejemplo el de Noy-Meir (1973), pero

limitado sólo al ganado doméstico y sin diferenciar en clases de edad del herbívoro.

##### 5. *En relación al modelo de manejo*

El éxito de la regla de manejo de escapes fijos depende, entre otros factores, de la correcta determinación de la densidad de escape (o densidad umbral). Existen modelos de manejo que tienen en cuenta el impacto que los errores de muestreo tienen en la decisión de manejo, pero éstos no fueron evaluados en esta Tesis, ya que no eran parte central de los objetivos, queda para futuros estudios evaluar dichos modelos. Un aporte importante logrado en esta Tesis es haber evaluado la regla de manejo de escapes fijos en base diferentes criterios específicos. La clave de todo proceso de decisión es hacer explícitos los criterios a ser maximizados. Se observó que las predicciones de estos modelos están influenciadas o afectadas por factores, de naturaleza estocástica (demográfica y ambiental), concluyéndose que para elaborar un adecuado modelo de manejo se deben incluir y considerar la estocasticidad de este tipo de factores. En los resultados de esta Tesis no se encontraron diferencias notables entre los criterios de extracción máxima y de tasa máxima de crecimiento poblacional en la determinación de los umbrales de escapes fijos, por lo cual los umbrales derivados de cualquiera de esos dos criterios sería en principio aplicable. Pero fue importante haber detectado de que el criterio economicista (maximización de los beneficios monetarios netos descontados a 20 años plazo) sería imposible de aplicar en Argentina, a menos que se acepte el riesgo de la desaparición de las poblaciones de guanacos de la Patagonia argentina.

## Apéndice 1 – Base de datos climáticos *New\_Loc\_Clim*

Esta base de datos está mantenida por el Servicio de Recursos Naturales y Medio Ambiente de la FAO en el Departamento de Desarrollo Sostenible. Generalmente se lo ha denominado FAOCLIM1. Ha sido la política de la FAO poner a disposición de manera fácil los datos agro-meteorológicos y agroclimáticos, así como las herramientas de software. Pueden descargarse de manera gratuita desde el siguiente el enlace de Internet de la FAO: <ftp://ext-ftp.fao.org/SD/Upload/Agromet>.

FAOCLIM contiene datos mensuales de hasta 14 parámetros agroclimáticos observados y calculados: temperatura mínima, máxima y promedio, calculadas durante el día y las temperaturas nocturnas, la precipitación, la evapotranspiración potencial (PET) (calculada), la humedad expresada como punto de rocío, la presión de vapor o humedad relativa, la velocidad del viento y la energía solar en horas de sol, fracción de días soleados o radiación. Sin duda, precipitación y temperatura media son los parámetros más comúnmente disponibles.

En cuanto a promedios, la disponibilidad de datos de la base de datos es la siguiente:

	Número de estaciones	EMD3* en km
Temperatura media	20.828	48,36
Temperatura mínima media	11.550	64,94
Temperatura máxima media	11.544	64,96
Precipitación	27.375	41,71
PET	4285	106,62
Velocidad del viento	3779	113,5
Presión de vapor de agua	3959	110,92

\*EMD= Distancia efectiva máxima a la estación más cercana.

En relación a las series de tiempo, la base de datos incluye 30.941 series individuales de datos mensuales para 8 variables. 30% de la serie se refieren a lluvias y 30% a temperaturas. La duración media de la serie es de casi 50 años. Algunas series pueden exceder 200 años, mientras que la serie más larga de lluvia cubre 299 años. Por otro lado, 185 series de precipitación incluyen sólo un año.

El 80% de las series de tiempo incluidas exceden los 20 años y aproximadamente el 45% tiene más de 50 años. Esto corresponde a una distancia máxima efectiva entre estaciones de 62 Km para series de precipitación de 20 años, el 90% de series de tiempo de lluvias y el 86% de la serie de temperatura no tienen datos faltantes, es decir, en promedio, un elemento un dato faltante se produce recién en más de 10 años para series de tiempo de lluvias. La disponibilidad de datos de series de tiempo varía ampliamente según los continentes.

El programa también proporciona estimaciones de las características de las estaciones de crecimiento (*growing seasons*) basadas en una comparación de la precipitación y la evapotranspiración potencial (método de Franquin). Las estimaciones de valores mensuales, de cada 10 días y diarios de las variables más comunes del clima se proporcionan junto con sus estimaciones del error, utilizando una variedad de opciones para corregir la variabilidad regional, dependencia de la altitud y gradientes horizontales de las variables. Para cualquier lugar el *New\_LocClim* busca las estaciones más cercanas que cumplan los criterios especificados (número absoluto de estaciones, distancia máxima, restricciones de altitud). Si así se lo desea el *New\_LocClim* permite ajustar una función lineal de altitud a través de las observaciones para reducirlas a todas a la elevación de la ubicación deseada. Esto minimiza el error sistemático resultante de las diferentes alturas de las estaciones vecinas.

La altitud de la ubicación deseada puede ser suministrada por el usuario o tomada de un Modelo Integrado de Elevación Digital (DEM: *Digital Elevation Model*) con una resolución espacial de 10 km y una resolución altitudinal de 20 m.

*New\_LocClim* puede realizar una corrección de gradiente climático mediante el ajuste a una superficie plana de las observaciones sobre el plano de latitud y longitud. Por lo tanto se toma en consideración la variación geográfica suavizada del clima. Si así se lo desea puede aplicarse una rutina de *sombreado* (*shadowing*) que reduce la influencia de vecinos ocultos por vecinos más cercanos. Los resultados de la interpolación espacial dependen fuertemente de los datos de la estación que se haya seleccionado por el usuario. En algunas circunstancias la fiabilidad de los resultados puede llegar a ser cuestionable.

*New\_LocClim* advierte a los usuarios, por ejemplo, en casos, del siguiente tipo:

- ✓ cuando todas las estaciones que se utilizan para la interpolación se encuentran a alturas mayores, o menores, que las del punto de destino (extrapolación vertical);
- ✓ cuando la ubicación del punto de destino no se encuentra dentro de un grupo de estaciones vecinas (extrapolación horizontal);
- ✓ cuando los datos de una de las estaciones difieren significativamente de los de las otras estaciones (datos extraños o raros);
- ✓ cuando menos estaciones que las esperadas cumplen las restricciones seleccionadas por el usuario (pocos datos).

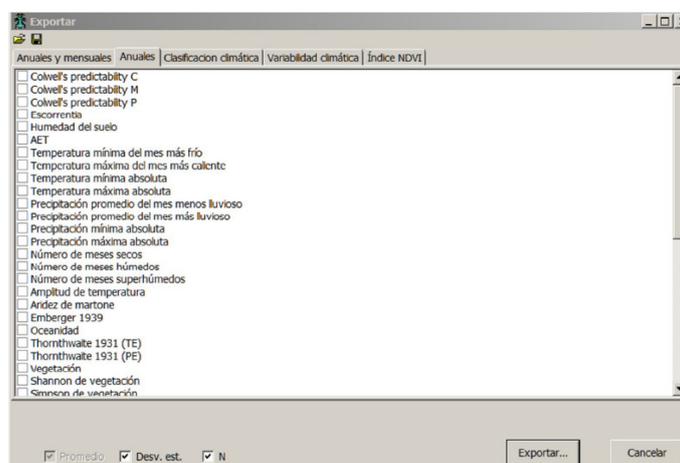
De esta manera, el modo *workbench* permite un ajuste fino de la interpolación mediante la consideración de las advertencias y estimaciones de errores.

## Apéndice 2 – Base de datos climáticos *NeoClimatico*

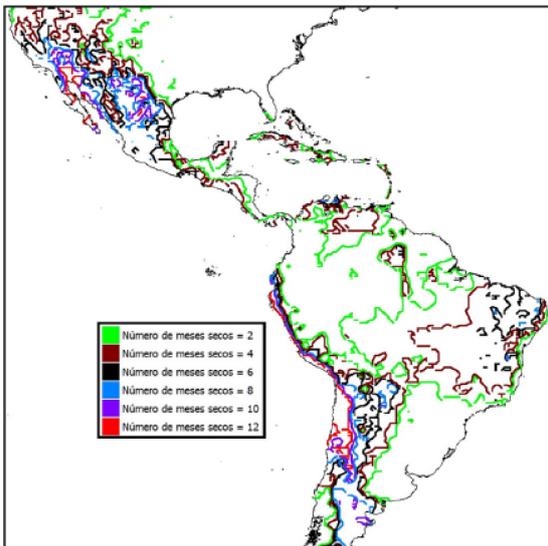
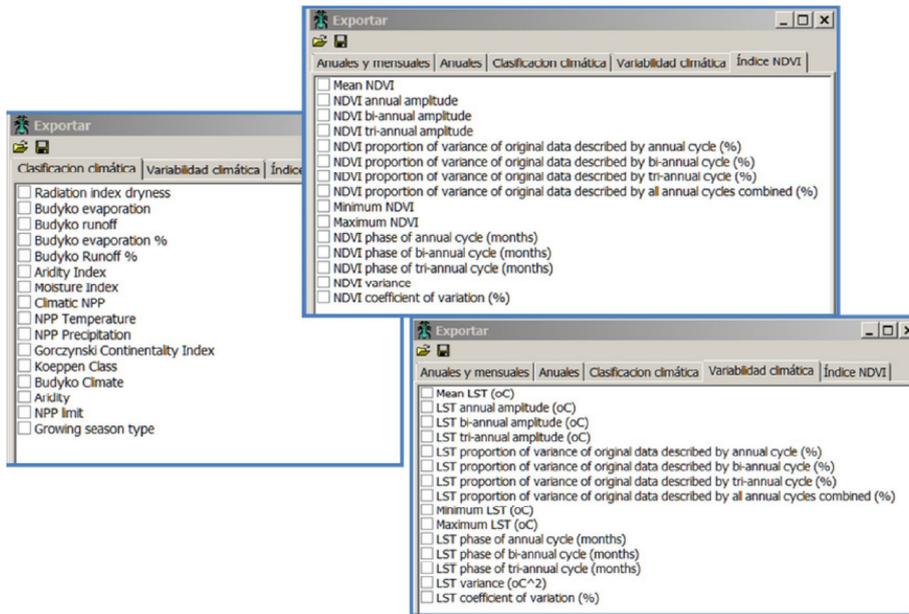
En el laboratorio del Dr. Jorge Rabinovich se desarrolló una base de datos (manejada mediante un programa de basado en el sistema de *SQLServer* y programado en lenguaje Delphi). Este programa permite la consulta de la información disponible (a una resolución de 0,1 x 0,1 grados de coordenadas geográficas), que incluye:

- Altitud
- Valores mensuales y anuales de aproximadamente 50 parámetros climáticos
- Índices de variabilidad climática (incluyendo el índice de Colwell de imprevisibilidad que correlaciona la predictibilidad eco-climática con la altura)
- Índice medio de NDVI (con variabilidad y sus análisis de series de Fourier)
- Tipos de vegetación, clasificados en 20 clases diferentes de vegetación.

En la siguiente lámina se encuentran algunos de los parámetros climáticos cuyos valores mensuales y anuales se dispone en esta base de datos:

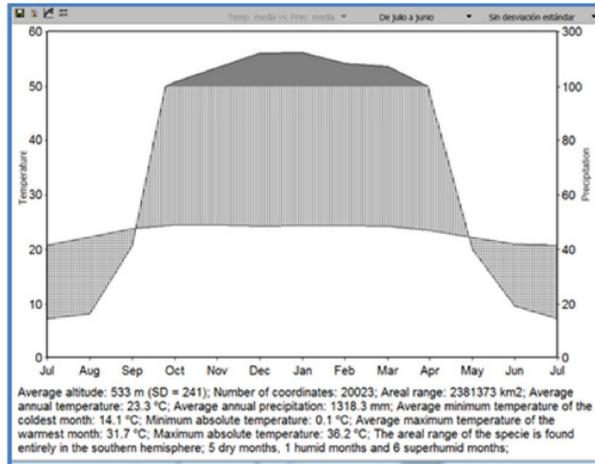


También se dispone de una variedad de clasificaciones climáticas, valores promedios del NDVI medio y sus amplitudes y varianzas, así como de los valores promedios satelitales de la temperatura a nivel del mar.



El programa de consulta asociado a la base de datos *Neo\_Climatico* dispone también de una serie de herramientas que permiten seleccionar variables climáticas, y dibujar las “isolíneas” (o líneas de contorno o interpolaciones en el espacio), como las isolíneas del número de meses secos por año en diferentes regiones de la geografía de las Américas.

Esta base de datos también permite dibujar los clima-diagramas de una localidad, lo que permite de manera sintética poder visualizar las variaciones espaciales más importantes de tipo climático, asociadas a las precipitaciones y temperaturas; ello permite determinar los meses secos, húmedos y super-húmedos de ese lugar.



La base de datos *Neo\_Climatico* permite además exportar en forma de tablas de frecuencia los parámetros climáticos de una localidad. La siguiente figura muestra, por ejemplo, los valores por clases de la variable temperatura mínima del mes más frío de una región seleccionada

Class	Frequency
'-20 -- -15	0
'-15 -- -10	26
'-10 -- -5	937
'-5 - 0	3436
'0 - 5	4233
'5 - 10	1714
'10 - 15	684
'15 - 20	0

### Apéndice 3 – Variables climáticas de interés de la Prov. del Chubut.

Las características climáticas que se resumen a continuación fueron estimadas para una zona identificada dentro de los siguientes límites:

Latitud Norte	-43
Longitud Oeste	-67
Latitud Sur	-44
Longitud Este	-66
Ancho (km)	110
Alto (km)	110

NOTA: Se han destacado con resaltado amarillo algunos parámetros de mayor interés.

Parámetro	Media	S.D.	CV %
Altitud	185,6	82,245	44,31
<b>Temp.Avg.Ann</b>	<b>13,322</b>	<b>0,34002</b>	<b>2,55</b>
Temp.Avg.Jan	20,408	0,97646	4,78
Temp.Avg.Feb	19,762	0,59285	3,00
Temp.Avg.Mar	17,06	0,34874	2,04
Temp.Avg.Apr	13,132	0,41848	3,19
Temp.Avg.May	9,542	0,10462	1,10
Temp.Avg.Jun	6,14	0,34874	5,68
Temp.Avg.Jul	6,07	0,17437	2,87
Temp.Avg.Aug	7,87	0,17437	2,22
Temp.Avg.Sep	10,418	0,45336	4,35
Temp.Avg.Oct	13,39	0,5231	3,91
Temp.Avg.Nov	16,976	0,55798	3,29
Temp.Avg.Dec	19,094	1,0113	5,30
<b>Temp.Min.Avg.Ann</b>	<b>7,4002</b>	<b>0,14507</b>	<b>1,96</b>
Temp.Min.Avg.Jan	13,96	0,34874	2,50
Temp.Min.Avg.Feb	13,128	0,06975	0,53
Temp.Min.Avg.Mar	10,842	0,10462	0,96
Temp.Min.Avg.Apr	7,414	0,03487	0,47
Temp.Min.Avg.May	4,296	0,48823	11,36
Temp.Min.Avg.Jun	1,41	0,5231	37,10
Temp.Min.Avg.Jul	1,34	0,34874	26,03
Temp.Min.Avg.Aug	2,382	0,45336	19,03
Temp.Min.Avg.Sep	4,314	0,03487	0,81
Temp.Min.Avg.Oct	7,086	0,03487	0,49
Temp.Min.Avg.Nov	10,156	0,13949	1,37
Temp.Min.Avg.Dec	12,472	0,06975	0,56

<b>Rain.Avg.Ann</b>	<b>185,08</b>	<b>2,0589</b>	<b>1,11</b>
Rain.Avg.Jan	11,548	0,62772	5,44
Rain.Avg.Feb	16,182	1,2903	7,97
Rain.Avg.Mar	18,43	0,17437	0,95
Rain.Avg.Apr	17,162	1,1508	6,71
Rain.Avg.May	20,13	1,5693	7,80
Rain.Avg.Jun	17,306	7,986	46,15
Rain.Avg.Jul	18,86	0,34874	1,85
Rain.Avg.Aug	12,816	1,9529	15,24
Rain.Avg.Sep	10,838	1,1508	10,62
Rain.Avg.Oct	14,836	4,3941	29,62
Rain.Avg.Nov	13,02	2,4411	18,75
Rain.Avg.Dec	13,946	0,38361	2,75
<b>Rain.min.95%.Avg.Ann</b>	<b>26,519</b>	<b>15,177</b>	<b>57,23</b>
Rain.min.95%.Avg.Jan	2,7021	0,93496	34,60
Rain.min.95%.Avg.Feb	5,1557	1,4352	27,84
Rain.min.95%.Avg.Mar	1,321	0,89708	67,91
Rain.min.95%.Avg.Apr	1,8603	2,9909	160,78
Rain.min.95%.Avg.May	3,4708	4,2274	121,80
Rain.min.95%.Avg.Jun	1,1788	4,6895	397,82
Rain.min.95%.Avg.Jul	1,012	1,3763	136,00
Rain.min.95%.Avg.Aug	0,05604	0,32026	571,48
Rain.min.95%.Avg.Sep	0	0	
Rain.min.95%.Avg.Oct	2,0773	1,3362	64,32
Rain.min.95%.Avg.Nov	2,4691	3,2226	130,52
Rain.min.95%.Avg.Dec	5,2159	1,4542	27,88
<b>Rain.max.95%.Avg.Ann</b>	<b>409,48</b>	<b>65,224</b>	<b>15,93</b>
Rain.max.95%.Avg.Jan	20,394	1,5016	7,36
Rain.max.95%.Avg.Feb	27,208	2,3751	8,73
Rain.max.95%.Avg.Mar	35,635	1,2867	3,61
Rain.max.95%.Avg.Apr	39,74	8,842	22,25
Rain.max.95%.Avg.May	48,477	14,507	29,93
Rain.max.95%.Avg.Jun	48,437	13,669	28,22
Rain.max.95%.Avg.Jul	39,843	6,2844	15,77
Rain.max.95%.Avg.Aug	35,149	8,0649	22,94
Rain.max.95%.Avg.Sep	24,245	2,9161	12,03
Rain.max.95%.Avg.Oct	28,761	5,1989	18,08
Rain.max.95%.Avg.Nov	38,916	16,902	43,43
Rain.max.95%.Avg.Dec	22,676	1,8946	8,36
<b>Wind.Speed.Avg.Ann</b>	<b>15,447</b>	<b>2,4586</b>	<b>15,92</b>
Wind.Speed.Avg.Jan	16,956	1,8832	11,11
Wind.Speed.Avg.Feb	15,408	2,5109	16,30
Wind.Speed.Avg.Mar	13,608	2,5109	18,45

Wind.Speed.Avg.Apr	13,507	2,2598	16,73
Wind.Speed.Avg.May	13,507	2,2598	16,73
Wind.Speed.Avg.Jun	12,578	2,6364	20,96
Wind.Speed.Avg.Jul	15,156	1,8832	12,43
Wind.Speed.Avg.Aug	14,998	2,3853	15,90
Wind.Speed.Avg.Sep	15,307	2,2598	14,76
Wind.Speed.Avg.Oct	16,337	2,1343	13,06
Wind.Speed.Avg.Nov	18,943	4,143	21,87
Wind.Speed.Avg.Dec	19,058	2,6364	13,83
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Ann	23,722	1,6098	6,79
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Jan	70,771	2,0728	2,93
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Feb	84,717	4,8529	5,73
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Mar	54,236	2,2725	4,19
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Apr	109,21	5,8072	5,32
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.May	57,635	2,5404	4,41
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Jun	72,164	3,9748	5,51
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Jul	71,112	3,1581	4,44
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Aug	62,089	2,5666	4,13
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Sep	72,282	2,7591	3,82
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Oct	75,193	3,1534	4,19
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Nov	81,857	2,9708	3,63
Precipitation.coefficient.of.var.(%).Avg.Dec	89,012	3,6658	4,12
LST.coefficient.of.var.(%).Avg.Ann	54,24	1,5233	2,81
Mean.NDVI.Avg.Ann	0,13731	0,01446	10,53
NDVI.annual.amplitude.Avg.Ann	0,03199	0,00599	18,72
Minimum.NDVI.Avg.Ann	0,1	6,8E-09	0,00
Maximum.NDVI.Avg.Ann	0,184	0,03685	20,03
NDVI.variance.Avg.Ann	0,00342	0,00081	23,68
NDVI.coefficient.of.var.(%).Avg.Ann	2,4903	0,51679	20,75
Min.temperature.of.the.coldest.month.Avg.Ann	1,34	0,34874	26,03
Max.temperature.of.the.wormest.month.Avg.Ann	27,968	1,32519	4,74
Absolute.minimum.temperature.Avg.Ann	1,2		
Absolute.maximum.temperature.Avg.Ann	28,5		
Average.precipit.of.the.driest.month.Avg.Ann	10,278	2,54577	24,77
Average.precipitation.of.the.rainiest.month.Avg.Ann	21,95	6,102864	27,80
Absolute.minimum.precipitation.Avg.Ann	4		
Absolute.maximum.precipitation.Avg.Ann	444		
Dry.months	9		
Humid.months	3		
Superhumid.months	0		
Temp.Amplitude.Avg.Ann	26,628	1,6739	6,29
NPP.Temperature.Avg.Ann	1713		
NPP.Precipitation.Avg.Ann	348		

## Apéndice 4 – Precipitaciones y temperaturas mensuales de la base de datos *New\_LocClim*

Tabla A1. Valores de precipitación media mensual y anual ( $R$ , mm) obtenidas del programa *New\_LocClim* para la estancia Cámeron de Chile y para tres sitios de la provincia del Chubut (Argentina): Península de Valdés, Río Mayo y el SE del departamento Florentino Ameghino. Para estimar el error estándar ( $ES$ ) necesario para calcular los límites de confianza inferior (LI) y superior (LS) al 95% se usó el desvío estándar dado por el programa.

		Río Mayo Precipitación anual = 154 mm/año Coordenadas= 45,7°S 70,3°O				Ameghino Precipitación anual = 187,9 mm/año Coordenadas= 44,3°S 65,8°O			
Mes	$R$ (mm)	( $ES$ )	LI	LS	$R$ (mm)	( $ES$ )	LI	LS	
Enero	9,0	7,0	0	20,2	13,1	3,0	8,3	17,8	
Febrero	7,0	19,6	0	38,2	14,4	2,5	10,5	18,3	
Marzo	12,0	31,0	0	61,4	17,6	3,3	12,2	22,9	
Abril	15,0	16,0	0	40,5	18,7	2,4	14,9	22,5	
Mayo	25,0	16,5	0	51,3	23,2	2,7	18,8	27,5	
Junio	15,0	7,4	0	26,7	23,2	13,7	1,3	45,1	
Julio	18,0	14,0	0	40,3	19,5	3,4	14,1	24,9	
Agosto	15,0	6,2	0	24,9	12,6	5,1	4,4	20,8	
Septiembre	10,0	21,7	0	44,4	9,8	2,3	6,3	13,4	
Octubre	6,0	26,5	0	48,2	11,8	7,2	0,4	23,3	
Noviembre	14,0	11,1	0	31,7	11,1	4,0	4,6	17,5	
Diciembre	8,0	9,8	0	23,7	13,0	2,4	9,2	16,8	

		Península Valdés Precipitación anual = 228,8 mm/año Coordenadas= 42,53°S 63,9°O				Estancia Cámeron Precipitación anual = 401,5 mm/año Coordenadas= 53,9°S 69,3°O			
Mes	$R$ (mm)	( $ES$ )	LI	LS	$R$ (mm)	( $ES$ )	LI	LS	
Enero	16,5	3,1	6,75	26,17	33,7	12,2	25,0	42,4	
Febrero	18,5	4,3	4,88	32,12	31,9	18,8	18,5	45,4	
Marzo	25,4	12,3	0	64,71	38,2	22,3	22,3	54,2	
Abril	25,1	9,3	0	54,64	40,3	21,5	24,9	55,7	
Mayo	25,8	9,5	0	56,18	41,3	21,5	26,0	56,7	
Junio	18,3	5,3	1,41	35,13	35,8	20,2	21,4	50,3	
Julio	22,1	11,3	0	58,03	32,2	15,2	21,3	43,1	
Agosto	12,5	5	0	28,43	31,3	20,7	16,5	46,2	
Septiembre	16,2	8,5	0	43,27	27,4	17,1	15,2	39,7	
Octubre	17,0	3,5	5,78	28,12	23,2	10,5	15,8	30,7	
Noviembre	15,9	0,9	13,11	18,77	28,8	10,7	21,2	36,4	
Diciembre	15,5	2,6	7,12	23,8	37,4	13,4	27,8	47,0	

Tabla A2. Valores de temperatura media mensual y anual ( $T$ , °C) obtenidas del programa *New\_LocClim* para la estancia Cámeron de Chile y para tres sitios de la provincia del Chubut (Argentina): Península de Valdés, Río Mayo y el SE del departamento Florentino Ameghino. Para estimar el error estándar ( $ES$ ) necesario para calcular los límites de confianza inferior (LI) y superior (LS) al 95% se usó el desvío estándar dado por el programa.

Mes	Río Mayo Temperatura media anual= 8,9 °C Coordenadas= 45,7°S 70,3°O				Florentino Ameghino Temperatura media anual = 13,0 °C Coordenadas= 44,3°S 65,8°O			
	$T$ (°C)	( $ES$ )	LI	LS	$T$ (°C)	( $ES$ )	LI	LS
Enero	15,1	2,9	5,88	24,34	19,5	1,5	14,5	24,4
Febrero	14,8	3,14	4,83	24,81	19,2	1,1	15,8	22,5
Marzo	12,4	2,93	3,03	21,67	16,8	0,8	14,3	19,2
Abril	8,8	2,49	0,9	16,74	13,1	1,2	9,4	16,8
Mayo	5,2	2,28	-2,05	12,45	9,8	0,5	8,3	11,2
Junio	2,5	2,37	-5,04	10,04	6,7	0,7	4,5	8,9
Julio	2,3	2,51	-5,66	10,32	6,4	0,4	5,2	7,5
Agosto	3,7	2,27	-3,53	10,91	8,0	0,3	6,9	9,1
Septiembre	6,1	2,36	-1,44	13,58	10,0	0,7	7,7	12,3
Octubre	9,5	2,65	1,02	17,88	12,8	0,8	10,2	15,4
Noviembre	12,1	2,87	2,92	21,18	16,0	1,1	12,6	19,5
Diciembre	14,4	3,13	4,43	24,35	18,1	1,6	13,0	23,3

Mes	Península Valdés Temperatura media anual = 13,3 °C Coordenadas= 42,53°S 63,9°O				Estancia Cámeron Temperatura media anual = 6,2 °C Coordenadas= 53,9°S 69,3°O			
	$T$ (°C)	( $ES$ )	LI	LS	$T$ (°C)	( $ES$ )	LI	LS
Enero	19,8	2,4	12,21	27,41	10,6	0,6	9,2	11,9
Febrero	19,5	1,8	13,75	25,27	10,1	0,6	8,8	11,3
Marzo	17,1	1,1	13,6	20,66	8,5	0,7	7,0	10,1
Abril	13,9	0,6	12,14	15,7	6,4	0,6	5,0	7,7
Mayo	10,1	0,6	8,14	12,14	3,9	0,8	2,1	5,7
Junio	7,1	1,2	3,38	10,76	2,2	1,1	-0,4	4,8
Julio	6,6	0,5	5,09	8,01	1,9	0,9	-0,1	3,8
Agosto	7,8	0,7	5,46	10,1	2,5	0,4	1,6	3,5
Septiembre	10,3	0,9	7,42	13,14	4,2	0,4	3,2	5,1
Octubre	13,0	1,0	9,72	16,28	6,5	0,4	5,6	7,3
Noviembre	15,8	2,1	9,12	22,42	8,0	0,3	7,3	8,6
Diciembre	18,4	2,3	10,98	25,88	9,7	0,4	8,8	10,6

## Apéndice 5 – Descripción del programa *Glimso*

---

*Glimso* (*General Language for the Implementation of Model Simulation and Optimization*) es una aplicación programada en lenguaje Delphi y funciona bajo el Sistema Operativo Windows (versión 7). Este programa permite la ejecución y análisis de modelos de simulación y posee la capacidad de interpretar un lenguaje propio el cual, mediante una sintaxis sencilla, permite la declaración de variables y fórmulas; posee además las tres estructuras básicas de los lenguajes de programación estructurada: secuencia, iteración y selección.

Con el uso de este lenguaje el usuario programa las ecuaciones y dinámica del modelo; al mismo tiempo define las dos principales secciones de todo modelo de simulación: el conjunto de parámetros y el conjunto de variables de salida.

Los parámetros son las variables independientes que alimentan al modelo de simulación mientras que las variables de salida son las variables dependientes producto de la ejecución del modelo de simulación y que corresponden a un cierto conjunto de valores determinados para el conjunto de parámetros.

*Glimso* permite la ejecución del modelo con un juego de valores específicos para el conjunto de parámetros, lo cual permite observar, en una simple ejecución, el resultado del modelo para dicho juego de valores de los parámetros.

El gran potencial de *Glimso* es la batería de herramientas que posee para realizar diferentes análisis sobre un modelo de simulación y así poder estudiar la importancia de cada parámetro del modelo.

Otra herramienta interesante de *Glimso* es la que permite ajustar los valores de parámetros de un modelo de simulación, tal que los valores de las variables de salida se asemejen lo mejor posible a un conjunto de valores específico denominado “datos de campo”. Este proceso, el cual consiste en la minimización de un error por un determinado criterio de “bondad de ajuste”, está implementado en *Glimso* mediante el uso de la heurística PSO (“*Particle Swarm Optimization*”). PSO, utiliza un cúmulo de partículas donde cada una de estas partículas representa un conjunto de valores para los parámetros del modelo y por lo tanto una posible solución al modelo. PSO, va moviendo las partículas por todo el espacio de

búsqueda, reteniendo siempre la mejor solución hallada, la cual corresponde a los valores de los parámetros que producen una salida semejante a los “datos de campo”.

## Apéndice 6 – Programa en *Glimso* para simular las lluvias

---

Programa en *Glimso* para simular las lluvias con distribución gamma o normal y con o sin eventos de sequías (Nota: los valores de los parámetros corresponden a la estancia Cámeron).

### PARAMETERS

## Sentencias que indican tipo de lluvia a usar

Llu = 0 # if Llu = 0, lluvias variables, else con LLuvia = MediaAnualProm

DistPp= 1 # if DistPp= 1 lluvias con distribución Gamma, else distribución Normal

LluSeq = 0 # if LluSeq = 1, lluvias con sequía, else lluvia normal o gamma

## Dato de lluvia de Cámeron (mm/año)

MediaAnualProm = 368.65

DvSt = 66.23

## Parámetros lluvia con distribución Gama de Cámeron

alfa = 30.240216 ##parámetro de forma

sigma = 12.189908 ##parámetro de escala

N = 100

## Parámetros de lluvias con sequias

lim=0.5

IntervaloEntreSequiasProm = 8.8

IntervaloEntreSequiasSD = 5.2

DuracionSequiaProm = 1.44

DuracionSequiaSD = 0.73

IntensidadSequiaProm = 261.9

IntensidadSequiaSD = 62.4

### VARIABLES

Lluvia

LluviaNorm

Est\_LLuv\_Gam

Est\_LLuv\_Norm

LluviaGama

MinAnualProm

MaxAnualProm  
 MediaAnual  
 Sequia275campo  
 Sequia295campo  
 LluviaConSequia  
 CantidadDeSequias  
 PromedioDuracionSequias  
 PromedioIntensidadSequias

*INITIALIZATION*

XGama = dim(N,0)  
 XNorm = dim(N,0)  
 tHumedo = round(rnormal(IntervaloEntreSequiasProm, IntervaloEntreSequiasSD))  
 tSeco = 0  
 intervalosSecos = 0  
 periodosSecos = 0  
 promDurSec = 0  
 promIntSec = 0

*MODEL*

## Simul de lluvias distr gama  
 beta=alfa+1, if alfa<1, else alfa  
 d=beta-(1/3)  
 c=1/((9\*d)^(1/2))  
 for j=1:100 {  
 z=rnormal(0,1)  
 u=runi(0,1)  
 v=(1+c\*z)^3  
 logu= ln(u)  
 logv= ln(v)  
 cond3= 0.5\*(z^2) + d - d\*v+d\*logv  
 unosobrec = -1/c  
 f=1, if z> unosobrec and logu< cond3, else 0  
 if f=1 {

```

    vfinal = v
  }
  else {
#    vvlazo=vlazo(j)
  }
}
v= vfinal
x=d*v
x=x*(runi(0,1))^(1/alfa), if(alfa<1), else x*sigma
XGama(t) = x
LluviaUnif= runi(MediaAnualProm *(1- lim), MediaAnualProm *(1+lim))
LluNorm = rnormal (MediaAnualProm, DvSt)
LluviaNorm = LluNorm, if LluNorm > 0, else 0
XNorm(t) = LluviaNorm
LluviaGama = x
Precip= x, if DistPp= 1, else LluviaNorm
### Para simulación de sequias
MinAnualProm= 220.1
MaxAnualProm= 541.8
MediaAnual= MediaAnualProm
Sequia275campo= 275
Sequia295campo= 295
LluviaNormAcum=LluviaNormAcum+ LluviaNorm
LluviaUnifAcum= LluviaUnifAcum+ LluviaUnif
# descuento un período húmedo
tHumedo = tHumedo - 1
# si terminó el período húmedo establezco el período seco
tSeco = round(rnormal(DuracionSequiaProm, DuracionSequiaSD)), if tHumedo = 0,
else tSeco
intenSequia = rnormal(IntensidadSequiaProm, IntensidadSequiaSD)
#Actualizo estadísticas
intervalosSecos = intervalosSecos + 1, if tHumedo = 0, else intervalosSecos
promDurSec = promDurSec + tSeco, if tHumedo = 0, else promDurSec
promIntSec = promIntSec + intenSequia, if tSeco > 0, else promIntSec

```

```

periodosSecos = periodosSecos + 1, if tSeco > 0, else periodosSecos
# si terminó el período seco establezco el período húmedo
tHumedo = round(rnormal(IntervaloEntreSequiasProm, IntervaloEntreSequiasSD)), if
(tHumedo <= 0) and (tSeco <= 0), else tHumedo
# descuento un período seco
tSeco = tSeco - 1
# Asigno la lluvia dependiendo del período (seco o húmedo)
LluviaConSequia = LluviaNorm, if tHumedo > 0, else intenSequia
LluviaConSequia = LluviaConSequia, if LluviaConSequia > 0, else 0
## Se determina el valor que asume final de la Lluvia
Lluvi = Precip, if (Llu = 0) and (Precip >0), else LluviaConSequia
Lluvia = LluviaConSequia, if LluSeq = 1, else Lluvi

```

#### *FINALIZATION*

```

Est_LLuv_Gam = estbas (XGama)
Est_LLuv_Norm = estbas (XNorm)
medianormalProv= LluviaNormAcum
mediaunifProv= LluviaUnifAcum
medianormal= medianormalProv /t
mediaunif= mediaunifProv /t
CantidadDeSequias = intervalosSecos
PromedioDuracionSequias = promDurSec / intervalosSecos
PromedioIntensidadSequias = promIntSec / periodosSecos

```

## Apéndice 7 – Capacidad de carga estimada por método Rabinovich *et al.* 1991 en base a diferentes valores de CF

Tabla A3. Estimaciones de la capacidad de carga en guanacos/km<sup>2</sup>, según la ecuación propuesta por Rabinovich *et al.*, 1991 [ $K = CF * (PPNA*100)/DR*365$ ] variando los valores de CF. Para el cálculo de la PPNA se usó la fórmula propuesta por Rabinovich *et al.*, 1991 [ $PPNA = 5,313*(R - 66,89)$ ], tal que R es la precipitación en mm/año].

	Precipitación mm/año	PPNA kg/ha/año	CF						
			0,1	0,15	0,2	0,25	0,3	0,35	0,4
Eas. F. Ameghino	165,5	523	8,3	12,4	16,5	20,7	24,8	28,9	33,1
Ea. Cámeron	369,2	1606	25,4	38,1	50,7	63,4	76,1	88,8	101,5
Cabo Dos Bahías	189,4	651	10,3	15,4	20,6	25,7	30,9	36,0	41,1
Península Valdés	228,8	860	13,6	20,4	27,2	34,0	40,8	47,6	54,4
Río Mayo	154	463	7,3	11,0	14,6	18,3	21,9	25,6	29,3

## Apéndice 8 – Script en lenguaje R del análisis de denso-dependencia según método de Dennis y Taper: enfoque frecuentista

---

# Script para análisis de denso-dependencia según metodología de Dennis y Taper 1994 en lenguaje R

#

=====

# Fuente: páginas 103+ de Clark, J. S. 2007. "Statistical Computation for #

#Environmental Sciences in R". Princeton University Press, USA. 142 pp.

setwd("D:\\Guanacos\\ScriptsR")

b <- read.table ("GuaTot.txt",header=T,sep="\t")

attach(b)

y <- log(Guatot)

nt <- length(y) # number of years in time series

time <- seq(1,nt,length=nt)

z <- approx(time[!is.na(y)],y[!is.na(y)],n=nt)\$y

dz <- diff(z) # first difference of log series

ze <- exp(z) # abundance scale

index1 <- c(1:(nt-1)) # time indices for regression parameters

index2 <- c(2:(nt)) # time indices for regression parameters

par(mfrow=c(1,2))

plot(time,z,xlab="Year",ylab="Log population size z(t)", type='l')

plot(z[index1],dz,xlab="Log population size z(t)", ylab="z(t+1) - z(t)",pch=16)

abline(0,0)

# Standard least squares is used to obtain point estimates for parameters b0 and

b1

# from the regression of the change in log density, dz, against density from

previous time step

b1mle <- var(exp(z[index1]),dz)/var(exp(z[index1]))

b0mle <- mean(dz)-b1mle\*mean(exp(dz[index1]))

smle <- sqrt(sum((dz - b0mle - b1mle \* exp(z[index1]))^2)/nt)

c(b0mle, b1mle, smle)

# We draw this line above the previous plot

```

abline(b0mle, b1mle)
# Another more direct way of getting this point estimates in R is:
summary(lm(dz ~ exp(z[index1])))
# ***Attention***: these are not the real standard errors, because the observations
# in this time series are not independent (but the point estimates are fine).
# Now we estimate the parameters of the null model, that has intercept but no
slope:
bnull <- mean(dz)
snull <- sqrt(sum((dz-bnull)^2)/nt)
# The deviance from this pair of nested models is
dev1 <- -2*nt*log(smle/snull)
# We use this estimate of deviance but calculate a P value using a parametric
bootstrap
# and not a chi-square test (because a chi-square test does not apply to non-
independent #observ.
# We first construct a matrix to hold observations
out1 <- matrix(NA,nrow=4,ncol=5,dimnames=list(c('b0','b1','sigma','dev'),
      c('DI','DD','se','0.025','0.975')))
# Now we enter the estimates we have this far
out1[1,1] <- bnull
out1[3:4,1] <- c(snull,dev1)
out1[1:3,2] <- c(b0mle,b1mle,smle)
# The matrix "out" now contains point estimates for the DD and DI models,
# and it has a column to hold results from bootstrap
signif(out1,4)
# We now setup a bootstrap, defining first new objects that will be needed in the
bootstrap loop
nboot <- 2000 # number of resamples
zlgs <- time*0; zlin <- zlgs*0 # arrays to hold simulated series
zlgs[1] <- z[1]; zlin[1] <- z[1]
mleb <- matrix(NA,nrow=nboot,ncol=3) # matrix to hold parameter estimates
devb <- seq(0,0,length=nboot) # vector of deviances

```

```

zseq <- seq(1,max(exp(z)),length=50) # vector to hold predictions
zmat <- matrix(NA,nboot,50)
# We also define several functions to calculate the density
# one step ahead of the two models
ft.linear <- function(xx,b) (xx + b[1]) # exponential
ft.logis <- function(xx,b) (xx + b[1]) + b[2] * exp(xx) # logistic
# The basic structure of the parametric bootstrap loop to test for DD will look like
this:
for (i in 1:nboot) {
  # generate series using null and alternative model estimates
  # determine deviance
  # parameter estimates for DD model
  # predictions
}
# This bootstrap is termed parametric because we generate a time series by
sampling
# from the two normal distributions that were fitted to the actual data. We build up
a
# sample of deviances and we use them to compare against the one calculated from
the
# actual data. In the same loop we build up sample distributions for parameter that
# will be used to generate standard errors, quantiles, and parameter correlations.
for (j in 1:nboot) {
  # generate series using null and alternative model estimates
  for(t in 2:nt) {
    zlin[t] <- ft.linear(zlin[t-1],bnull) + rnorm(1,0,snull)
    zlgs[t] <- ft.logis (zlgs[t-1],c(b0mle,b1mle)) + rnorm(1,0,smle)
  }
  dz1 <- diff(zlin); ze1 <- exp(zlin[index1])
  dz2 <- diff(zlgs); ze2 <- exp(zlgs[index1])
# We determine the deviance using residual variances

```

```

bn <- mean(dz1)          # DI (Density Independent) model fitted to DI
simulation
                        sn <- sqrt(sum((dz1 - bn)^2)/nt)
b1 <- var(ze1, dz1) / var(ze1)    # DD (Density Dependent) model fitted
to DI simulation
                        b0 <- mean(dz1) - b1 * mean(ze1)
                        s2 <- sqrt(sum((dz1 - b0-b1*ze1)^2)/nt)
devb[j] <- 2*nt*log(s2/sn)        # We save deviance estimate
# Parameter estimate for the DD model
mleb[j,2] <- var(ze2,dz2)/var(ze2)
mleb[j,1] <- mean(dz2) - mleb[j,2] * mean(ze2)
mleb[j,3] <- mean((dz2 - mleb[j,1] - mleb[j,2] * ze2) ^2)

# Predictions
zmat[j,] <- mleb[j,1] + mleb[j,2] * exp(zseq) + rnorm(1,0,sqrt(mleb[j,3]))
}
# The quantiles of the bootstrapped parameter values and deviances can be
determined as follows:
par(mfrow=c(2,2))
for (j in 1:3) {
  pardens <- density(mleb[,1],na.rm=T)
  plot(pardens, type='l,col="blue")
  abline(v=quantile(mleb[,1],c(0.025,0.975),na.rm=T),col="red")
  abline(v=out1[j,2])
}
# We can plot a histogram of the deviances, the 95% quantile from the bootstrap,
# and the deviance calculated for the actual data exceeds this bootstrap quantile
hist(devb,probability=T,nclass=20)
abline(v=dev1,col="red")
abline(v=quantile(devb,.95),lty=2)
quantile(devb,0.95)

```

# The standard errors and quantiles for parameter estimates are obtained using  
apply the function

```
out1[1:3,3] <- apply(mleb,2,sd)
```

```
out1[1:3,4:5] <- t(apply(mleb,2,quantile,c(.025,.975)))
```

```
signif(out1,3)
```

# The parameter correlations are given by cor(mleb) which yields the expected  
(sometimes negative)

# correlation between b0 and b1, and (sometimes) no correlation with sigma.

```
cor(mleb)
```

## Apéndice 9 – Análisis de denso-dependencia y clima por método de Dennis y Taper (1994): enfoque Bayesiano

---

En este análisis se realizó asumiendo que los conteos de población se obtuvieron con errores, y por lo tanto se define la variable aleatoria de  $\mathbf{O}_t$  para los recuentos de la población en un momento  $t$  dado. Dado que el tamaño real de la población se considera desconocida, se definió la variable aleatoria  $N_t$  para el tamaño de la población en un momento dado. La probabilidad condicional de una observación de los recuentos en el tiempo  $t \sim 0, 1, 2, \dots, \mathbf{T}$ , donde  $\mathbf{T}$  es el último año de muestreo, se da por el modelo de observación binomial negativa,

$$P(O_t = o_t | r_t) = \frac{\Gamma(o_t + r_t) p^{r_t} (1-p)^{o_t}}{o_t! \Gamma(r_t)} \quad 40$$

donde  $p$  es la probabilidad de que se detecte un solo individuo, y  $r_t$  es un parámetro de tamaño. La media teórica de la variable aleatoria de los recuentos es:  $E[O_t | n_t] = n_t$ , y su varianza  $Var[O_t] = \sigma^2_t$ . Siguiendo la notación de Lindén y Mäntyniemi (2011), se obtiene que  $r_t = (n_t^2) / (s^2_t - n_t)$  y la probabilidad queda dada por  $p = n_t / s^2_t$ , lo cual simplifica el parámetro de tamaño a  $r_t = n_t / (1/p - 1)$  y la varianza pasa a ser  $s^2_t = n_t / p$ . Se usó el modelo binomial negativo para dar cuenta de la sobre-dispersión potencial en los recuentos (Ver Hoef y Boveng, 2007; Lindén y Mäntyniemi, 2011).

Por otra parte, la probabilidad condicional de un tamaño de población  $N_t$  está dada por un proceso de Poisson:

$$P(N_t = n_t | \lambda_t) = \frac{\lambda_t^{n_t} e^{-\lambda_t}}{n_t!} \quad 41$$

donde el valor esperado del tamaño poblacional al tiempo  $t$  está dado por:  $E[N_t | I_t] = I_t$ . El tamaño poblacional esperado a  $t > 0$ , es una función del tamaño poblacional esperado a  $t-1$ , y está dado por la función de crecimiento poblacional:

$$\lambda_t = f(n_{t-1} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{x}_t), \quad t = 1, 2, \dots, T \quad 42$$

donde  $\boldsymbol{\beta}$  es el vector de los parámetros a ser estimados y  $\mathbf{x}_t$  es el vector de las covariables. La verosimilitud conjunta de los vectores  $\mathbf{o}$  y  $\mathbf{n}$  de las observaciones y el tamaño poblacional, respectivamente, está dado por:

$$\begin{aligned}
P(\mathbf{o}, \mathbf{n} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{X}, p) &= \overbrace{Pois [n_0 | \lambda_t] \prod_{t=1}^T Pois [n_t | f(n_{t-1} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{x}_t)]}^{\text{Modelo de procesos}} \\
&\times \overbrace{\prod_{t \in V} NB (o_t | n_t, p)}^{\text{Modelo de datos}}
\end{aligned} \tag{43}$$

donde  $\mathbf{V}$  es el subconjunto de los años para los que se obtuvieron recuentos,  $\mathbf{X}$  es la matriz de diseño  $T \times k$  que contiene las covariables para todos los años, y  $k$  es el número total de parámetros en el vector  $\boldsymbol{\beta}$ . La probabilidad *a posteriori* para todas las incógnitas viene dada por:

$$P(\mathbf{n}, \boldsymbol{\beta}, p | \mathbf{o}) \propto \overbrace{P(\mathbf{o}, \mathbf{n} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{X}, p)}^{\text{Verosimilitud}} \times \overbrace{P(\boldsymbol{\beta} | \boldsymbol{\beta}_p, \boldsymbol{\delta}_p) P(p | s_1, s_2)} \tag{44}$$

donde  $\boldsymbol{\beta}_p$  es un vector de parámetros *a priori* promedio y  $\boldsymbol{\delta}_p$  es una matriz *a priori* de covarianza para los parámetros de crecimiento en la ecuación 43, mientras  $s_1$  y  $s_2$  son los *a priori* para la probabilidad  $p$ .

Se utilizó un algoritmo de cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC) que combina el muestreo Metropolis (Metropolis *et al.*, 1953; Clark, 2007) para los parámetros de crecimiento de la población  $\boldsymbol{\beta}$ , el tamaño poblacional latente  $\mathbf{n}$ , y el muestreo directo de la probabilidad  $p$  en el llamado “modelo de datos” (“*data model*”) (Clark 2007). Se utilizaron distribuciones normales *a priori* para los parámetros de crecimiento poblacional tal que  $\boldsymbol{\beta} \sim N_k(\boldsymbol{\beta}_p, \boldsymbol{\delta}_p)$ , y se usó un *a priori* beta conjugado para  $p$  tal que;

$$P(p | \mathbf{n}, \mathbf{o}, s_1, s_2) \propto \text{Beta} \left[ p \mid s_1 + \sum_{t \in V} r_t ; s_2 + \sum_{t \in V} o_t \right] \tag{45}$$

Se simularon diez cadenas paralelas de 210000 iteraciones, con una finalización en la simulación 10001 y se filtraron las secuencias resultantes cada 200 pasos para reducir la autocorrelación serial. Cada cadena se inició a partir de diferentes valores iniciales. Se utilizó la escala potencial de reducción y se calculó la reducción potencial de escala para evaluar la convergencia (Gelman *et al.*, 2004).

Se construyeron también dentro del muestro MCMC las distribuciones predictivas para las observaciones mediante el muestreo de un nuevo conjunto de predictores  $\mathbf{o}, \mathbf{o}'$ , integrada a través de las densidades posteriores de los parámetros,

$$P(\mathbf{o}'|\mathbf{o}) = \iint \dots \int P(\mathbf{o}'|\boldsymbol{\beta}, p)P(\boldsymbol{\beta}, p|\mathbf{o}) d\beta_0 \dots d\beta_{k-1} dp \quad 46$$

Esta integral se evalúa numéricamente a partir de que predicciones esperadas y son calculadas como:

$$E[\mathbf{o}'|\mathbf{o}] = \frac{1}{M} \sum_{m=1}^M E[\mathbf{o}'|\widehat{\boldsymbol{\beta}}_m, \widehat{p}_m] \quad 47$$

donde  $\widehat{\boldsymbol{\beta}}_m$  y  $\widehat{p}_m$  son los parámetros estimados en el paso  $m$ . Con (48) se predicen  $\mathbf{o}'$  en todos los  $m$  pasos restantes del MCMC para un total de  $M= 10000$ , y luego se calcula la media y la cuantiles para cada observación para construir intervalos de predicción. Se usaron estas distribuciones predictivas para la selección del modelo por el cálculo de la pérdida de la capacidad de predicción ( $D_m$ ) (Gelfand y Ghosh, 1998), que combina una medida de la bondad del ajuste del modelo basado en la suma de cuadrados,

$$G_m = \sum_{t \in V} (E[\mathbf{o}'|\mathbf{o}] - \mathbf{o}_t)^2 \quad 48$$

con una medida de dispersión modelo (o término de penalización), medida como la varianza de predicción,

$$P_m = \sum_{t \in V} \text{VAR}[\mathbf{o}'_t|\mathbf{o}_t] \quad 49$$

El modelo seleccionado es el que presenta el valor  $D_m = G_m + P_m$ , más bajo. Esta aproximación tiene la ventaja sobre los métodos más tradicionales como el uso del criterio información de Akaike (AIC) ya que no se basa únicamente en una medida de la bondad del ajuste y un término de penalización, sino que evalúa la capacidad predictiva del modelo y penaliza el exceso de ajuste basado en la propagación de las distribuciones predictivas (Clark, 2007). Por lo tanto, las covariables relevantes que pueden ser descartadas automáticamente en un método tradicional pueden todavía ser consideradas siempre y cuando su efecto sea significativo.

Para evaluar si la población de guanacos de la estancia Cámeron (Chile) es regulada por denso- dependencia, precipitación y/o temperatura de invierno, se definió la función  $f(.)$  en la ecuación 48 como una función de crecimiento exponencial discreta de la forma,

$$\begin{aligned} \mathbf{E}[n_t] &= \mathbf{f}(n_{t-1}|\boldsymbol{\beta}) \\ &= n_{t-1} \text{EXP}(x_t^T \boldsymbol{\beta}), t = 1, 2, \dots, T \end{aligned} \quad 50$$

donde  $\boldsymbol{\beta} = \{\beta_0, \dots, \beta_{k-1}\}$  y  $x_t^T$  es el vector transpuesto de covariables. Se pusieron a prueba una serie de modelos anidados, comenzando con un modelo simple de crecimiento exponencial de la forma  $E[n_t] = n_{t-1} \exp[\beta_0]$ , donde  $\beta_0$  corresponde a la tasa intrínseca de crecimiento de la población. Este modelo más simple implica que la población no está regulada por denso- dependencia por lo tanto es un modelo denso-independiente. Las covariables se pueden incluir como:

$$E[n_t] = n_{t-1} \text{EXP}[\beta_0 + \sum_{j=1}^{k-1} \beta_j x_{j,t}] \quad 51$$

donde  $x_{j,t}$  es la  $j^{\text{ava}}$  covariable ambiental. Para estimar el efecto de denso- dependencia se extiende la ecuación 53 basada en modelo de crecimiento poblacional de Ricker, el cual tiene la siguiente forma,

$$E[n_t] = n_{t-1} \text{EXP}[\beta_0 + \beta_1 n_{t-1} + \sum_{j=1}^{k-1} \beta_j x_{j,t}] \quad 52$$

donde  $\beta_1$  es el parámetro que estima intensidad de la denso- dependencia en el crecimiento poblacional.

Todos estos análisis estadísticos se llevaron a cabo en lenguaje R (Team, 2007, [www.R-project.org](http://www.R-project.org)).

La capacidad de carga promedio durante un tiempo dado,  $K$ , está dada por:

$$K = (\beta_0 + \sum_{j=2}^{k-1} \beta_j \bar{x}_j) / \beta_1 \quad 53$$

donde  $\bar{x}_j$  es el valor promedio de la  $j^{\text{ava}}$  covariable dentro de un intervalo de tiempo particular.

Resultado del análisis de estimación de la denso-dependencia, enfoque bayesiano

El modelo de Ricker seleccionado utilizando como criterio la minimización de la pérdida de capacidad predictiva (“*predictive loss*”) incluyó el efecto de denso-dependencia, la temperatura invernal y la densidad de las ovejas, como significativas, ya que las densidades *a posteriori* condicionales de estas tres variables independientes fue significativamente diferente de cero.

Tabla A4. Valores promedios estimados e intervalos de confianza (IC) para los parámetros incluidos en el modelo de Ricker con menor pérdida de capacidad predictiva.

Parámetro	Símbolo	Media	2,50% IC	97,50% IC
Intercepto	$\beta_0$	0,366	0,336	0,394
Densidad*	$\beta_1$	-0,408	-0,432	-0,383
Temperatura	$\beta_2$	0,158	0,146	0,169
Ovejas	$\beta_3$	-0,246	-0,276	-0,216
Probabilidad	p	0,501	0,500	0,502

\* para su mejor visualización el valor estimado de los parámetros fue multiplicado por  $10^6$ .

## Apéndice 10 – Estimación de los coeficientes de la matriz a partir del ajuste al modelo matricial

Resultados del ajuste mediante la herramienta Solver de Excel para los 34 años de datos de las poblaciones de guanacos silvestres de la estancia Cámeron. Los cuatro parámetros de la matriz de proyección eran modificadas por Solver año a año, con las siguientes restricciones:  $a_{13}$  (fecundidad)  $\leq 0,5$  y  $a_{21}$ ,  $a_{32}$  y  $a_{33} \leq 0,99$ .

Tabla A5. Estimación de los valores de la fecundad de las hembras adultas,  $a_{13}$  (♀/♀/ año) y de la supervivencia anuales de las crías,  $a_{21}$ ; juveniles,  $a_{32}$ ; y adultas,  $a_{33}$ , con la herramienta Solver. La función objetivo del ajuste por fue minimizar la suma de los SSE (suma de la diferencia cuadrática) entre las población esperadas (i.e. modelo) y observadas (i.e. campo) de la clase cría y de la clase (juvenil+adultos).  $Pob.T esp$  y  $Pob.T obs$  son la población total esperada y observada, respectivamente.

Años	$a_{13}$	$a_{21}$	$a_{32}$	$a_{33}$	Población ♀ esperada				$Pob.T esp.$	Pobl.♀ observada		$Pob.T obs.$
					Crías	Juv	Ad	(Ad+Ju)		Crías	(Ad+Ju)	
1977	0,28	0,90	0,99	0,99	191	107	2389	2496	5372	191	2496	5372
1978	0,15	0,99	0,99	0,99	673	171	2471	2642	6629	365	2508	5744
1979	0,28	0,99	0,99	0,99	374	666	2615	3282	7312	125	3345	6940
1980	0,24	0,99	0,99	0,99	731	370	3249	3619	8700	104	3243	6693
1981	0,09	0,99	0,99	0,99	792	724	3583	4307	10.198	0	4149	8297
1982	0,08	0,68	0,82	0,97	330	784	4264	5048	10.756	321	5847	12.334
1983	0,09	0,68	0,80	0,97	325	226	4791	5017	10.683	315	5020	10.670
1984	0,11	0,67	0,80	0,95	431	220	4823	5043	10.949	430	5043	10.945
1985	0,15	0,66	0,81	0,96	545	288	4775	5063	11.216	544	5066	11.219
1986	0,18	0,67	0,80	0,94	703	360	4821	5181	11.768	702	5183	11.771
1987	0,17	0,67	0,81	0,98	873	471	4821	5291	12.328	873	5288	12.323
1988	0,18	0,69	0,86	0,99	799	585	5131	5716	13.030	798	5715	13.027
1989	0,22	0,70	0,85	0,99	912	553	5586	6138	14.100	911	6136	14.094
1990	0,17	0,99	0,99	0,99	1245	641	5992	6632	15.755	956	6346	14.604
1991	0,23	0,99	0,99	0,99	1031	1233	6566	7799	17.659	914	7974	17.775
1992	0,12	0,62	0,76	0,73	1525	1021	7721	8741	20.533	1527	8860	20.774
1993	0,19	0,99	0,99	0,99	909	952	6442	7395	16.607	859	7346	16.410
1994	0,14	0,99	0,99	0,99	1218	900	7321	8221	18.876	880	7933	17.626
1995	0,16	0,64	0,81	0,93	1037	1206	8138	9344	20.761	1038	9685	21.445
1996	0,24	0,60	0,81	0,93	1326	662	8569	9231	21.115	1326	9230	21.111
1997	0,32	0,99	0,99	0,99	2090	800	8470	9270	22.720	1604	8785	20.777
1998	0,27	0,60	0,81	0,89	2752	2069	9177	11.246	27.996	2752	11.737	28.978
1999	0,38	0,64	0,82	0,96	2455	1648	9803	11.451	27.812	2456	11.449	27.809
2000	0,25	0,99	0,99	0,99	3690	1564	10.807	12.370	32.119	2891	11.576	28.935

2001	0,22	0,66	0,82	0,95	2719	3653	12.246	15.899	37.237	2719	16.702	38.841
2002	0,22	0,58	0,80	0,85	2735	1794	14.649	16.443	38.355	2736	16.446	38.363
2003	0,36	0,99	0,99	0,99	3240	1597	13.956	15.553	37.585	1911	14.225	32.273
2004	0,28	0,99	0,99	0,99	4958	3207	15.398	18.605	47.125	3287	18.276	43.128
2005	0,14	0,66	0,81	0,91	4287	4908	18.419	23.327	55.227	4285	25.013	58.597
2006	0,20	0,65	0,82	0,98	2626	2839	20.763	23.602	52.457	2626	23.602	52.456
2007	0,25	0,65	0,82	0,93	4092	1705	22.648	24.354	56.892	4093	24.354	56.895
2008	0,24	0,66	0,82	0,84	5561	2662	22.444	25.106	61.334	5560	25.107	61.334
2009	0,21	0,63	0,78	0,66	5492	3664	21.091	24.755	60.494	5490	24.754	60.488
2010	0,17	0,99	0,99	0,99	4344	3478	16.858	20.336	49.360	3197	19.189	44.773
2011					2894	4300	20.133	24.433	54.655	2894	25.592	56.973
Median	0,20	0,68	0,82	0,98								
Prom.	0,21	0,79	0,89	0,95								

Tabla A6. Valores estimados de los coeficientes del modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras a la población de guanacos de la Ea. Cámeron.  $a_{13}$ : fecundidad de las hembras adultas ( $\text{♀}/\text{♀}/\text{año}$ ),  $a_{21}$ : supervivencia anual de las crías,  $a_{32}$ : supervivencia anual de las juveniles;  $a_{33}$ : supervivencia anual de las adultas. Se muestran también los valores de las tres clases de edad que resultaron del mejor ajuste, así como las poblaciones totales esperadas por el modelo y observada. La población total del modelo se estimó multiplicando la población total de hembras por 2.

Años	$a_{13}$	$a_{21}$	$a_{32}$	$a_{33}$	Población ♀ esperada			Pobl. T esp.	Pobl. T obs.
					Crías	Juv.	Ad		
1977	0,47	0,57	0,80	0,65	191	107	2389	5372	5372
1978	0,50	0,99	0,81	0,88	1119	109	1649	5753	5744
1979	0,06	0,89	0,99	0,99	824	1108	1531	6927	6940
1980	0,37	0,67	0,99	0,99	96	736	2613	6889	6693
1981	0,50	0,99	0,99	0,99	971	64	3315	8701	8297
1982	0,35	0,59	0,79	0,73	1658	962	3345	11.929	12.334
1983	0,38	0,62	0,83	0,85	1175	970	3190	10.670	10.670
1984	0,38	0,61	0,82	0,83	1217	728	3527	10.945	10.945
1985	0,38	0,62	0,83	0,87	1327	748	3535	11.219	11.219
1986	0,38	0,62	0,83	0,87	1352	827	3706	11.771	11.771
1987	0,39	0,62	0,83	0,87	1405	837	3920	12.323	12.323
1988	0,38	0,65	0,83	0,91	1530	870	4114	13.027	13.027
1989	0,33	0,60	0,84	0,91	1583	990	4474	14.094	14.094
1990	0,47	0,67	0,91	0,97	1462	943	4898	14.604	14.604
1991	0,46	0,67	0,84	0,97	2305	978	5604	17.775	17.775
1992	0,29	0,57	0,77	0,59	2576	1554	6257	20.774	20.774
1993	0,36	0,59	0,85	0,96	1838	1456	4911	16.410	16.410
1994	0,50	0,68	0,86	0,94	1773	1077	5963	17.626	17.626
1995	0,28	0,73	0,82	0,85	2981	1210	6531	21.445	21.445
1996	0,19	0,42	0,91	0,98	1836	2171	6548	21.111	21.111

1997	0,50	0,99	0,99	0,99	1219	763	8407	20.778	20.777
1998	0,30	0,68	0,81	0,82	4203	1207	9078	28.977	28.978
1999	0,24	0,53	0,97	0,99	2679	2838	8387	27.809	27.809
2000	0,50	0,79	0,99	0,99	1983	1424	11.061	28.935	28.935
2001	0,50	0,99	0,74	0,52	5530	1569	12.322	38.842	38.841
2002	0,03	0,58	0,89	0,99	6161	5475	7545	38.362	38.363
2003	0,46	0,75	0,99	0,99	261	3569	12.326	32.314	32.273
2004	0,50	0,99	0,99	0,99	5673	195	15.737	43.210	43.128
2005	0,34	0,58	0,78	0,75	7868	5617	15.772	58.514	58.597
2006	0,37	0,61	0,82	0,94	5350	4588	16.290	52.456	52.456
2007	0,41	0,61	0,80	0,86	6108	3257	19.082	56.895	56.895
2008	0,37	0,65	0,79	0,79	7840	3710	19.117	61.334	61.334
2009	0,23	0,47	0,75	0,61	7139	5093	18.012	60.488	60.488
2010	0,50	0,74	0,98	0,99	4172	3391	14.824	44.773	44.773
2011					7412	3079	17.996	56.973	56.973
Mediana	0,38	0,64	0,83	0,91					
Promedio	0,37	0,69	0,87	0,88					

Se realizó el mismo análisis usando los datos aportado por Franklin y Fritz (1991), quienes llevaron a cabo censos anuales de poblaciones de guanacos (desde 1976 hasta 1984) en el Parque Torres del Paine al sur de Chile (72°55' O; 51°3'S).

Tabla A7. Valores estimados de los coeficientes del modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras base a los datos de campo de Franklin y Fritz (1991), desde 1976 hasta 1984 en el parque Torres del Paine, Chile.  $a_{13}$ : fecundidad de las hembras adultas ( $\text{♀} / \text{♀} / \text{año}$ ),  $a_{21}$ ,  $a_{32}$  y  $a_{33}$ : supervivencia anual de crías, juveniles y las adultas, respectivamente. Se muestran también los valores de las tres clases de edad que resultaron del mejor ajuste, así como las poblaciones totales esperadas por el modelo y observada. La población total modelo se estimó multiplicando la población total de hembras por 2.

Años	$a_{13}$	$a_{21}$	$a_{32}$	$a_{33}$	Población ♀ esperada			Pobl. T esp.	Pobl. T obs
					Crías	Ju.	Ad		
1976	0,00	0,03	0,72	0,78	30	13	61	104	98
1977	0,50	0,99	0,99	0,99	0	1	57	57	56
1978	0,00	0,99	0,99	0,99	28	0	57	85	58
1979	0,16	0,61	0,99	0,99	0	28	56	84	76
1980	0,50	0,99	0,99	0,99	9	0	84	93	15
1981	0,48	0,84	0,83	0,97	42	9	83	133	210
1982	0,47	0,75	0,75	0,88	39	35	88	162	162
1983	0,48	0,79	0,76	0,88	41	29	103	174	174
1984					50	33	114	196	196
Mediana	0,48	0,82	0,91	0,98					
Promedio	0,32	0,75	0,88	0,93					

## Apéndice 11 – Resultados de las nueve funciones de denso-dependiente analizados

Tabla A8. Comportamiento de los nueve modelos de denso-dependencia para los mismos tamaños poblacionales (guanacos/km<sup>2</sup>). Los valores de densidad de la primera columna se obtienen de un modelo se obtiene a partir de un modelo logístico clásico. “a” y “b” son los parámetros de los modelos, los lugares donde esos valores no están especificados (-) se debe a que los modelos no usan dichos parámetros. Los modelos están numerados de 1 - 9, donde (1) Varley y Gradwell (1960); (2): MacFadyen (1963); (3): Skellam (1951); (4): Maynard y Slatkin (1973); (5): Hassell (1975); (6): Bellows (1981); (7): Ullyett (1950); (8): Miller (2002); y (9): Miller con  $\theta$  (2002).

	Modelo								
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
a=	-	0,01	0,1	0,0001	1	0,1	5	-	
b=	0,5	-	-	2,5	10	0,2	0,15	-	$\theta=0,5$
1,00	1,000	0,990	0,909	1,000	0,981	1,000	0,992	0,980	0,995
1,73	0,759	0,983	0,852	1,000	0,969	1,000	0,991	0,965	0,991
2,99	0,578	0,971	0,770	1,000	0,949	0,998	0,990	0,940	0,984
5,10	0,443	0,950	0,662	1,000	0,921	0,994	0,986	0,898	0,972
8,53	0,342	0,918	0,540	0,999	0,884	0,979	0,976	0,829	0,951
13,84	0,269	0,871	0,419	0,997	0,840	0,931	0,949	0,723	0,917
21,32	0,216	0,808	0,319	0,990	0,796	0,810	0,858	0,573	0,862
30,57	0,181	0,737	0,247	0,972	0,756	0,598	0,604	0,389	0,777
39,44	0,159	0,674	0,202	0,942	0,726	0,376	0,286	0,211	0,660
45,69	0,148	0,633	0,180	0,913	0,709	0,244	0,135	0,086	0,520
48,64	0,143	0,615	0,171	0,897	0,702	0,192	0,091	0,027	0,382
49,63	0,142	0,609	0,168	0,891	0,700	0,176	0,080	0,007	0,269
49,91	0,142	0,607	0,167	0,889	0,699	0,172	0,077	0,002	0,187
49,97	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,129
49,99	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,089
49,99	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,062
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,043
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,029
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,020
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,014
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,010
50,00	0,141	0,607	0,167	0,889	0,699	0,171	0,076	0,000	0,007

## Apéndice 12 – Modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras (3x3) en lenguaje *Glimso*

---

Programa preparado para el lenguaje *Glimso* utilizado para la simulación de poblaciones silvestres de guanacos en base al modelo poblacional matricial de tres clases de edad y sólo hembras

### **PARAMETERS**

## se declara la densidad inicial de guanacos en guanacos/km<sup>2</sup>

DensInicial = 2.7

DensOve= 0            ##densidad inicial de ovejas

LLUVIA= 369.2        ## mm/año

Area= 2000

#Coeficientes de la matriz

FecHA=        0.21            #fecundidad crías ♀/♀

SupCH=        0.75            #supervivencia de crías

SupHJ=        0.87            #supervivencia de juveniles

SupHA=        0.94            #supervivencia de adultas

## Parámetros de *DDf* (factor de denso-dependencia)

a= 1.41

b= 16.81

## Parámetros de *Clf* (factor clima)

c= 1.2

LimDD = 0.1

CF= 0.1                    ## factor consumo para estimar K

DR = 1.734                ## requerimiento dietario

EqO\_G = 1.6                # 1 guanacos equiv a 1.6 ovejas

### **VARIABLES**

PPNA

DensHC

DensHJ

DensHA

DensCT

DensJT

DensAT

DensPTT

### **INITIALIZATION**

DensInicialHem = DensInicial/2

# Proporción de clases de edades estimados por Soto 2010

PG1= 0.15

PG2= 0.10

PG3= 0.75

G= dim(3,0)

m= dim(3, 3, 0)

m(1,3)=FecHA

m(2,1)=SupCH

m(3,2)=SupHJ

m(3,3)=SupHA

G(1)= DensInicialHem \* PG1

G(2)= DensInicialHem \* PG2

G(3)= DensInicialHem \* PG3

# Inicializo las variables para determinar la tasa máxima y su respectiva densidad poblacional

FdeltaF = 1

### **MODEL**

PPNA= 5.313\* (LLUVIA - 66.89)

KAmbiental= CF \* (PPNA\*100)/(DR\*365)

### Simulación población guanacos

DensKBloqOv = DensOve/ EquivaOvGua

KDispGuaDens=KAmbiental-DensKBloqOv, if KAmbiental-DensKBloqOv >0, else 0

KGP= KDispGuaDens/KAmbiental

DensHC= G(1), if t=1, else DensHC

DensHJ= G(2), if t=1, else DensHJ

DensHA= G(3), if t=1, else DensHA

DensCT= DensHC\*2

DensJT= DensHJ\*2

DensAT= DensHA\*2

DensPTT= DensAT + DensJT + DensCT

Klibre= KDispGuaDens - DensPTTpreCosecha

G(1)= DensHC

G(2)= DensHJPostC

G(3)= DensHAPostC

DensHTpreM= G(1) + G(2)+ G(3)

DensPTT= DensHTpreM \* 2

DensPTTProp2= (DensPTTpreM/ KDispGuaDens), if KDispGuaDens > 0, else 0

DensPTTProp= DensPTTProp2, if DensPTTProp2 <2, else 2

Fdelta1= 1/(1+EXP((DensPTTProp-a)\*b))

DDf= Fdelta1, if (Fdelta1 >LimDD) and (KDispGuaDens > 0), else LimDD

R= 1 + ((Lluvia - MediaAnualProm) / MediaAnualProm)).

Clf = c \* R

m(1,3)=FecHA \* Clf

m(2,1)= SupCH

m(3,2)=SupHJ

m(3,3)=SupHA \* DDf

# Se hace el cálculo de la reproducción en base a la matriz de proyección

G= m\*G

DensHCpostM= G(1)

DensHJpostM= G(2)

DensHApostM= G(3)

DensHTTpostM= G(1)+G(2)+G(3)

DensPTTpostM= DensHTTpostM \* 2

DensCTpostM= DensHCpostM \*2

DensJTpostM = DensHJpostM \*2

DensATpostM = DensHApostM\*2

PobTotalpostM = DensPTTpostM \* Area

**FINALIZATION**

## Apéndice 13 – Modelo poblacional matricial de tres clases de edad y dos sexos (5x5) en lenguaje *Glimso*

---

Programa preparado para el lenguaje *Glimso* utilizado para la simulación de poblaciones silvestres de guanacos en base al modelo poblacional matricial de 5x5 (tres clases de edad y dos sexos), con estructura de harenes.

### **PARAMETERS**

DensInicial = 2.69 #densidad inicial de guanacos  
DensOve= 0 #densidad ovejas  
LLUVIA= 369.2 #mm/año  
Area= 2000  
Alpha= 0.05 #coeficiente de transición de macho soltero a relincho  
Beta= 0 #coeficiente de transición de macho relincho a soltero  
Gamma= 0.5 # proporción de ♀ en la población  
FecHA= 0.72 #fecundidad en crías totales x hembra adulta  
SupC= 0.66  
SupJ= 0.803  
SupA= 0.87  
EquivaOvGua=1.65 # equivalencia guanco-oveja según hábito alimenticio  
CF= 0.2  
DR= 1.74 #Requerimiento Dietario de los guanacos (kgMS/indiv/día)  
LimDD=0.1  
a= 0.793855554 #parámetro función DD sacado  
b= 3.74469395

### **VARIABLES**

PPNA  
KAmbiental  
KDispGuaDens  
DensC  
DensJ  
DensSolt  
DensRel  
DensHAD

DensPTTpostM

DensPTTpreM

Fdelta

### **INITIALIZATION**

DensInicialHem = DensInicial/2

# Proporción de clases de edades estimada para el 2002 (ver "Prueba alpha, beta y #gamma.xlsx")

PG1= 0.16

PG2= 0.14

PG3= 0.42

PG4= 0.05

PG5= 0.23

G= dim(5,0)

m= dim(5, 5, 0)

m(1,5)=FecHA

m(2,1)= SupC

m(3,2)= SupJ \* (1 - Gamma) #SupJuvenil Macho

m(3,3)= SupA - Alpha #SupSol

m(3,4)= Beta

m(4,3)= Alpha

m(4,4)= SupA - Beta #SupRel

m(5,2)= SupJ \* Gamma #SupJuvenil Hembras

m(5,5)= SupA

G(1)= DensInicial \* PG1

G(2)= DensInicial \* PG2

G(3)= DensInicial \* PG3

G(4)= DensInicial \* PG4

G(5)= DensInicial \* PG5

# Inicializo las variables para determinar la tasa máxima y su respectiva densidad

#poblacional

FdeltaF = 1

TasaMax1= 0

DensTasaMax1= 0

### **MODEL**

PPNA= 5.313\* (LLUVIA - 66.89)  
 KAmbiental= CF \* (PPNA\*100)/(DR\*365)  
 ### Simulación población guanacos  
 DensKBloqOv = DensOve/ EquivaOvGua  
 KDispGuaDens=KAmbienta -DensKBloqOv, if KAmbiental - DensKBloqOv >0, else 0  
 KGP= KDispGuaDens/KAmbiental  
 DensC= G(1)  
 DensJ= G(2)  
 DensSol= G(3)  
 DensRel= G(4)  
 DensHAd= G(5)  
 DensAT = DensSolt + DensRel + DensHAd  
 DensPTTpreCosecha= DensAT + DensJ + DensC  
 G(1)= DensC  
 G(2)= DensJ  
 G(3)= DensSol  
 G(4)= DensRel  
 G(5)= DensHemT  
 HaremPreM= (DensHemT + (DensJ \* 0.5)) / DensRel  
 DensPTTpreM= DensC + DensJ + DensSol + DensRel + DensHemT  
 DensPTTProp2= (DensPTTpreM/ KDispGuaDens), if KDispGuaDens > 0, else 0  
 DensPTTProp= DensPTTProp2, if DensPTTProp2 <2, else 2  
 Fdelta1= 1/(1+EXP((DensPTTProp-a)\*b))  
 Fdelta= Fdelta1, if (Fdelta1 >LimDD) and (KDispGuaDens > 0), else LimDD  
 m(1,5)=FecHA \* Fdelta  
 m(2,1)= SupC  
 m(3,2)= SupJ \* (1 - Gamma) #SupJuvenil Macho  
 m(3,3)= SupA - Alpha #SupSol  
 m(3,4)= Beta  
 m(4,3)= Alpha  
 m(4,4)= SupA - Beta #SupRel  
 m(5,2)= SupJ \* Gamma #SupJuvenil Hembras  
 m(5,5)= SupA  
 # Se hace el cálculo de la reproducción en base a la matriz de proyección

$$G = m \cdot G$$

$$\text{DensCpostM} = G(1)$$

$$\text{DensJpostM} = G(2)$$

$$\text{DensSolpostM} = G(3)$$

$$\text{DensRelpostM} = G(4)$$

$$\text{DensHApostM} = G(5)$$

$$\text{DensPTTpostM} = G(1) + G(2) + G(3) + G(4) + G(5)$$

$$\text{HaremPostM} = (\text{DensHApostM} + (\text{DensJpostM} \cdot 0.5)) / \text{DensRelpostM}$$

$$\text{PobTotalpostM} = \text{DensPTTpostM} \cdot \text{Area}$$

### **FINALIZATION**

$$\text{TasaMaxFinal} = \text{TasaMax1}$$

$$\text{DensTasaMaxFinal} = \text{DensTasaMax1}$$

## Apéndice 14 – Resultados de los ensayo de simulación de la aplicación de las reglas de escapes fijos a las estancias del Departamento Florentino Ameghino

Tabla A9. Resultados de la aplicación de las reglas de manejo a la estancia El Salpu en la Provincia del Chubut (Argentina), con simulaciones de 20 años. Densidad total de guanacos 2,4G/km<sup>2</sup>.

Estancia El Salpu	Lluvias anuales constantes			Lluvias variables históricas			Lluvias aleatorias con sequía		
	Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =	
		13	19		13	19		13	19
Primer año de cosecha	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Años de cosecha en 20 años de manejo	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Densidad poblacional (promedio)	5,81	-	-	5,25	-	-	4,32	-	-
Densidad poblacional (CV%)	43,46	-	-	37,62	-	-	33,78	-	-
Densidad proporcional al K (promedio)	0,24	-	-	0,28	-	-	0,30	-	-
Densidad proporcional al K (CV%)	43,05	-	-	100,45	-	-	99,79	-	-
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (promedio)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (CV %)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Extracción poblacional acumulada en 20 años	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Factor de denso-dependencia (promedio)	0,88	-	-	0,79	-	-	0,74	-	-
Factor de denso-dependencia (CV %)	4,58	-	-	31,43	-	-	39,04	-	-

Tabla A10. Resultados de la aplicación de las reglas de manejo a la estancia La Margarita en la Provincia del Chubut (Argentina), con simulaciones de 20 años. Densidad total de guanacos 8,4G/km<sup>2</sup>.

Estancia La Margarita	Lluvias anuales constantes			Lluvias variables históricas			Lluvias aleatorias con sequía		
	Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =	
		10	16		10	16		10	16
Primer año de cosecha	-	4	16	-	-	-	-	-	-
Años de cosecha en 20 años de manejo	-	17	4	-	-	-	-	-	-
Densidad poblacional (promedio)	13,37	10,32	13,31	11,55	-	-	9,69	-	-
Densidad poblacional (CV%)	20,18	5,61	19,70	15,26	-	-	10,59	-	-
Densidad proporcional al	0,67	0,51	0,67	0,74	-	-	0,80	-	-

<i>K</i> (promedio)									
Densidad proporcional al <i>K</i> (CV%)	19,85	3,85	19,33	73,17	-	-	83,35	-	-
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (promedio)	-	0,45	0,05	-	-	-	-	-	-
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (CV %)	-	45,15	206,21	-	-	-	-	-	-
Extracción poblacional acumulada en 20 años	-	2500	261	-	-	-	-	-	-
Factor de denso-dependencia (promedio)	0,61	0,74	0,61	0,54	-	-	0,48	-	-
Factor de denso-dependencia (CV %)	18,76	1,84	18,01	55,24	-	-	71,72	-	-

Tabla A11. Resultados de la aplicación de las reglas de manejo a la estancia La Juanelia en la Provincia del Chubut (Argentina), con simulaciones de 20 años. Densidad total de guanacos 15,3 G/km<sup>2</sup>.

Estancia La Juanelia	Lluvias anuales constantes			Lluvias variables históricas			Lluvias aleatorias con sequía		
	Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =		Sin cos.	DU =	
		7	16		7	16		7	16
Primer año de cosecha	-	1	-	-	1	5	-	1	2
Años de cosecha en 20 años de manejo	-	17	-	-	9	1	-	5	1
Densidad poblacional (promedio)	13,32	7,62	13,32	13,65	7,11	13,55	13,20	6,70	12,83
Densidad poblacional (CV%)	4,55	24,37	4,55	9,30	28,43	9,59	12,83	32,31	13,01
Densidad proporcional al <i>K</i> (promedio)	0,97	0,55	0,97	1,01	0,60	1,00	0,87	0,68	0,85
Densidad proporcional al <i>K</i> (CV%)	7,35	30,54	7,35	76,23	87,75	76,46	88,88	116,59	90,01
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (promedio)	-	0,72	-	-	0,53	0,01	-	0,49	0,04
Extracción en densidad (G/km <sup>2</sup> /año) (CV %)	-	250,32	-	-	345,86	447,21	-	377,05	447,21
Extracción poblacional acumulada en 20 años	-	1431	-	-	1064	21	-	988	70
Factor de denso-dependencia (promedio)	0,34	0,34	0,34	0,35	0,50	0,35	0,33	0,46	0,34
Factor de denso-dependencia (CV %)	14,95	14,95	14,95	84,95	70,08	84,80	87,85	81,28	87,10

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Abrams PA (2009) Determining the functional form of density dependence: deductive approaches for consumer-resource systems having a single resource. *The American Naturalist* 174(3): 321–330.
- Adamoli J, Sennhauser E, Acero JM, Rescia A (1990) Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of biogeography*: 491–500.
- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41 (4): 653–663.
- Aguiar MR, Sala OE (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecology & Evolution* 14(7): 273–277.
- Aracil J (1986) *Introducción a la dinámica de sistemas*. Alianza Universidad. Textos. Madrid, España.
- Ares, J (1978) Un modelo de la dinámica de la biomasa aérea de tres especies dominantes en un pastizal patagónico (*Stipa* spp., zona semiárida, Argentina). *Deserta (Argentina)*5: 45–56.
- Ares J, Beeskow AM, Bertiller MB, Rostagno M, Irisarri M, Anchorena J, Defosse G, Merino C (1990) Structural and dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. *Ecosystems of the World* 17: 149–175.
- Austin AT (2002) Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83: 328–338.
- Austin AT, Sala OE (2002) Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13(3): 351–360.
- Baldi R, Campagna C, Saba S (1997) Abundancia y distribución del guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE del Chubut, Patagonia Argentina. *Sitio Argentino Produccion Animal* 4: 5–15.
- Baldi R, Albon S, Elston D (2001) Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia* 129: 561–70.
- Baldi R, Pelliza-Sbriller A, Elston D, Albon S (2004) High potential for competition between

- guanacos and sheep in Patagonia. *Journal of Wildlife Management* 68(4): 924–938.
- Baldi R, Novaro AJ, Walker S, Funes M, Ferrando P, Failla M, Carmanchahi P (2010) Guanaco management in Patagonian rangelands: a conservation opportunity on the brink of collapse. *Wild rangelands: Conserving wildlife while maintaining livestock in semi-arid ecosystem*: 266–290.
- Baldi R, Acebes P, Cuéllar E, Funes M, Hoces D, Puig S, Franklin, WL (2016) *Lama guanicoe*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11186A18540211. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T11186A18540211.en>.
- Bank MS, Sarno RJ, Campbell NK, Franklin WL (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* 258(2): 215–222.
- Barberena R, Zangrando AF, Gil AF, Martínez GA, Politis GG, Borrero LA, Neme GA (2009) Guanaco (*Lama guanicoe*) isotopic ecology in southern South America: spatial and temporal tendencies, and archaeological implications. *Journal of Archaeological Science* 36(12): 2666–2675.
- Barberena R, Prates L, de Porras ME (2015) The human occupation of northwestern Patagonia (Argentina): Paleoecological and chronological trends. *Quaternary International* 356: 111–126.
- Battaglia F, Orfei L (2005) Outlier detection and estimation in nonlinear time series. *Journal of Time Series Analysis* 26(1): 107–121.
- Beddington JR (1974) Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *Journal of Theoretical Biology* 47(1): 65–74.
- Beeskow AM, Del Valle HF, Rostagno CM (1987) Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la Provincia del Chubut. Special Publication, SECYT, Argentina.
- Beeskow AM, Elissalde N, Rostagno CM (1995) Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* 48: 517–522.
- Beldoménico PM, Uhart M, Bono MF, Marull C, Baldi R, Peralta JL (2003) Internal parasites of free-ranging guanacos from Patagonia. *Veterinary Parasitology* 118: 71–77.
- Bellows TS (1981) The Descriptive Properties of Some Models for Density Dependence.

- Journal of Animal Ecology 50: 139–156.
- Beltrán A (1997) Caracterización microclimática del distrito occidental de la estepa Patagónica. Masters Thesis. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Berkes F, Colding J, Folke C (2000) Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological applications* 10(5): 1251–1262.
- Bertiller MB (1984) Specific primary productivity dynamics in arid ecosystems: a case study in Patagonia, Argentina. *Acta Oecologia Generalis* 5: 365–381.
- Bertiller MB, Beeskow AM, Coronato F (1991) Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments* 21(1): 1–11.
- Bertolami MA, Rueter BL, Benítez ME (2005) Estimación de la producción forrajera a partir de valores pastorales en el sudeste del Chubut-Argentina. *Multequina* 14: 29–38.
- Bettridge C, Lehmann J, Dunbar RI (2010) Trade-offs between time, predation risk and life history, and their implications for biogeography: a systems modelling approach with a primate case study. *Ecological Modelling* 221: 777–790.
- Bonenfant C, Gaillard JM, Coulson T, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Du Toit J (2009) Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in ecological research* 41: 313–357.
- Borrero LA, Franco NV (1997) Early Patagonian hunter-gatherers: Subsistence and technology. *Journal of Anthropological Research* 53(2): 219–239.
- Borrero LA (2014) 18 Fuego-Patagonian bone assemblages and the problem of communal guanaco hunting. *Hunters of the recent past* 20: 373.
- Bothma JP, Van Rooyen N, Van Rooyen MW (2004) Using diet and plant resources to set wildlife stocking densities in African savannas. *Wildlife Society Bulletin* 32(3): 840–851.
- Buckland ST, Newman KB, Thomas L, Koesters NB (2004) State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecological modelling* 171(1): 157–175.
- Buono G, Oesterheld M, Nakamatsu V, Paruelo JM (2010) Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments* 74(10): 1257–1261.

- Caddy JF, Gulland JA (1983) Historical patterns of fish stocks. *Marine Policy* 7(4): 267–278
- Carmanchahi PD, Schroeder NM, Bolgeri MJ, Walker RS, Funes M, Berg J, Taraborelli P, Ovejero R, Gregorio P, Moreno P, Novaro AJ (2015). Effects of live-shearing on population parameters and movement in sedentary and migratory populations of guanacos *Lama guanicoe*. *Oryx* 49(1): 51-59.
- Case TJ (2000) *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press Inc. New York, United States.
- Cattan PE, Glade AA (1989) Management of the Vicuña *Vicugna vicugna* in Chile: Use of a Matrix Model to Assess Harvest Rates. *Biological Conservation* 49(2): 131–140.
- Caughley G (1979) What is this thing called carrying capacity. *North American Elk: Ecology behavior and management*. University of Wyoming Press, Wyoming, USA.
- Caughley G, Krebs CJ (1983) Are big animals simply little animals writ large?. *Oecologia* 59(1): 7–17.
- Chan K, Saltelli A, Tarantola S (2000) Winding Stairs: A sampling tool to compute sensitivity indices. *Statistics and Computing* 10: 187–196.
- Chen C, Liu L (1993) Joint Estimation of Model Parameters and in Time Series Outlier Effects. *Journal of the American Statistical Association* 88(421): 284–297.
- Cipriotti PA, Aguiar MR, Wiegand T, Paruelo JM (2012) Understanding the long-term spatial dynamics of a semiarid grass-shrub steppe through inverse parameterization for simulation models. *Oikos* 121(6): 848–861.
- Clapp RA (1998) The resource cycle in forestry and fishing. *The Canadian Geographer* 42(2): 129–144.
- Clark CW (2010) *Mathematical Bioeconomics: The Mathematics of Conservation*. John Wiley & Sons. 3rd. edition.
- Clark JS, Bjørnstad ON (2004) Population time series: process variability, observation errors, missing values, lags, and hidden states. *Ecology* 85: 3140–3150.
- Clark JS (2007) *Models for Ecological Data: An Introduction*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Coe MJ, Cumming DH, Phillipson J (1976) Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22: 341–354.

- Colchero F, Medellin RA, Clark JS, Lee R, Katul GG (2009) Predicting population survival under future climate change: density dependence, drought and extraction in an insular bighorn sheep. *Journal of Animal Ecology* 78(3): 666–673.
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29(2): 103–137.
- Coronato FR (1993). Wind chill factor applied to Patagonian climatology. *International Journal of Biometeorology* 37(1): 1–6.
- Coulson T, Milner-Gulland EJ, Clutton-Brock T (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267(1454): 1771–1779.
- Coulson T, Catchpole EA, Albon SD, Morgan BJ, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Grenfell BT (2001) Age, sex, density, winter weather and population crashes in Soay Sheep. *Science* 292(5521): 1528–1531.
- Chisholm RA, Taylor R (2010) Body size and extinction risk in Australian mammals: An information-theoretic approach. *Austral Ecology* 35: 616–623.
- Conner MM, Ebinger MR, Knowlton FF (2008) Evaluating coyote management strategies using a spatially explicit, individual-based, socially structured population model. *Ecological Modelling* 219(1): 234–247.
- Conroy MJ, Peterson JT (2013) Decision making in natural resource management: a structured, adaptive approach. John Wiley & Sons.
- Cornick LA, Neill W, Grant WE (2006) Assessing competition between steller sea lions and the commercial groundfishery in alaska: a bioenergetics modelling approach. *Ecological Modelling* 199(1): 107–114.
- Corti P, Wittmer HU, Festa-Bianchet M (2010) Dynamics of a small population of endangered huemul deer (*Hippocamelus bisulcus*) in Chilean Patagonia. *Journal of Mammalogy* 91(3): 690–697.
- Crivelli Montero EA, Silveira MJ (1985) Cronología radiocarbónica de una tefra en la cuenca del Río Traful (Provincia de Neuquén, República Argentina). Manuscript inédito. Citado en: Veblen & Lorenz.
- Cromsigt JPGM, Hearne J, Heitkönig IMA, Prins HHT (2002) Using models in the

- management of Black rhino populations. *Ecological Modelling* 149(1): 203–211.
- Cunazza C, Puig S, Villalba L (1995) Situación actual del guanaco y su ambiente. Cap 2, 27–50. En: Puig, S. (edit), *Técnicas para el Manejo de Guanacos*. Grupo Especialista en Camélidos Sudamericanos. Ed Santiago, UICN, Suiza.
- Decker DJ, Forstchen AB, Organ JF, Smith CA, Riley SJ, Jacobson CA, Batcheller GR, Siemer WF (2014) Impacts management: an approach to fulfilling public trust responsibilities of wildlife agencies. *Wildlife Society Bulletin* 38(1): 2–8.
- Defossé GE, Bertiller MB, Ares JO (1990) Above-ground phytomass dynamics in grassland steppe og Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* 43: 157–160.
- Delignette-Muller ML, Dutang C (2015) fitdistrplus : An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software* 64(4): 1–34.
- Dennis B, Taper ML (1994) Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64(2): 205–224.
- Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, Taper ML, Staples DF (2006) Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs* 76(3): 323–341.
- De Roos AM, Galic N, Heesterbeek H (2009) How resource competition shapes individual life history for nonplastic growth: ungulates in seasonal food environments. *Ecology* 90(4): 945–960.
- Donadio E, Buskirk SW (2006) Flight behavior in guanacos and vicuñas in areas with and without poaching in western Argentina. *Biological Conservation* 127(2): 139–145.
- Ebert TA (1999) *Plant and animal populations. Methods in demography*. Ac. Press, S. Diego CA.
- Elissalde N, Buono G, Escobar J, et al. (2008) Disponibilidad de forraje para el ganado ovino en pastizales naturales de la zona árida y semiárida del Chubut. *Centro Regional Patagonia Sur*. Chubut. AR
- Fabricante I, Oesterheld M, Paruelo JM (2009) Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across Northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 73(8): 745–753.
- Fernández-A R, Sala OE, Golluscio RA (1991) Woody and herbaceous aboveground

- production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management* 44(5): 434–437.
- Fischman RL, Ruhl JB (2015) Judging adaptive management practices of US agencies. *Conservation biology* (In press).
- Fonck F (1900) *Viajes de Fray Francisco Menéndez a Nahuelhuapi*. Valparaiso: Carlos F. Niemeyer.
- Fowler CW (1981) Density Dependence As Related to Life-History Strategy. *Ecology* 62: 602–610.
- Franklin WL (1982) Biology, ecology, and relationship to man of the south american camelids. *Mammalian Biology in South America* 6: 457–489.
- Franklin WL (1983) Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. Pp 573–629. In: Kleiman J, Eisenberg D (eds.). *Advances in the study of mammalian behavior*, 7th ed.
- Franklin WL, Fritz MA (1991) Sustained Harvesting of the Patagonia Guanaco: Is It Possible or Too Late?. Pp 317–336. In: Robinson JG, Redford KH (eds). *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. The University of Chicago Press.
- Franklin WL, Bas MF, Bonacic CF, Cunazza C, Soto N (1997) Striving to manage Patagonia guanacos for sustained use in the grazing agroecosistemas of southern Chile. *Wildlife Society Bulletin* 25(1): 65–73.
- Friendly M (2007) HE Plots for Multivariate Linear Models. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 16(2): 421–444.
- Friendly M (2010) HE plots for repeated measures designs. *Journal of Statistical Software* 37(4): 1–40.
- Garreaud R, Lopez P, Minvielle M, Rojas M (2013). Large-scale control on the Patagonian climate. *Journal of Climate* 26(1): 215–230.
- Garrido JL, Amaya JN, Kovacs Z (1980) Territorialidad, comportamiento individual y actividad diaria de una población de guanacos en la reserva faunística de Cabo Dos Bahías. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-CONICET, Secretaria de Estado de Ciencia y Tecnología-SECYT, Centro Nacional Patagónico CENPAT.
- Garrido JL (1985) Evaluación del impacto de la extracción de guanacos adultos en las

- poblaciones de la estancia Maquinchao (Maquinchao-Rio Negro). Informe Especial. Centro Nacional Patagónico, CONICET.
- Gelfand AE, Ghosh SK (1998) Model choice: a minimum posterior predictive loss approach. *Biometrika* 85: 1–11.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB (2004) *Bayesian data analysis*, 2nd ed. Chapman & Hall, Boca Raton, Florida.
- Getz WM (1996) A Hypothesis Regarding the Abruptness of Density Dependence and the Growth Rate of Populations. *Ecology* 77: 2014–2026.
- Golluscio RA (2009) Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecología Austral* 19: 215–232.
- Gommes R, Hoefsloot P (1998) Gaps in maps, estimation of missing data in agricultural statistics maps. Pp 155–168. In: Bindi M, Gozzini B (eds) *Semin. Data Spat. Distrib. Meteorol. Climatol.* EU, Luxembourg, EUR18472, Volterra.
- Gommes R, Grieser J, Bernardi M (2004) FAO agroclimatic databases and mapping tools. *European Society for Agronomy Newsletter*, 26.
- González BA, Palma RE, Zapata B, Marín JC (2006) Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review* 36(2): 157–178.
- Grigg GC, Pople AR (2001) Sustainable use and pest control in conservation: kangaroos as a case study. Pp. 403–423. In: *Conservation of exploited species*. J. D. Reynolds, G. M. Mace, K. H. Redford and J. G. Robinson (Edit.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hennemann III WW (1983) Relationship Among Body Mass, Metabolic Rate and the Intrinsic Rate of Natural Increase in Mammals. *Oecologia* 56: 104–108.
- Hilborn R, Walters CJ, Ludwig D (1999) Sustainable exploitation of renewable resources. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 45–67.
- Holling CS (Edit.) (1978) *Adaptive environmental assessment and management*. John Wiley & Sons, Chichester, Nueva York, USA.
- HommaT, Saltelli A (1996) Importance measures in global sensitivity analysis of nonlinear models. *Reliability Engineering and System Safety* 52: 1–17.

- Hu Z, Yu G, Fan J, et al. (2010) Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography* 19(6): 842–851.
- Iglesias ARI, Artabe AE, Morel EM (2011) The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society* 103(2): 409–422.
- Irisarri JGN (2004) Variación espacial y temporal de la productividad primaria neta aérea de mallines del Noroeste de la Patagonia. Tesis para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires (Recursos Naturales), Escuela para Graduados Alberto Soriano, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Irisarri GN, Oesterheld M, Paruelo JM, Texeira MA (2012) Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science* 23: 114–126.
- Jackson RB, Schenk HJ, Jobbagy EG, Canadell J, Colello GD, Dickinson RE, Field CB, Friedlingstein P, Heimann M, Hibbard K, Kicklighter DW, Kleidon A, Neilson RP, Parton WJ, Sala OE, Sykes MT (2000) Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological applications* 10(2): 470–483.
- Jobbágy EG, Sala OE (2000) Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10: 541–549.
- Jobbágy EG, Sala OE, Paruelo JM (2002) Patterns and control of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83: 307–319.
- Johnson HE, Mills LS, Stephenson TR, Wehausen JD (2010) Population-Specific Vital Rate Contributions Influence Management of an Endangered Ungulate. *Ecological Applications* 20(6): 1753–1765.
- Kadwell M, Fernandez M, Stanley HF, Baldi R, Wheeler JC, Rosadio R, Bruford MW (2001) Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268(1485): 2575–2584.
- Karesh W, Uhart M, Dierenfeld E, Braselton W, Torres A, House C, Puche H, Cook R (1998) Health evaluation of free-ranging guanaco (*Lama guanicoe*). *Journal of Zoology and Wildlife Medicine* 29: 134–141.
- Kendeigh SC (1961) *Animal ecology*. London Prentice-Hall International.
- Lambert RJW, Mytilinaios I, Maitland L, Brown AM (2012) Monte Carlo simulation of

- parameter confidence intervals for non-linear regression analysis of biological data using Microsoft Excel. *Comput Methods Programs Biomed* 107: 155–163.
- Lambertucci SA, Speziale KL (2011) Protecting invaders for profit. *Science* 332(6025): 35.
- Lamotte M (1983) Research on the characteristics of energy flows within natural and man-altered ecosystems. In *Disturbance and Ecosystems*, Pp. 48-70. Springer Berlin Heidelberg.
- Lande R, Saeher B-E, Engen S (1997) Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. *Ecology* 78: 1341–1350.
- Lande R, Saether BE, Engen S (2001) Sustainable exploitation of fluctuating populations. Pp 3–15. En: Reynolds JD, Mace GM, Redford KH, Robinson JG (eds) *Conserv. Exploit. species*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lauenroth WK (1979). Grassland primary production: North American grasslands in perspective. Pp. 3-24. In: *Perspectives in grassland ecology*. Springer New York.
- Lauenroth WK (1998) Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral* 8: 211–215.
- Lauenroth WK, Wade AA, Williamson MA, Ross BE, Kumar S, Cariveau DP (2006) Uncertainty in Calculations of Net Primary Production for Grasslands. *Ecosystems* 9(5): 843–851.
- Lefkovich LP (1965) *The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages*. *Biometrics* 21: 1–18.
- León RJC, Bran D, Collantes M, Paruelo JM, Soriano A (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8(2): 125–144.
- Li SG, Harazono Y, Oikawa T, Zhao HL, He ZY, Chang XL (2000) Grassland desertification by grazing and the resulting micrometeorological changes in Inner Mongolia. *Agricultural and Forest Meteorology* 102(2): 125–137.
- Lichtenstein G (2010) Grupo Especialista en Camélidos. *GECS News*.
- Lindén A, Mäntyniemi S (2011) Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology* 92: 1414–1421.
- Lopez de Lacalle J (2014) *tsoutliers* R Package for Automatic Detection of Outliers in Time Series.

- Lubchenko J, Olson A, Brubaker L, Carpenter S, Holland M, Hubbell S, Levin S, Macmahon J, Matson P, Melillo J, Mooney H, Peterson C, Pulliam HR, Real L, Regal P, Risser P (1991) The Sustainable Biosphere Initiative: and Ecological Research Agenda. *Ecology* 72(2): 371–412.
- Ludwig D, Hilborn R, Walters C (1993) Uncertainty, resource exploitation, and conservation: Lessons from History. *Ecological Applications* 3(4): 547–549.
- MacDonald DW (2006) *The Encyclopedia Of Mammals*. Oxford University Press, Oxford.
- McKay MD, Beckman RJ, Conover WJ (1979) A comparison of three methods for selecting values of input variables in the analysis of output from a computer code. *Technometrics* 21(2): 239–245.
- Marín JC, Spotorno AE, Gonzales BA, et al. (2008) Mitochondrial DNA variation and systematics of the guanaco (*Lama guanicoe*, Artiodactyla: Camelidae). *Journal of Mammalogy* 89(2): 269–281.
- Marín JC, Saucedo CE, Corti P, González BA (2009) Application of DNA forensic techniques for identifying poached guanacos (*Lama guanicoe*) in Chilean Patagonia. *Journal of Forensic Sciences* 54(5): 1073–1076.
- Marino A, Pascual M, Baldi R (2014) Ecological drivers of guanaco recruitment: variable carrying capacity and density dependence. *Oecologia* 175(4): 1189–1200.
- Marino A, Rodríguez V, Pazos G (2016) Resource-defense polygyny and self-limitation of population density in free-ranging guanacos. *Behavioral Ecology* 27(3): 757–765.
- Markgraf V (1985) Late Pleistocene Faunal Extinctions in Southern Patagonia. *Science* 228: 1110–1112.
- McCullough D (1999) Density dependence and life-history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy* 80(4): 1130–1146.
- Mech L, McRoberts R, Peterson RO, Page RE (1987) Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *Journal of Animal Ecology* 56: 615–627.
- Meinfielder F, Schnapp T, Meinfielder MF (2015) Package “BaBooN”: Bayesian Bootstrap Predictive Mean Matching - Multiple and Single Imputation for Discrete Data.
- Messier F (1994) Ungulate population models with predation: a case study with the north american moose. *Ecology* 75: 478–488.

- Metropolis N, Rosenbluth AW, Rosenbluth MN, Teller AH, Teller E (1953) Equation of State Calculations by Fast Computing Machines. *Journal of Chemical Physics* 21(6): 1087-1092.
- Miller DH, Jensen AL, Hammill JH (2002) Density dependent matrix model for gray wolf population projection. *Ecological Modelling* 151(2): 271-278.
- Mitchell TD, Jones PD (2005) An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25(6): 693-712.
- Moilanen A (2002) Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos* 96(3): 516-530.
- Moloney PD, Hearne JW, Gordon IJ (2010) Portfolio optimization techniques for a mixed-grazing scenario for australia's rangelands. *Natural Resource Modelling* 24(1): 102-116.
- Montes MC, Carmanchahi PD, Rey A, Funes MC (2006) Live shearing free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*) in Patagonia for sustainable use. *Journal of Arid Environments* 64(4): 616-625.
- Motulsky HJ, Brown RE (2006) Detecting outliers when fitting data with nonlinear regression – a new method based on robust nonlinear regression and the false discovery rate. *BMC Bioinformatics* 7: 123.
- Naevdal E, Olausen JO, Skonhøft A (2012) A bioeconomic model of trophy hunting. *Ecological Economics* 73: 194-205.
- Newman KB, Fernández C, Thomas L, Buckland ST (2009) Monte Carlo inference for state-space models of wild animal populations. *Biometrics* 65: 572-583.
- Nieto S, Dolores Frías M, Rodríguez-Puebla C (2004) Assessing two different climatic models and the NCEP-NCAR reanalysis data for the description of winter precipitation in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology* 24(3): 361-376.
- Norton-Griffiths M, Torres Santibañez H (1980) Evaluation of ground and aerial census work on vicuña in Pampa Galera, Peru. Report to the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) and the World Wildlife Fund (WWF) -Gland, Switzerland. 96 pp.

- Novaro AJ, Moraga C, Briceño C, Funes M, Marino A (2009) First records of culpeo (*Lycalopex culpaeus*) attacks and cooperative defense by guanacos (*Lama guanicoe*). *Mammalia* 73(2): 148–150.
- Nowak RM (1991) Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystem: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4(1): 25–51.
- Nugent P, Baldi R, Carmanchahi P, De Lamo D, Failla M, Ferrando P, von Thüngen J (2006) Conservación del guanaco en la Argentina. En: Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina: 137–149.
- Oesterheld M, Sala OE, McNaughton SJ (1992) Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356(6366): 234–236.
- Oesterheld M, DiBella CM, Kerdiles H (1998) Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications* 8: 207–212.
- Ojeda RA, Chillo V, Díaz Isenrath GB (2012). Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.
- Ortega IM, Franklin WL (1995). Social organization, distribution and movements of a migratory guanaco. *Revista chilena de historia natural* 68: 489–500.
- Owen-Smith N (2006) Demographic determination of the shape of density dependence for three African ungulate populations. *Ecological Monographs* 76: 93–109.
- Paruelo JM, Golluscio RA (1994) Range assessment using remote sensing in Northwest Patagonia (Argentina). *Journal of Range Management* 47: 498–502.
- Paruelo JM, Sala OE (1995) Water Losses in the Patagonian Steppe: A Modelling Approach. *Ecology* 76: 510–520.
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78: 953–958.
- Paruelo JM, Beltrán A, Jobbágy EG, Sala OE, Golluscio RA (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecología Austral* 8(2): 85–101.
- Paruelo JM, Lauenroth WK, Burke IC, Sala OE (1999) Grassland Precipitation-Use Efficiency Varies Across a Resource Gradient. *Ecosystems* 2: 64–68.

- Paruelo JM, Golluscio RA, Guerschman JP, Cesa A, Jouve VV, Garbulsky MF (2004) Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography* 13(5): 385–395.
- Paruelo JM, Pütz S, Weber G, Bertiller M, Golluscio RA, Aguiar MR, Wiegand T (2008) Long-term dynamics of a semiarid grass steppe under stochastic climate and different grazing regimes : A simulation analysis. *Journal of Arid Environments* 72(12): 2211–2231.
- Pascual MA, Hilborn R (1995) Conservation of harvested populations in fluctuating environments: the case of the Serengeti wildebeest. *Journal of Applied Ecology* 32(3): 468–480.
- Pascual MA, Kareiva R, Hilborn R (1997) The influence of model structure on conclusions about the viability and harvesting of serengeti wildebeest. *Conservation Biology* 11(4): 966–976.
- Pennycuik CJ, Compton RM, Beckingham L (1968) A computer model for simulating the growth of a population, or of two interacting populations. *Journal of Theoretical Biology* 18(3): 316–329.
- Phillipson J (1975) Rainfall, primary production and “carrying capacity” of Tsavo National Park (East), Kenya. *African Journal of Ecology* 13: 171–201.
- Piñeiro G, Oesterheld M, Paruelo JM (2006) Seasonal Variation in Aboveground Production and Radiation-use Efficiency of Temperate rangelands Estimated through Remote Sensing. *Ecosystems* 9: 357–373.
- Puig S (1986) *Ecología Poblacional del Guanaco (Lama guanicoe) en la Reserva Provincial de la Payunia (Mendoza)*. Universidad Nacioanl de Buenos Aires
- Puig S (1995) *Tecnicas para el manejo del guanaco*. UICN
- Puig S, Videla F, Monge S, Roig V (1996) Seasonal variations in guanaco diet (*Lama guanicoe*, Müller 1776) and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 34(2): 215–224.
- Puig S, Videla F, Cona M (1997) Diet and abundance of the guanaco (*Lama guanicoe*, Müller 1776) in four habitats of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 36: 343-357.
- Puig S, Videla F, Cona MI, Monge SA (2001) Use of food availability by guanacos (*Lama*

- guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47(3): 291–308.
- Rabinovich JE, Hernández MJ, Cajal JL (1985) A simulation model for the management of vicuña populations. *Ecological Modelling* 30: 275–295.
- Rabinovich JE (1985) Camélidos, Manejo y Modelos. En: Cajal JL, Amaya JN (eds) *Estado Actual las Investig. sobre Camélidos en la Argentina*. Secretaría de Ciencia y Técnica (SECYT), Buenos Aires, Argentina.
- Rabinovich JE, Capurro AF, Pessina LL (1991) Vicuña use and the bioeconomics of an Andean peasant community in Catamarca, Argentina. Pp 337–358. In: Robinson JG, Redford KH (eds) *Neotropical Wildlife Use and Conservation*, Chicago.
- Rabinovich JE (1995) Modelos para el Aprovechamiento de Poblaciones Silvestres de Guanacos. In: Puig S (ed) *Técnicas para el Manejo Guanacos*. UICN, Suiza.
- Rabinovich JE, Zubillaga M (2012) Informe Final del Proyecto “ Modelo de manejo de poblaciones de guanacos para la Provincia del Chubut ”.
- Radovani NI, Funes MC, Walker S, Gader R, Novaro AJ (2015) Guanaco *Lama guanicoe* numbers plummet in an area subject to poaching from oil-exploration trails in Patagonia. *Oryx* 49(1): 42–50.
- Raedeke K (1978) El guanaco de Magallanes, Chile: Distribución y ecología. Corporación Nacional Forestal, Chile.
- Raedeke K (1979) Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. University of Washington.
- Raedeke K (1980) Food habits of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Tierra de Fuego, Chile. *Turrialba* 30: 177–181.
- Rencher AC (2002) *Methods of multivariate analysis*, John Wiley & Sons, Inc. 2nd. edition.
- Rey A, Novaro AJ, Sahores M, Guichón ML (2012) Demographic effects of live shearing on a guanaco population. *Small Ruminant Research* 107(2): 92–100.
- Reynolds JF, Smith DMS, Lambin EF, Turner BL, Mortimore M, Batterbury SP, Huber-Sannwald E (2007) Global desertification: building a science for dryland development. *Science* 316(5826): 847–851.
- Rodríguez R, Glade A, Nuñez E (1983) Bases para el Manejo de la Vicuña en la Provincia de

Parinacota. I Región, Chile. Corporación Nacional Forestal, Dirección Regional I Región. Documento de Trabajo No. 3: 43 pp.

Sæther BE (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12(4): 143–149.

Sala OE, Parton W, Joyce L, Lauenroth WK (1988) Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40–45.

Sala OE, Austin AT (2000) Methods of estimating aboveground net primary productivity. In: Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, Howarth R. (eds) *Methods Ecosyst. Sci.* Springer, New York, pp 31–43.

Saltelli A, Tarantola S, Chan KPS (1999) A quantitative model independent method for global sensitivity analysis of model output. *Technometrics* 41(1): 39–56.

Sandell M (1989) Ecological energetics, optimal body size and sexual size dimorphism: a model applied to the stoat, *Mustela erminea* L. *Functional Ecology* 3: 315–324.

San Martín F, Bryant FC (1987) Nutrición de los camélidos Sudamericanos: Estado de nuestro conocimiento. Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y de Altura, Lima (Peru); Programa Colaborativo de Apoyo a la Investigación en Rumiantes menores, Lima (Peru).

San Martín F, Bryant FC (1989) Nutrition of domesticated South American llamas and alpacas. *Small Ruminant Research* 2(3): 191–216.

Sarasqueta D, de Lamo D (1995) Manejo en semicautiverio. En: Puig S (ed) *Técnicas para el manejo del guanaco*. Grupo Especialista en Camélidos Sudamericanos. Ed Santiago, UICN.

Sarno RJ, Franklin WL (1999a) Population density and annual variation in birth mass of guanacos in southern Chile. *Journal of Mammalogy* 80(4): 1158–1162.

Sarno RJ, Franklin WL (1999b) 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 RJ, Clark WR, Bank MS, Prexl WS, Behl MJ, Johnson WE, Franklin WL (1999) Juvenile guanaco survival: management and conservation implications. *Journal of Applied Ecology* 36(6): 937–945.

- Scarnecchia DL (1990) Concepts of carrying capacity and substitution ratios: a systems viewpoint. *Journal of Range Management* 43: 553–555.
- Schlesinger WH, Reynolds JF, Cunningham GL, Huenneke LF, Jarrell WM, Virginia RA, Whitford WG (1990) Biological feedbacks in global desertification. *Science(Washington)* 247(4946): 1043–1048.
- Schneider U, Fuchs T, Meyer-Christoffer A, Rudolf B (2008) Global precipitation analysis products of the GPCC. Global Precipitation Climatology Centre (GPCC), DWD, Internet Publikation.
- Schroeder NM, Ovejero R, Moreno PG, Gregorio P, Taraborelli P, Matteucci SD, Carmanchahi PD (2013) Including species interactions in resource selection of guanacos and livestock in Northern Patagonia. *Journal of Zoology* 291(3): 213–225.
- Schroeder NM, Matteucci SD, Moreno PG, Gregorio P, Ovejero R, Taraborelli P, Carmanchahi PD (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.
- Sharp BR, Whittaker RJ (2003) The irreversible cattle-driven transformation of a seasonally flooded Australian savanna. *Journal of Biogeography* 30(5): 783–802.
- Shaw AK, Galaz JL, Marquet PA (2012) Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy* 93(3): 658–666.
- Skalski JR, Ryding KE, Millspaugh JJ (2005a) *Wildlife Demography: analysis of sex, age and count data*. Elsevier. Amsterdam, Holanda.
- Skalski GT, Picha ME, Gilliam JF, Borski RJ (2005b) Variable intake, compensatory growth, and increased growth efficiency in fish: Models and mechanisms. *Ecology* 86: 1452–1462.
- Skewes O (2011) Revisión de la dinámica poblacional del guanaco (*Lama guanicoe*), en el sector centro-sur de Isla Tierra del Fuego, Chile. Informe de consultoría.
- Sobol IM, Levitan YL (1999) On the use of variance reducing multipliers in Monte Carlo computations of a global sensitivity index. *Computer Physics Communications* 117: 52-61.
- Solberg EJ, Jordhoy P, Strand O, Aanes R, Loison A, Sæther BE, Linnell JDC (2001) Effects of

- density-dependence and climate on the dynamics of a Svalbard reindeer population. *Ecography* 24(4): 441–451.
- Soriano A (1956) Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 10: 323–347.
- Soriano A (1983) Deserts and semi-deserts of Patagonia. Pp: 432–460. En: West NE (ed) *Temperate deserts and semideserts*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Suttie JM, Reynolds SG, Batello C (2005) *Grasslands of the world*. Grasslands of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Taper ML, Gogan PJ (2002) The northern Yellowstone elk: density dependence and climatic conditions. *Journal of Wildlife Management* 66: 106–122.
- Team RDC (2007) R Development Core Team (2007) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Thorn JS, Nijman V, Smith D, Nekaris KAI (2009) Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: Nycticebus). *Diversity and Distributions* 15: 289–298.
- Tickner J, Raffensperger C, Myers N (1999) *The precautionary principle in action: a handbook*. Windsor, North Dakota: Science and Environmental Health Network.
- Tongen A, Zubillaga M, Rabinovich JE (2016) A two-sex matrix population model to represent harem structure. *Mathematical biosciences and engineering: MBE* 13(5): 1077–1092.
- Torres H (1992) *South American Camelids: An Action Plan for their Conservation*. IUCN, Gland.
- Trávez F (1994) Efectos de los distintos tipos de outliers en las predicciones de los modelos ARIMA. *Estadística española* 36: 21–58.
- Tucker CJ, Sellers PJ (1986) Satellite remote sensing for primary production. *International Journal of Remote Sensing* 7: 1395–1416.
- Turchin P (1990) Rarity of density dependence or population regulation with lags. *Nature* 344: 660–663.
- Tyson R, Haines S, Hodges KE (2010) Modelling the Canada lynx and snowshoe hare population cycle: the role of specialist predators. *Theoretical Ecology* 3: 97–111.

- Uller T (2006) Sex-specific sibling interactions and offspring fitness in vertebrates: patterns and implications for maternal sex ratios. *Biological Reviews* 81(2): 207–217.
- Ullyett GC (1950) Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 234(610): 77–174.
- Varley N, Boyce MS (2006) Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. *Ecological Modelling* 193: 315–339.
- Ver Hoef JM, Boveng PL (2007) Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data?. *Ecology* 88: 2766–2772.
- Verón SR (1999) El impacto de la desertificación sobre el funcionamiento de la estepa patagónica. Tesis para optar por el grado de Doctor en Ciencias Agrarias. Escuela Para Graduados "Alberto Soriano", Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Walters CJ, Hilborn R (1976) Adaptive control of fishing systems. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33(1): 145–159.
- Walters C (1986) Adaptive management of renewable resources. MacMillan Publishing Company, New York.
- Walters C (1997) Challenges in adaptive management of riparian and coastal ecosystems. *Conservation Ecology* 1(2): 1.
- Walters CJ (2007) Is adaptive management helping to solve fisheries problems?. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36(4): 304–307.
- Ward D (2010) A parsimonious optimal foraging model explaining mortality patterns in serengeti wildebeest. *Ecological Modelling* 221: 2406–2408.
- Warmington BG, Wilson GF, Barry TN (1989) Voluntary intake and digestion of ryegrass straw by llama × guanaco crossbreds and sheep. *Journal of Agricultural Science* 113(1): 87–91.
- Watt KEF (1960) The Effect of Population Density of Fecundity in Insects. *The Canadian Entomologist* 92(9):674–695.
- Weber GE, Jeltsch F, Van Rooyen N, Milton SJ (1998) Simulated long-term vegetation response to grazing heterogeneity in semi-arid rangelands. *Journal of Applied Ecology* 35(5): 687–699.

- Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB (2013) Adaptive management of biological systems: a review. *Biological Conservation* 158: 128–139.
- Wheeler JC (1991) Origen, evolución y status actual. Pp 11–48. En: Avances y perspectivas en el conocimiento de los camélidos Sudamericanos.
- Wiederholt R, Fernandez-Duque E, Diefenbach DR, Rudran R (2010) Modeling the impacts of hunting on the population dynamics of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Ecological Modelling* 221: 2482–2490.
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2001) Analysis and management of animal populations. Modeling, estimation and decision making. Academic Press, San Diego, USA.
- Williams TM, Estes JA, Doak DF, Springer AM (2004) Killer appetites: assessing the role of predators in ecological communities. *Ecology* 85(12): 3373–3384.
- Wilson P (1984) Puma predation on guanacos in Torres del Paine, Chile. *Mammalia* 48(4): 515–522.
- Woodward FI (1987) Climate and plant distribution. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Woodward FI, Körner C (1987) The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. II. Field studies in *Poa* species between 600 and 3200 m altitude. *Oecologia* 72:279–283.
- Wu J, David JL (2002) A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems : theory and applications. *Ecological Modelling* 153(1): 7–26.
- Zeng Z, Nowierski RM, Taper ML, Dennis B, Kemp WP (1998) Complex population dynamics in the real world: Modeling the influence of time-varying parameters and time lags. *Ecology* 79(6): 2193–2209.
- Zubillaga M, Skewes O, Soto N, Rabinovich JE, Colchero F (2014a) Bayesian inference on the effect of density dependence and weather on a guanaco population from Chile. *PLoS One* 9(12):e115307.
- Zubillaga M, Skewes O, Soto N, Rabinovich JE (2014b) Density but not climate affects the population growth rate of guanacos (*Lama guanicoe*) (Artiodactyla, Camelidae). *F1000Research*. doi: 10.12688/f1000research.2-210.v3.