

Cabo Dos Bahías y el manejo del guanaco en la Patagonia argentina

ANDREA MARINO[✉] & VICTORIA RODRÍGUEZ

Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

RESUMEN. En el año 2000, un evento de mortalidad masiva redujo drásticamente la población de guanacos (*Lama guanicoe*) de la reserva Cabo Dos Bahías, Chubut, Argentina. Este evento se convirtió en un caso emblemático de la dinámica de las poblaciones de guanacos en el que se da por hecho que la falta de mecanismos de regulación indujo un exceso poblacional que deterioró el recurso forrajero de tal forma que la población colapsó por falta de alimento. A pesar de la escasa representatividad de los entornos ecológicos relevantes, el caso presenta una influencia desproporcionada en la discusión sobre el manejo de las poblaciones de guanacos. Incluso, algunos autores argumentan que el riesgo de propagación de este fenómeno al resto de la Patagonia hace necesario que las mismas se controlen extractivamente. En este trabajo buscamos sintetizar la evidencia publicada hasta el momento y socializar los resultados obtenidos durante los últimos 15 años sobre la dinámica de la población de guanacos y la vegetación en Cabo Dos Bahías, con el objetivo de aportar a la discusión sobre las causas y consecuencias del evento del año 2000 bajo un marco de razonamiento ecológico. La evidencia evaluada indica que la densidad poblacional es compatible con la disponibilidad de forraje y está acoplada a sus variaciones interanuales. La vegetación en la reserva luego de 50 años de pastoreo por guanacos presenta un estado similar o incluso más conservado, según el indicador considerado, que los campos vecinos con manejo ganadero tradicional. Nuestro análisis indica que si bien Cabo Dos Bahías presenta densidades altas y más fluctuantes que otras poblaciones, no hay evidencia que apoye la falta de regulación, exceso poblacional o deterioro ambiental. Finalmente, discutimos las implicancias de estos resultados en el contexto de la discusión actual sobre el manejo del guanaco en Patagonia.

[Palabras clave: grandes herbívoros, regulación poblacional, sobrepastoreo, capacidad de carga]

ABSTRACT. **Cabo Dos Bahías and guanaco management in the Argentinean Patagonia.** In 2000, a massive die-off resulted in a drastic reduction of the guanaco (*Lama guanicoe*) population of Cabo Dos Bahías Reserve, Chubut, Argentina. This event became an emblematic example of guanaco population dynamics in which it is presumed that the lack of regulatory mechanisms induced a population excess that damaged forage resources to an extreme that the population crashed due to starvation. Although this case poorly represents the relevant ecological scenarios, it has a disproportionate influence on current debates regarding the management of guanaco populations. Some authors even claim that, unless guanaco populations are culled, this degradation process will propagate across Patagonian rangelands. In this paper we aimed to synthesize the available evidence and to socialize the results obtained after 15 years following guanaco and vegetation dynamics at Cabo Dos Bahías to contribute to the discussion on the causes and consequences of mentioned guanaco die-off. The available evidence shows that population density is compatible with forage availability and it is coupled with its inter-annual variability. Range condition at the reserve is similar or better, upon the indicator considered, than range condition at neighbouring ranches with traditional livestock management. Our analysis indicates that, although Cabo dos Bahías presented high guanaco densities, which fluctuated more than other populations, there is no evidence to support the lack of regulation, population excess or environmental damage. Finally, we discuss our results in the context of the current debate about guanaco management in Patagonia.

[Keywords: large herbivores, population regulation, overgrazing, carrying capacity]

INTRODUCCIÓN

El debate sobre el rol de los herbívoros silvestres en los sistemas ganaderos se ha intensificado durante las últimas décadas, lo cual generó controversias en todo el mundo (Du Toit 2010). En este contexto, las disputas políticas, los mitos populares y las ideas instaladas en los cuerpos técnicos pueden provocar sesgos considerables en la interpretación de los procesos ecológicos. Por esta razón, la verificación científica de los argumentos utilizados para justificar acciones de manejo se vuelve fundamental para guiar la toma de decisiones en un marco de sustentabilidad (Ranglack et al. 2015). En el caso de la Patagonia en particular, una región expuesta a un severo proceso de desertificación y una actividad ganadera en crisis, el guanaco (*Lama guanicoe*) ha sido el centro de un conflicto creciente en el que parte del sector ganadero responsabiliza al supuesto exceso poblacional de la especie por la degradación de los pastizales y la caída de los índices productivos del stock ovino (Schroeder et al. 2022). La escalada de este conflicto derivó en cambios polémicos de la legislación argentina, autorizando en 2019 la exportación de productos derivados de guanacos faenados que se había interrumpido en 1997 por recomendación de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Desde 2006, solo se permitía la exportación desde la Argentina de fibra de guanacos esquilados vivos y devueltos a la población silvestre, como una estrategia de conservación de la especie y recuperación de sus poblaciones, mediada por el aprovechamiento sustentable. El debate sobre los fundamentos de la nueva regulación y los riesgos asociados a las iniciativas en marcha continúa vigente (Marino et al. 2020). En este escenario, la reserva Cabo Dos Bahías ha adquirido una relevancia llamativa dada su escasa representatividad de la dinámica de las poblaciones de guanacos que habitan los campos de la región.

La Reserva Provincial Turística de Objetivo Integral Cabo Dos Bahías (C2B) es una pequeña reserva (1700 ha) ubicada sobre la costa de Chubut. La reserva C2B fue creada en el año 1973 a partir de la cesión de uno de los cuadros del establecimiento ganadero La Península al gobierno provincial con el objetivo de proteger una colonia de pingüino de Magallanes (Cévoli 2005). El guanaco es el mayor herbívoro presente en el área y su

población ha permanecido sin ningún tipo de manejo desde entonces, alcanzando densidades de las más altas reportadas para la especie. En el año 2000 murió aproximadamente el 80% de los individuos, y la densidad poblacional cayó de 41.6 a 9 guanacos/km² (Cévoli 2005). Las muertes fueron atribuidas a inanición y debilitamiento (Beldomenico et al. 2003). Este evento se convirtió en un caso emblemático de la dinámica de las poblaciones de guanacos, y la especulación acerca de sus causas se instaló como una pieza de evidencia a favor de la necesidad de manejo interventivo sobre las poblaciones de la especie.

La explicación más frecuente en publicaciones y documentos que citan el colapso de C2B es la falta de mecanismos de regulación poblacional como, por ejemplo, la ausencia de depredadores, la interrupción de supuestos procesos migratorios, la falta de manejo extractivo o el contraste de manejo con el establecimiento lindero. Esto habría inducido un exceso poblacional respecto de la capacidad de carga de la reserva que —implícita o explícitamente según la fuente— deterioró el recurso forrajero de tal forma que la población colapsó por falta de alimento (Walker et al. 2004; Cévoli 2005; Baldi et al. 2006; Bolgeri 2016; SGAYDS 2019; Oliva et al. 2020a; Novaro and Walker 2021). A pesar de que el carácter excepcional del área debido a su pequeña superficie y su perímetro de dispersión acotado por el mar ha sido resaltado en muchas oportunidades, es llamativo el nivel de extrapolación y generalización a otros entornos ecológicos en algunas de estas publicaciones. Algunos autores, incluso, advierten a partir de este ejemplo que a menos que se controlen extractivamente las poblaciones de guanacos, este supuesto proceso de degradación del recurso forrajero, deterioro ambiental y colapso poblacional se propagará por las provincias patagónicas (Oliva et al. 2020a). Teniendo en cuenta el debate presente sobre el rol de las poblaciones de guanacos en los procesos de desertificación y el uso reiterado de este ejemplo en las argumentaciones referidas al manejo de las mismas, consideramos que el caso de C2B amerita una revisión.

En este trabajo buscamos sintetizar la evidencia publicada hasta el momento y socializar los resultados obtenidos durante los últimos 15 años sobre la dinámica de la población de guanacos y la vegetación en C2B, con el objetivo de aportar a la discusión sobre las causas y consecuencias del evento del año

2000 bajo un marco de razonamiento ecológico. En particular, reportamos estimaciones de densidad poblacional, caracterización de la dieta, disponibilidad de forraje y estado de la vegetación. Finalmente, discutimos las implicancias de los resultados en el contexto del debate actual sobre el manejo de las poblaciones de guanacos y los pastizales de la Patagonia argentina.

Marco teórico

Para explorar las posibles causas del evento de mortandad del año 2000, es necesario definir con claridad el término 'sobrepastoreo' para establecer los criterios en base a los cuales evaluar los procesos observados en C2B. Este término abarca una amplitud de definiciones en función del enfoque y del objetivo que se pretenda alcanzar (Mysterud 2006). En nuestro caso, optamos por la definición más drástica aplicable a sistemas productivos propuesta por Mysterud (2006) ya que es consistente con los términos empleados en la discusión vigente sobre el manejo de las poblaciones de guanacos: "sobrepastoreo es un nivel de herbivoría que impide la regeneración de las plantas forrajeras por lo que las mismas no son capaces de mantenerse en el tiempo. Este proceso lleva aparejado un deterioro irreversible del hábitat al quedar el suelo expuesto a la erosión, provocando una reducción progresiva y permanente en la capacidad de carga ambiental, y consecuentemente una eventual reducción del número de herbívoros en dicho ambiente" (Holechek et al. 1999; Coughenour and Singer 1991).

En este punto, resaltamos la diferencia entre capacidad de carga ambiental (CC), entendida como el número máximo de herbívoros que un ambiente puede sostener sin deterioro de su recurso forrajero (Scarnecchia 1990), y capacidad de carga demográfica (K), expresada como la densidad de equilibrio de la población de guanacos (Marino et al. 2016). Entonces, una reducción de la capacidad de carga ambiental debida al sobrepastoreo estará acompañada necesariamente de una reducción de la densidad de equilibrio K debida a un deterioro permanente del hábitat, la consecuente reducción de la disponibilidad de forraje y la imposibilidad de mantener la calidad nutricional de la dieta (Crawley 1983). Desde el punto de vista del ambiente, el hecho de que las plantas forrajeras persistan en el tiempo o no es la principal variable indicadora

para determinar si un aumento en la cantidad de herbívoros implica sobrepastoreo o solo fluctuaciones alrededor de una densidad de equilibrio. Es decir, densidades por encima de K no implican sobrepastoreo si las plantas son capaces de soportar dicha presión de herbivoría (Mysterud 2006). Otros indicadores de deterioro del hábitat por sobrepastoreo son la reducción de la cobertura del canopeo (i.e., cubierta vegetal) y el aumento de la cobertura de suelo desnudo, las que conllevan una mayor exposición del suelo a los agentes erosivos (Herrick et al. 2005). Bajo este marco, reportamos resultados obtenidos hasta el momento en C2B luego de cinco décadas de pastoreo por guanacos silvestres.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Cabo Dos Bahías abarca 1700 ha ubicadas en el sudeste de Chubut (44°55' S - 65°31' O), aunque la zona de muestreo de los distintos estudios se suele acotar a casi dos tercios de la reserva por cuestiones de accesibilidad. La vegetación en la zona es típica de la provincia patagónica y se compone de estepas arbustivas y herbáceas. Las estepas arbustivas están caracterizadas por *Chuquiraga avellanadae* y *Lycium ameghinoe*, y las herbáceas por *Nasella tenuis* y *Poa ligularis* (Beeskow et al. 1987). La precipitación media anual es 250 mm y se concentra en otoño-invierno (Colombani et al. 2016). Excepto por indicios recientes en campos cercanos, no ha habido depredadores de guanacos reportados en el área por más de 20 años (guardafaunas provinciales, comunicación personal).

Mientras que C2B limita hacia el NE y SE con el Océano Atlántico, hacia el oeste linda con el establecimiento ganadero Estancia La Península (LaPla) (Figura 1), que abarca 22427 ha dedicadas a la producción ovina. El manejo ganadero se basa en un sistema de pastoreo extensivo de año redondo, con ajustes de cargas variables de acuerdo a la productividad forrajera de sus comunidades vegetales, con una carga ovina promedio de 30±11.7 UGO/km² (unidad ganadera ovina) (Gauna et al. 2012). A diferencia de la mayoría de los campos ovejeros, en LaPla, los guanacos son tolerados y no se los caza o corre como en los campos vecinos, lo que se traduce en densidades inusualmente altas. La densidad poblacional para el período 2008-2020 fue en promedio de 11.6 (±1.9) guanacos/km². A su vez, la Estancia

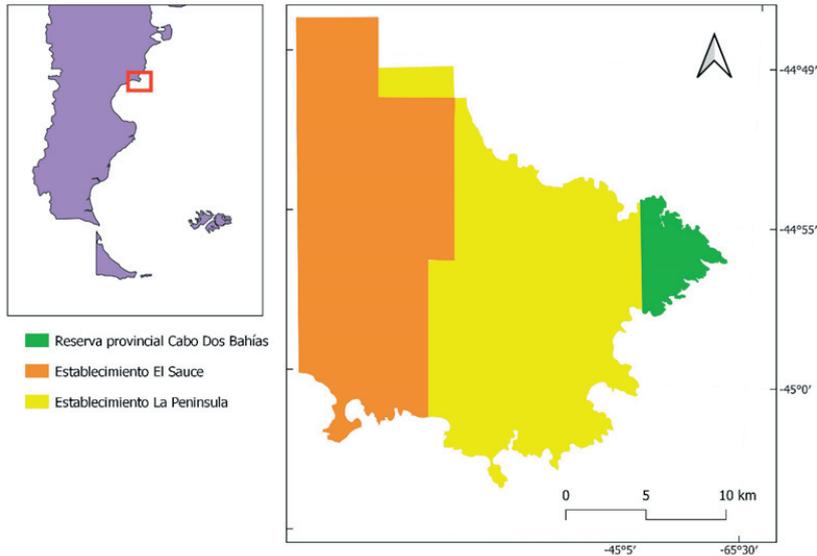


Figura 1. Área de estudio, Reserva Provincial Cabo Dos Bahías (C2B), Estancia La Península (LaPla) y Estancia El Sauce.

Figure 1. Study area, Reserva Provincial Cabo Dos Bahías (C2B), La Península Ranch (LaPla) and El Sauce Ranch.

LaPla linda con el establecimiento ganadero El Sauce, en el cual los guanacos fueron cazados hasta el cambio de manejo que ocurrió en 2019 luego de que lo adquiriera una organización no gubernamental. Al momento del muestreo aquí reportado, solo se observaban guanacos en los cuadros donde el ganado fue retirado luego del cambio de dueño, y estaban prácticamente ausentes en los cuadros en los que se mantuvo la producción ovina.

Dieta

Para evaluar la disponibilidad de forraje y su relación con la dinámica de la población de guanacos, es necesario conocer los componentes clave de su dieta en C2B; es decir, qué plantas son consumidas en forma significativa por el guanaco y cuál es su aporte nutricional. El estudio de la dieta de los guanacos de C2B se abordó desde dos aspectos: la composición botánica mediante el análisis microhistológico de un pequeño *set* de muestras individuales sobre las cuales se estimó el aporte proteico de los géneros más consumidos, y mediante el análisis químico de un *set* más grande de muestras compuestas colectadas en bosteaderos en distintas estaciones y durante varios años. Para el primer abordaje, durante principios de diciembre de 2007 (primavera) y principios de marzo de 2008 (verano) se colectaron muestras de heces de individuos solo en C2B. Estas fechas se corresponden con los extremos estacionales de biomasa y calidad del forraje para la zona. La primavera se corresponde con el momento en que la mayoría de las especies alcanzan la mayor producción forrajera (Campanella and Bertiller 2008; Escobar

et al. 2020) y en el que los pastos perennes muestran valores nutricionales relativamente altos (Somlo et al. 1997). En contraste, el final del verano representa el momento de menor disponibilidad forrajera dado el estado senescente de las gramíneas y la ausencia de rebrote en otras especies, por lo que se espera que la dieta presente el menor valor nutricional (Crawley 1983; Somlo et al. 1997). De esta manera, se asume que las muestras tomadas en dichas estaciones permiten aproximar el rango dietario de la población en el área en un contexto de alta densidad poblacional. Las muestras para el primer abordaje corresponden a 13 individuos muestreados en 7 grupos familiares en primavera y 6 grupos familiares en verano. Los grupos familiares en esta zona son altamente territoriales, con una ubicación espacial predecible, y su tamaño y composición durante primavera-verano es relativamente estable. La observación intensiva de dichos grupos desde los caminos durante 2-3 días, alternando las zonas de muestreo y tomando una única muestra fresca por grupo, permite minimizar las chances de muestrear repetidamente heces del mismo individuo. La limitante de este abordaje es que en un área tan pequeña como C2B los grupos que cumplen estas condiciones son muy pocos (entre 10 y 12 grupos familiares), por lo que los tamaños muestrales resultan pequeños. Si bien podemos asegurar que las muestras dentro de cada estación son de individuos distintos, no podemos descartar haber muestreado en verano heces de un individuo muestreado en primavera. A partir de estas muestras, se realizó una estimación de la composición botánica de la dieta (a nivel de género) mediante análisis microhistológico

de los fragmentos vegetales epidérmicos y no epidérmicos (Sparks and Malechek 1968; Sepúlveda et al. 2004) determinados por el laboratorio de microhistología del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA Bariloche. Posteriormente, estimamos el aporte proteico relativo de las especies/géneros clave (ítems consumidos cuyo valor medio en la dieta es mayor o igual al 5%). Para ello, se determinó el contenido de nitrógeno total de las especies pertenecientes a cada género y presentes en el área en primavera y en verano. Las determinaciones se realizaron sobre agregados de entre tres y cinco individuos de cada especie vegetal. Se calculó el porcentaje de proteína de cada ítem según Robins (1983) (%proteína = contenido de nitrógeno total x 6.25). Finalmente, se calculó el aporte proteico relativo de cada ítem como %consumido del ítem x %proteína del ítem (Borgnia 2008).

Para el segundo abordaje, y con el objetivo de detectar una limitante en la cantidad de alimento expresado como una reducción en la calidad nutricional de la dieta debido a las altas densidades de guanacos, utilizamos datos de nitrógeno fecal (contenido de nitrógeno total en heces) estimados en heces de guanacos colectadas en bosteaderos de C2B. Se colectaron ~20 boñigas por bosteadero y se conservaron en bolsas de papel. El contenido de nitrógeno en heces o nitrógeno fecal (N fecal) es considerado un indicador útil de la calidad relativa de la dieta de una población en distintas estaciones del año, o distintos años, así como de poblaciones de la misma especie expuestas a condiciones ambientales similares (Leslie and Starkey 1987; Gregorio et al. 2019). Además de las 13 muestras de 2007 y 2008 mencionadas previamente, se incluyeron muestras colectadas en verano 2014 (n=2), otoño 2016 (n=6), invierno 2016 (n=17), verano 2016 (n=12) y otoño 2017 (n=8). Los valores se expresan como mg de N/10 g de muestra, cuantificado mediante analizador automático por combustión seca CN 628 marca LECO. Para evaluar los cambios en la calidad de la dieta en función de la densidad poblacional dentro de C2B (n=58), se ajustaron modelos lineales generalizados a los datos de N fecal, asumiendo una distribución gamma de los errores y una función de enlace logarítmica (Crawley 2007), incluyendo, además de la densidad poblacional, el efecto de la estación del año para dar cuenta de las diferencias debidas al estado fenológico de la vegetación al momento del muestreo.

Finalmente, se comparó el contenido de N fecal entre muestras recolectadas simultáneamente en C2B y en el establecimiento ganadero lindero, LaPla, que comparte las características ambientales de la reserva. Al citar el colapso de C2B se suele asumir que los guanacos de LaPla no están sometidos al nivel de competencia que opera en la reserva por presentar densidades de guanacos más bajas y no haber registros de mortalidad masiva (Cévoli 2005). Además, se considera que los guanacos habrían sido perseguidos fuera de LaPla y obligados a permanecer dentro de la reserva C2B, aumentando artificialmente la densidad de esta última (Novaro and Walker 2021). LaPla presenta una carga ovina de 30 UGO/km², lo que complejiza la estimación del nivel de competencia operando sobre la población de guanacos ya que los ovinos desplazan competitivamente al guanaco (Marino and Rodríguez 2022). Aun así, comparamos el N fecal de los guanacos en ambos sitios bajo la hipótesis de que las altas densidades observadas de manera sostenida en C2B tienen un impacto sobre la disponibilidad forrajera, selectividad y consumo por parte de los guanacos, resultante en una disminución de la calidad nutricional de su dieta respecto de la de los guanacos en LaPla. Las muestras se tomaron en el verano de 2016 (C2B n=11, LaPla n=6), primavera de 2017 (C2B n=16, LaPla n=10) y verano de 2017 (C2B n=9, LaPla n=18). Se ajustaron modelos lineales generalizados a los datos de N fecal, asumiendo una distribución gamma de los errores y una función de enlace logarítmica (Crawley 2007), incluyendo además de la comparación entre C2B y LaPla, el efecto de la estación del año para dar cuenta de las diferencias debidas al estado fenológico de la vegetación al momento del muestreo y de la interdependencia de los datos correspondientes a cada fecha.

Disponibilidad de alimento

Se estimó la disponibilidad de alimento mediante la medición del forraje disponible acumulado anualmente en jaulas anti-herbivoría (clausuras). En 2011 se instalaron 19 clausuras en sitios que presentaran una cobertura de pastos representativa de la heterogeneidad observada en la reserva. En el período 2012-2021 se fueron perdiendo sucesivamente algunas clausuras y para 2021 quedaban 7 jaulas en pie. Las clausuras, que abarcan parcelas de 0.5x0.5 m, se dispusieron cada año (excepto 2014) durante la primavera,

en micro-sitios representativos de la cobertura de pastos promedio de cada comunidad estimada a partir de muestreos de vegetación preliminares, y la biomasa aérea resultante fue cosechada un año más tarde, en coincidencia con el pico de producción de biomasa de pastos perennes (Campanella and Bertiller 2008), dejando un remanente de 4 cm de altura. La biomasa cosechada fue secada en estufa a 60 °C hasta alcanzar peso constante. Se estimó la disponibilidad de pastos perennes (forrajeros) por unidad de superficie extrapolando la biomasa seca cosechada en las clausuras al área de muestreo de la reserva. Las estimaciones a partir de las jaulas solo incluyen pastos perennes pero los guanacos también consumen arbustos, hierbas y pastos anuales (ver resultados de dieta) por lo que nuestra estimación subestima la cantidad total de alimento disponible.

Además, se exploró la variabilidad interanual en la disponibilidad de forraje en un intervalo de tiempo más amplio, desde el año 2000 hasta el 2021, mediante el valor máximo anual del índice verde mejorado (EVI por sus siglas en inglés) (Pettorelli et al. 2005). Los valores fueron obtenidos a partir de la secuencia de las 23 imágenes MODIS de 250 metros de resolución para cada año (Pettorelli et al. 2005; Mohr Bell and Siebert 2008). Se filtraron los valores de baja confiabilidad de acuerdo a la calidad de píxeles reportada (urs.earthdata.nasa.gov) y se graficaron como una función suavizada.

Densidad poblacional y su relación con la disponibilidad de alimento

Para el análisis de la densidad poblacional se recurrió a datos publicados por varios autores entre 1996 y 2004, y a datos propios para el período 2006-2021. El método utilizado históricamente para realizar las estimaciones de densidad poblacional es el *distance sampling* (Buckland et al. 1993), y su aplicación a los guanacos de C2B fue detallada en otras publicaciones (Baldi et al. 2001; Marino et al. 2014). Entre 2006 y 2021 se realizaron anualmente relevamientos post-reproductivos (entre diciembre y marzo) y ocasionalmente se realizaron relevamientos pre-reproductivos (septiembre-noviembre). Para el período 2006-2021, medimos el cambio poblacional de acuerdo con el método propuesto por Crawley et al. (2020), basado en las diferencias en las estimaciones de densidad post-reproductiva de años sucesivos:

$$\text{delta} = \ln(N_{(t+1)} / N_{(t)}) \quad \text{Ecuación 1}$$

Los valores positivos indican incrementos, y los negativos, reducciones de densidad poblacional. Los incrementos son producto de los nacimientos y el ingreso de animales, y las reducciones resultan de las muertes y de la salida de individuos del área de estudio. A partir de esta variable, exploramos los efectos de la densidad de guanacos y la variabilidad en la disponibilidad alimento sobre los cambios poblacionales para evaluar la existencia de procesos de regulación en función de variaciones en la disponibilidad de alimento per cápita. Ajustamos modelos lineales a los valores de delta, incluyendo como variables explicatorias la densidad poblacional, el EVI máximo del año en cuestión y el EVI/densidad x 100, como una aproximación a la disponibilidad de alimento per cápita relativa entre años. Finalmente, los modelos se ordenaron según el criterio de información de Akaike (AIC). Para comparar las estimaciones de densidad con las de disponibilidad de alimento se consideró que cada individuo clasificado como chulengo (cría) en los relevamientos a campo equivale a 0.34 guanaco adulto (Von Thüngen 2003).

Estado de la vegetación

Para evaluar el estado de la vegetación en C2B luego de al menos cinco décadas de exposición al pastoreo por guanacos, recurrimos a datos de censos de vegetación realizados en la reserva y en campos vecinos. Los muestreos se realizaron sobre dos comunidades vegetales dominantes que comparten los tres sitios. En la estancia LaPla, se muestrearon áreas utilizadas casi exclusivamente por ovinos o por guanacos, según datos de distribución espacial del período 2008-2020 (Marino and Rodríguez 2022). En El Sauce se muestrearon áreas de uso casi exclusivo por ovinos de acuerdo al relevamiento de distribución de guanacos y ovinos (datos no publicados), y a las declaraciones del personal de la estancia. En todos los casos, se seleccionaron sitios representativos dentro de estas áreas, distantes al menos 1 km de las aguadas y alejados de los alambrados u otros elementos que pudieran condicionar la distribución de los animales. La reserva se muestreó en 2016, 2017 y en 2021, la estancia LaPla se muestreó en 2017, 2018 y 2021, y la estancia El Sauce, lindera a LaPla, se muestreó en 2021. Para cada muestreo de vegetación se instalaron dos transectas de 50 m sobre las que se aplicó el método de la línea de puntos (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974). A intervalos de 1 m se bajó una aguja de hierro y se registraron los toques

de vegetación identificando la especie vegetal. Sobre estos registros se calculó la cobertura de especies de pastos preferidas por los herbívoros (pastos forrajeros) y de cobertura vegetal total (canopeo). También se registró para cada toque la cobertura del suelo como cobertura basal (bases de plantas), mantillo, costras criptogámicas o rocas. Los toques que no presentaban ninguna de estas coberturas fueron considerados suelo desnudo. Todos estos parámetros se relacionan con la susceptibilidad de los sitios a la erosión, la infiltración del agua en el suelo y la resistencia a la degradación (Herrick et al. 2005) y pueden ser utilizados como indicadores del estado de la vegetación y el ambiente. Para el análisis estadístico de la diferencias entre los lugares de interés, se ajustaron modelos lineales mixtos a los datos de cobertura. Se asumió una distribución normal de los errores ya que los residuales indicaron un buen desempeño. Se incluyó un factor aleatorio para dar cuenta de la interdependencia entre las dos transectas que componen cada muestreo de vegetación y se consideró como efecto fijo el sitio, con 4 niveles: C2B (con pastoreo exclusivo por guanacos), El Sauce (en zonas con pastoreo ovino exclusivo) y dos niveles para LaPla (uno referido a áreas de pastoreo predominantemente ovino y otro de pastoreo predominante por guanacos). Para dar cuenta de las diferencias inter-anales en los ciclos de crecimiento de la vegetación que pudieran deberse a efectos climáticos y afectar la comparación de interés, se incluyó además

el promedio del índice normalizado de diferencia de humedad (*normalized difference moisture index*, NDMI) para los meses de marzo a noviembre como medida del contenido de humedad relativa en la vegetación (estrés hídrico) durante su período de crecimiento.

RESULTADOS

Dieta, calidad nutricional, disponibilidad de alimento, y densidad poblacional

En el total de las muestras de heces individuales analizadas se lograron identificar 29 géneros vegetales, incluyendo 9 géneros de gramíneas, 12 de plantas leñosas y 8 hierbas. Los valores medios de los ítems clave consumidos y rangos correspondientes observados entre guanacos individuales se reportan en la Tabla 1, junto con valores de contenido de proteína para cada uno en primavera y verano, y el consecuente aporte proteico relativo de cada uno de ellos en la dieta. Los pastos representaron en promedio 40% de la dieta, y las leñosas, 52%, alcanzando valores individuales de hasta 80 y 90%, respectivamente.

El N fecal aumentó con la densidad poblacional en C2B, aunque esta relación no fue significativa (pendiente en escala logarítmica=0.001, EE=0.002, t=0.63, P[>|t|]=0.531). La variación en los datos estuvo relacionada con las diferencias estacionales,

Tabla 1. Ítems vegetales clave (cerca o mayores al 5%) reportados en la dieta de guanacos de C2B (valor medio, mínimo y máximo individual de cada género como porcentaje de la dieta), porcentaje de proteína en las muestras vegetales y aporte proteico relativo estimado en la dieta de primavera y verano.

Table 1. Key items (close to or greater than 5%) reported in guanaco diet at C2B (average, individual minimum and maximum value of each vegetation genus expressed as percent of the diet), protein content in vegetation samples and relative protein input estimated in summer and autumn diets.

	Primavera 2007			Verano 2008		
	%ítem consumido promedio (rango)	%proteína	Aporte proteico relativo (%)	%ítem consumido promedio (rango)	%proteína	Aporte proteico relativo (%)
<i>Stipa</i> *	20.0 (12.9-32.4)	13.8	31.4	22.3 (4.72-42.8)	12.7	39.8
<i>Poa</i>	6.3 (2.81-10.8)	6.9	4.9	4.5 (0-11.8)	4.8	3.0
<i>Piptochaetium</i>	4.2 (0-14.9)	6.0	2.9	6.4 (0-13.3)	4.8	4.3
<i>Distichlis</i>	0.3 (0-1.48)	5.9	0.2	4.9 (0-26.1)	5.0	3.5
Total gramíneas	30.8 (25.3-62.6)		39.4	38.1 (7.87-82.2)		50.6
<i>Chusqueira</i>	41.2 (0-66.4)	11.3	53.0	54.6 (16.7-77.2)	6.4	49.4
Total leñosas	41.2 (15.4-70.1)		53.0	54.6 (16.7-77.2)		49.4
<i>Erodium</i>	5.7 (0-18.8)	11.6	7.5	0.0	s/d	0.0
Total hierbas	5.7 (1.7-31.8)		7.5	0.0		0.0

**Stipa* puede incluir a las especies *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth, *Pappostipa speciosa* (Trin. and Rupr.) Romasch., *P. humilis* (Cav.) Romasch., *N. longiglumis* Phil. Barkworth, *Jarava neaei* (Nees ex Steud.) Peñailillo, and *Amelichloa ambigua* (Speg.) Arriaga and Barkworth. Todas estas especies están presentes en el sitio de estudio (Rajlevsky 1998) y pertenecían al género *Stipa* hasta que fueron reclasificadas durante la última década

con los mayores valores observados en invierno y los menores en verano (diferencia en escala logarítmica=0.492, EE=0.048, $t=10.3$, $P[>|t|]<0.001$).

En cuanto a la comparación entre sitios, luego de dar cuenta de las diferencias entre verano y primavera (diferencia en escala logarítmica=-0.295, EE=0.022, $t=-13.310.3$, $P[>|t|]<0.001$), los valores de N fecal fueron ligeramente mayores en C2B que en la Estancia LaPla, aunque esta diferencia no fue significativa (diferencia en escala logarítmica=-0.03, EE=0.021, $t=-1.38$, $P[>|t|]=0.172$).

De acuerdo con la biomasa cosechada en las jaulas, la disponibilidad de pastos forrajeros en C2B durante el período 2012-2019 fue en promedio de 21.75 (± 13.1) t/km², asumiendo un factor de uso del 35% (Massara Paletto and Buono 2002). Considerando un peso promedio de 75 kg para un guanaco adulto (Sarasqueta 2001) y un consumo diario de materia seca de 2% de su masa corporal (San Martin and Bryant 1989), esta disponibilidad podría sustentar a 40 guanacos adultos/km². Este valor asciende a 56.5 guanacos adultos/km² si consideramos el factor de uso del 50% propuesto por Von Thüngen (2003). Si bien la variabilidad interanual en la disponibilidad de este recurso es notable, cabe considerar que los guanacos en este sitio son capaces de incorporar hasta un 90% de plantas leñosas en la dieta, como *Chuquiraga* sp. o *Franckenia* sp. de acuerdo con la disponibilidad forrajera de

los sitios de pastoreo (Rodríguez, observación personal). Por lo tanto, el valor estimado a partir de los pastos es una subestimación de la capacidad de carga media de la reserva. En el mismo período (2012-2019) se realizaron 10 relevamientos poblacionales, obteniéndose una densidad promedio interanual de 45.4 guanacos/km², con un mínimo de 29.2 en el año 2017 y un máximo de 70.6 guanacos/km² en el 2013. Esta densidad promedio expresada en equivalentes de guanaco adultos (41.8 individuos/km²) no fue estadísticamente mayor que la capacidad de carga promedio estimada a partir de la biomasa de pastos disponible en las jaulas anti-herbivoría (prueba t de Student para diferencia de medias: $t=0.043$, g.l.=9.22, $P=0.517$). Las densidades máximas suelen coincidir con los años de máxima disponibilidad, como, por ejemplo, los 70 guanacos/km² del 2013 coincidieron con una disponibilidad de pastos forrajeros de 48.9 t MS/km², que elevaría la CC mínima estimada a 88.9 guanacos adultos/km². El acoplamiento de las fluctuaciones interanuales en la densidad poblacional y la productividad primaria también puede inferirse a partir de la dinámica de los índices verdes (Figura 2). Este acoplamiento se ve interrumpido en 2017, cuando si bien la disponibilidad se incrementa marcadamente, la población se reduce debido presumiblemente a la irrupción de un brote de sarna (ver Discusión). Para el período 2006-2016, antes de la aparición de los muertos por lesiones compatibles con sarna,

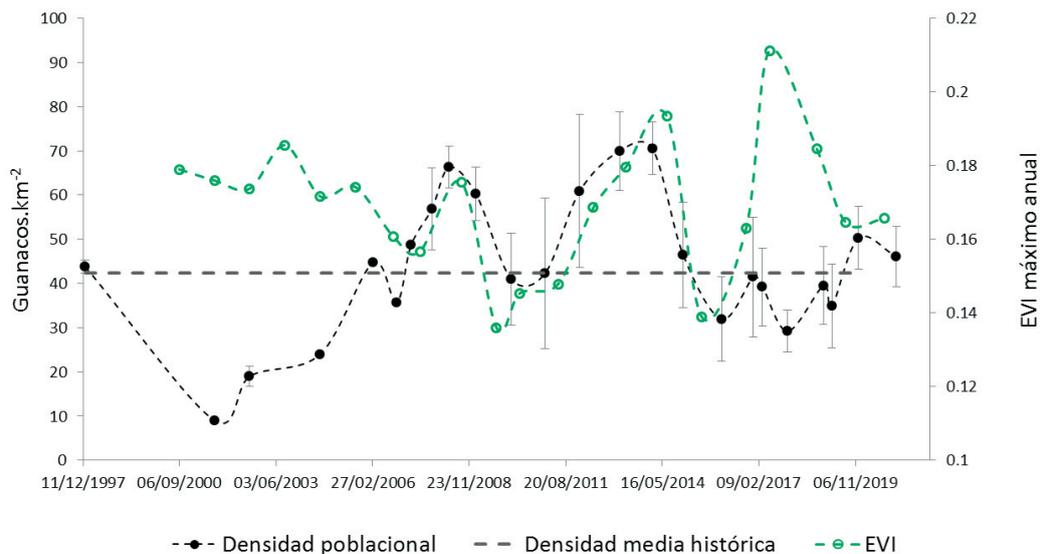


Figura 2. Densidad de guanacos en C2B entre 1998 y 2021, y máximo anual del índice verde mejorado (EVI) para el mismo período. Las líneas punteadas se incluyen para facilitar la visualización del patrón.

Figure 2. Guanaco density at C2B between 1998 and 2021, and annual EVI (enhanced vegetation index) maximum. Dotted lines are included to ease the pattern visualization.

la variable que mejor explica los cambios en la densidad poblacional es la aproximación de disponibilidad de alimento per cápita expresada como EVI máximo anual/densidad poblacional, con una clara relación positiva, mientras que el modelo que incluye solo la densidad como variable explicatoria reporta un delta AICc de 4.14 puntos respecto del anterior (Tabla 2, Figura 3). Esta relación se sostiene al incluir los datos correspondientes al período 2018-2021, posterior a la mortandad por sarna.

Teniendo en cuenta los datos publicados en la bibliografía y los datos propios, entre 1996 y 2021 se realizaron 24 relevamientos poblacionales en C2B. El promedio de los mismos es 42.4 guanacos/km² (DS=14.3), y en

el 60% de los conteos, la densidad estimada estuvo por encima de los 40 guanacos/km², aun incluyendo el período de recuperación luego del colapso del 2000.

Estado de la vegetación

Luego de dar cuenta del efecto de la variabilidad interanual en el estrés hídrico de las plantas, el cual fue significativo en todas las variables evaluadas excepto en la cobertura de leñosas (Tabla 3), se pudieron evaluar las diferencias en el estado de la vegetación entre C2B y los campos vecinos. La cobertura de canopeo fue significativamente mayor en C2B que en El Sauce, mientras que en LaPla, las zonas utilizadas predominantemente por ovinos presentaron una menor cobertura de

Tabla 2. Modelos ajustados al cambio poblacional (delta), ordenados según desempeño medido por AIC. GL=grados de libertad, delta AIC=diferencia entre AIC del 'mejor modelo' y el modelo evaluado es esa fila.

Table 2. Models fitted to population change (Delta), ranked according to AIC scores. GL=degrees of freedom, delta AIC=difference between AIC scores from the model reported and the model with the lowest score.

Modelo	Intercepto	Densidad	EVI	EVI/densidad	GL	delta AIC
5	-0.84			2.72	3	0.00
1	-0.01				2	3.45
6	-2.58	0.02		5.31	4	3.72
2	0.67	-0.01			3	4.14
7	-1.37		4.11	2.30	4	4.38
3	-1.23		7.61		3	4.46
4	-0.54	-0.01	7.56		4	5.10
8	-3.68	0.03	-5.10	8.46	5	12.46

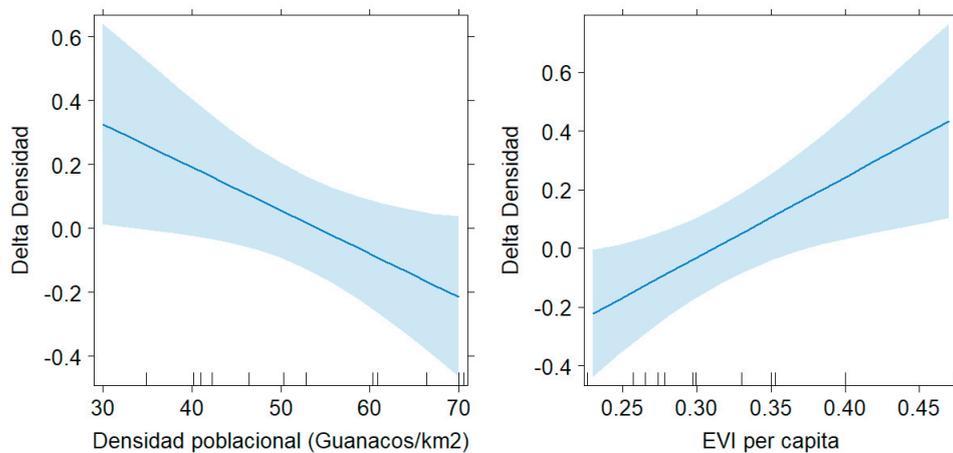


Figura 3. Relación entre el cambio poblacional interanual (delta) en C2B respecto de la densidad poblacional y de la disponibilidad relativa de forraje per cápita, para el período 2006-2016.

Figure 3. Relationship between the population change (delta) at C2B and both population density and per capita forage availability, for 2006-2016 period.

Tabla 3. Diferencias en los valores de cobertura de canopeo, suelo desnudo, base de planta, arbustos y pastos forrajeros entre el valor registrado en C2B (valor de referencia) y los valores registrados en El Sauce y LaPla. Las áreas muestreadas en LaPla incluyen zonas usadas predominantemente por guanacos y áreas usadas por ovinos. g.l.=grados de libertad, EE=error estándar y P=valor de P. El valor de NDMI representa la pendiente de la relación de las variables respuesta con el índice de diferencia normalizada de humedad.

Table 3. Differences in cover of canopy, bare soil, plant base, shrubs and edible grasses, between C2B and El Sauce and LaPla. Sampled areas in LaPla include areas used predominantly by guanacos and areas used predominantly by sheep. g.l.=degrees of freedom, EE=standard error, P=P-value. NDMI indicates the slope of the relationship of each response variable and the normalized difference of moisture index.

Referencia	g.l.	Canopeo			Suelo desnudo			Base de planta			Arbustos			Pastos forrajeros		
		Valor	EE	P	Valor	EE	P	Valor	EE	P	Valor	EE	P	Valor	EE	P
C2B	37	76.4	3.5	0.000	8.0	1.7	0.000	18.8	1.5	0.000	20.1	3.2	0.000	58.9	4.7	0.000
El Sauce	32	-14.3	6.2	0.029	6.7	3.0	0.034	-9.1	2.7	0.002	12.0	5.8	0.048	-25.0	8.5	0.006
LaPla_gua	32	-5.7	7.0	0.422	-4.9	3.4	0.158	-1.3	3.0	0.679	3.6	6.5	0.588	2.04	9.5	0.831
LaPla_ov	32	-12.5	6.6	0.067	-1.1	3.2	0.727	-9.3	2.8	0.003	-5.3	6.2	0.399	-5.73	9.0	0.529
NDMI	32	403.7	164	0.019	-385	79.7	0.000	309.5	70.6	0.000	192.3	153.9	0.221	597.8	224	0.012

canopeo que C2B y las zonas utilizadas por guanacos dentro del mismo campo, aunque estas diferencias no fueron significativas (Tabla 3). Las diferencias en el porcentaje de suelo desnudo reflejan las relaciones anteriores, con valores similares en C2B y LaPla, y valores significativamente mayores en El Sauce. La cobertura de arbustos fue mayor en El Sauce que en C2B, siendo esta última similar a la de los dos niveles de LaPla. La cobertura de pastos forrajeros fue similar en C2B y en LaPla pero significativamente menor en El Sauce, con una caída del 25% respecto de los valores registrados en la reserva. Finalmente, la cobertura de base planta, un mejor indicador de los efectos del pastoreo en el mediano y largo plazo, fue significativamente mayor en C2B y zonas de pastoreo predominante por guanacos en LaPla que en los escenarios ovinos de LaPla y El Sauce, los que presentaron valores notablemente menores (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Cabo Dos Bahías fue declarada área protegida hace casi 50 años, y desde entonces, la población de guanacos ha permanecido sin ningún tipo de manejo interventivo. Los registros de los últimos 25 años indican densidades relativamente altas y fluctuantes. Sin embargo, los resultados de N fecal no sugieren diferencias en el contenido nutricional de la dieta de los guanacos en C2B respecto de los guanacos en LaPla, en la cual se asume que no están expuestos al nivel de competencia que opera en la reserva. Tampoco se observa la esperada disminución de calidad de la dieta al aumentar la densidad poblacional en la reserva. La ausencia de un efecto de la densidad sobre la dieta ya había

sido reportada en un estudio en Península Valdés, en el que no se encontraron efectos sobre la composición o la amplitud de nicho, de acuerdo con lo esperado para el sistema territorial del guanaco (Rodríguez et al. 2019). El análisis de la composición botánica de la dieta en primavera y verano en C2B confirma que los pastos perennes son un grupo clave en la dieta del guanaco, aunque evidencia la capacidad de incorporar una alta proporción de leñosas cuando la disponibilidad de pastos es baja. Si bien ya se habían reportado patrones similares con anterioridad (Baldi et al. 2004), el abordaje químico-microhistológico conjunto reveló que las plantas leñosas, en particular del género *Chuquiraga*, pueden aportar hasta 70% de la proteína en la dieta para los individuos con territorios en zonas de baja disponibilidad de pastos, como lo es el área del Cabo, al este de la reserva. Este resultado sobre una especie que es considerada de escaso valor forrajero para el ganado (Elissalde et al. 2002) es consistente con otros trabajos que muestran una preferencia media o alta para este ítem en otras comunidades (Baldi et al. 2004; Rodríguez et al. 2019) y sugiere a *Chuquiraga* spp. como un recurso clave para el guanaco. Esta preferencia por una especie vegetal que suele ser abundante en áreas con degradación severa debido al sobrepastoreo ovino podría explicar la ocurrencia de guanacos en sitios que dejaron de ser aptos para la cría de especies domésticas.

Una estimación conservativa de la disponibilidad de pastos preferidos a partir de cortes sobre las jaulas anti-herbivoría indica que la capacidad de carga mínima promediada entre años (41.1 guanacos adultos/km²) es similar a la densidad de equilibrio observada

(42.4 guanacos/km², DS=14.3). Si bien los valores medios de capacidad de carga ambiental por sí solos suelen ser de poca utilidad en los ecosistemas áridos dada la alta variabilidad interanual en la productividad primaria (McLeod 1997; Mysterud 2006), estas estimaciones pueden ser valiosas como una medida relativa para manejar o monitorear estos ambientes cuando existen valores de variabilidad asociados y son evaluados en conjunto con la dinámica de las densidades de herbívoros. En este caso, cabe resaltar que la estimación conservativa y a campo de la capacidad de carga media y su variabilidad, son mayores que los 34±6 guanacos/km² estimados para C2B por el método remoto y a gran escala desarrollado recientemente por Oliva et al. (2020a), poniendo en duda su confiabilidad para concluir que una especie nativa debe ser controlada para evitar el deterioro ambiental. Esto se hace más que evidente en el año 2013, un año muy lluvioso en el que la disponibilidad de pastos aumentó la capacidad de carga a más de 80 guanacos/km². Los datos presentados en este trabajo cuestionan la idoneidad de dicho método para estimar capacidad de carga a una escala predial, y resalta que emplear únicamente un promedio interanual es inadecuado para este tipo de ambientes, así como para una especie silvestre capaz de ajustar sus densidades en función de los cambios en la disponibilidad de forraje (Marino et al. 2016). Esta idea se ve reforzada por la condición de la vegetación en C2B, que luego de 50 años de pastoreo por alta densidad de guanacos presenta un mejor estado que los campos vecinos que implementan el manejo ganadero tradicional o las recomendaciones técnicas disponibles. Por lo tanto, las estimaciones de receptividad remotas requieren urgentemente una validación empírica a campo y una formulación rigurosa de los criterios empleados antes de utilizarse para derivar recomendaciones de manejo, en particular cuando se aplican a escala predial.

Luego del colapso del año 2000, la densidad de guanacos se recuperó e incluso superó la densidad previa al año 2000 en varias ocasiones, estando la mayor parte de las estimaciones realizadas durante los últimos 25 años por encima de los 40 guanacos/km². Por lo tanto, no se evidencia una disminución de la densidad de equilibrio (K) como la esperada bajo un escenario de degradación sostenida sino una dinámica fluctuante acoplada a las variaciones ambientales. En el análisis exploratorio

del índice verde mejorado (EVI) se puede observar que la densidad poblacional refleja los cambios interanuales en la disponibilidad de forraje. Si bien el pastoreo intenso es evidente en algunos sitios dentro del área, las densidades observadas son consistentes con la disponibilidad estimada. Y dado que nuestras estimaciones no consideran la alta disponibilidad de especies leñosas clave como *Chuquiraga* spp., estos resultados contradicen la idea de colapso por sobreexplotación de recursos o un exceso poblacional dramático. Por otro lado, según el registro promedio de nueve establecimientos cercanos al área de estudio, los años 1999 y 2000 presentaron valores de precipitación por encima de la media anual (378 y 355 mm, respectivamente), en contraste con el 2001, que sí fue un año muy seco (149 mm) (Colombani et al. 2016); esto contradice la idea de que durante el 2000 hubo una limitante de alimento inusual en la zona. Resultados obtenidos con anterioridad indican que las fluctuaciones de densidad estarían dadas por un reclutamiento denso-dependiente a altas densidades (Marino et al. 2014), sumado al movimiento ocasional de animales (principalmente grupos de machos) entre el área de estudio y el establecimiento lindero (datos no publicados). Los resultados del presente trabajo refuerzan que dichas fluctuaciones estarían direccionadas por la cantidad de alimento disponible por individuo (i.e., por la combinación de la disponibilidad total y la cantidad de animales), representando un mecanismo de regulación evidentemente denso-dependiente. La cobertura de arbustos de comunidades vegetales similares a las de C2B muestran una variabilidad interanual menor y una menor dependencia de las precipitaciones que la de los pastos (Pazos et al. 2017), tal como lo sugiere en nuestro caso la ausencia del efecto del índice de humedad sobre la cobertura de los primeros. Por esto, puede inferirse que los aumentos de densidad poblacional estarían definidos principalmente por el aumento en la disponibilidad de pastos en los años lluviosos, mientras que los arbustos funcionarían como un recurso clave para el mantenimiento de la población cerca del equilibrio en años menos favorables.

A diferencia de la situación del año 2000, actualmente existen en la Patagonia otros sitios con densidades locales de guanacos similares a las de C2B y en equilibrio con sus fuentes de alimento, como, por ejemplo, ciertos ambientes muy productivos y protegidos en Península Valdés (Marino et al. 2016). Aunque

cabe resaltar que el carácter fluctuante de la densidad en C2B contrasta con otras reservas de Chubut, este no es suficiente para concluir que la población carece de mecanismos de regulación. Es esperable que el perímetro de dispersión acotado por el mar en un área tan pequeña dificulte el aumento de tamaño de los territorios en años secos, acentuando los procesos denso-dependientes sobre la supervivencia y la reproducción, que suelen verse amortiguados en poblaciones sedentarias con condiciones de dispersión/expansión poblacional regulares (Marino et al. 2016). Estudios adicionales permitirán poner a prueba estas ideas y avanzar en la comprensión de los procesos involucrados.

Estrés invernal, parásitos y sarna

Si bien no estamos al tanto de publicaciones que reporten sobrepastoreo por guanacos (Schroeder et al. 2022) y hay evidencia creciente de su relativamente bajo impacto de pastoreo (Burgi et al. 2012; Marino et al. 2016; Marino and Rodríguez 2022), existe un gran número de publicaciones que reportan altas mortalidades de guanacos por estrés invernal. La cubierta de nieve combinada con la fenología vegetal se ha identificado como principal forzante de las migraciones de guanacos en las cuales algunos individuos pueden alternar veranos en zonas altas y productivas, que presentan frecuentes nevadas invernales, con inviernos en zonas cercanas pero más bajas y menos expuestas a la nieve (Ortega and Franklin 1995; Candino et al. 2022). Sin embargo, las características fenológicas y geomorfológicas del área ecológica Golfo San Jorge donde se emplaza C2B (Oliva et al. 2020b) se corresponden con las de las zonas de invernada y su extensión supera ampliamente la escala espacial reportada para los movimientos migratorios de los guanacos (Ortega and Franklin 1995; Bolgeri 2016; Candino et al. 2022). Estas características serían consistentes con el carácter sedentario de la población de C2B, así como de las del resto de la zona costera de Chubut. Si bien las precipitaciones en C2B ocurren principalmente en forma de lluvia, ocasionalmente puede nevar, como ocurrió en el año 2000. Mortalidades masivas de guanacos por inviernos inusualmente severos se reportaron desde San Juan hasta Tierra del Fuego (Raedeke 1979; Cajal and Ojeda 1994), incluso en otras localidades durante el mismo invierno que colapsó la población de C2B (Rindel and Belardi 2006). Las nevadas tardías del año 2000 fueron consideradas como las de mayor magnitud de los últimos

100 años (lanacion.com.ar/sociedad/la-mayor-nevada-tardia-en-100-anos-nid32866/), lo que resultó en la pérdida de más de 300000 ovinos en Chubut. Las bajas temperaturas debilitan aun más a los guanacos con estrés nutricional luego de que la nieve bloquea el acceso al forraje, y esto es en particular dramático en sitios donde las nevadas son infrecuentes (Sarno et al. 1999; Williams et al. 2014), como es el caso de C2B. Las escasas reservas de grasa del guanaco (menores al 1%) (García 1976) los vuelve especialmente vulnerables a esta combinación de ayuno y estrés invernal. Raedeke (1979) concluyó que la severidad del invierno es considerada un factor próximo en la regulación poblacional de los guanacos, exacerbando las fluctuaciones alrededor de la capacidad de carga media. Incluso, de acuerdo con los reportes de los antiguos exploradores, las mortalidades catastróficas de guanacos por estrés invernal solían ser frecuentes antes de la introducción del ganado ovino (Rindel and Belardi 2006). Entonces, los eventos de mortalidad masiva no son exclusivos de C2B, sino un fenómeno natural observado numerosas veces en las poblaciones de guanacos sometidas a inviernos inusualmente severos, patrón que también se reporta para otras especies de ungulados (Jedrzejewski et al. 1992; Crawley et al. 2020).

Entre los factores que pueden causar alta mortalidad además de la limitante de alimento y el estrés invernal, se encuentran los parásitos y las enfermedades. Los endoparásitos en los guanacos de C2B fueron reportados en estudios previos (Karesh et al. 1998; Beldomenico et al. 2003) y no descartamos que potencien los efectos combinados del clima y la densidad sobre la supervivencia, como ocurre en otros ungulados (Crawley et al. 2020). Merece especial atención la aparición de animales con lesiones compatibles con sarna sarcóptica, con una alta cantidad de guanacos muertos observada en 2017 y 2018, a pesar de la alta disponibilidad de forraje (Marino, observación personal). La sarna sarcóptica, provocada por el ácaro *Sarcoptes scabiei*, ha mostrado ser una amenaza en las poblaciones de camélidos silvestres (Acebes et al. 2022), en especial luego de provocar el colapso de las poblaciones de guanacos y vicuñas en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan (Ferreyra et al. 2022). En conjunto, la evidencia disponible sugiere que la severidad del invierno, combinada con altas cargas parasitarias, sería la explicación más probable para la mortalidad observada en el año 2000.

Subestimación sistemática de la capacidad de carga para guanacos y sus consecuencias de manejo

En resumen, luego de evaluar la información disponible no encontramos evidencia que apoye un exceso poblacional en C2B. En cambio, el análisis presentado sugiere que la capacidad de carga ambiental de la reserva sería mayor de lo que se asume. La subestimación de la capacidad de carga para guanacos, así como la omisión de la asimetría en las interacciones competitivas con el ganado, son tópicos constantes en el debate sobre el rol del guanaco en la degradación de los pastizales patagónicos (Schroeder et al. 2022). Este sesgo discursivo no solo confunde y consolida la percepción negativa sobre la especie, sino que al incluirse como supuestos en el abordaje del manejo, provoca contradicciones y riesgos adicionales.

En el manejo de los recursos es esencial establecer objetivos claros, ya que las acciones necesarias para alcanzarlos van a variar enormemente entre un programa orientado a la reducción poblacional y otro orientado a desarrollar una actividad económica sostenida, y a menos que estén claramente expresados, no es posible juzgar la pertinencia de las acciones de manejo implementadas (Pople and Grigg 1999). El marco regulatorio para el manejo del guanaco en la Argentina no permite distinguir entre iniciativas de genuino aprovechamiento sustentable y aquellas destinadas a reducir las cargas de herbívoros, independientemente de la comercialización de los productos derivados. Este ha sido el núcleo de un intenso debate en relación a las medidas promovidas en 2019 por el Gobierno Nacional para reanudar la cosecha comercial con supuestos fines de conservación de la especie y del desarrollo de una nueva actividad económica, luego de su prohibición recomendada por CITES en 1997. Sin embargo, las tasas de cosecha reportadas bajo dicha iniciativa “cuota promedio 18.6% con un mínimo de 12.8 y un máximo de 27.5” (Oliva et al. 2020a) contrastan de forma marcada con los valores 1.3-4.7% considerados como tasas de extracción sustentable para el manejo del guanaco en Chile (Soto et al. 2018), considerando tasas de incremento natural para la especie de entre 0.051 (Zubillaga et al. 2018) y 0.11 (González et al. 2000). Las tasas de cosecha reportadas, la ausencia de un programa explícito de aprovechamiento de largo plazo y las declaraciones públicas de representantes del sector ganadero convencido de poder así incrementar el stock ovino, indican que la reducción poblacional

es el principal objetivo subyacente al manejo extractivo actual, contrastando con los argumentos de diversificación productiva utilizados para justificarlo. Bajo la legislación nacional vigente, el uso de modelos con criterios de maximización contradictorios o parámetros sesgados, como, por ejemplo, una capacidad de carga menor a la real como la que se cuestiona en el presente estudio, pueden legitimar supuestos excedentes poblacionales y tasas de cosecha insostenibles. La posible escalada de estos programas de aprovechamiento aparentemente sustentables representa un riesgo preocupante para una especie conflictiva aún en vías de recuperación desde la última sobreexplotación.

CONSIDERACIONES FINALES

Como se mencionó antes, las densidades registradas en C2B son compatibles con la disponibilidad de forraje cuando se contempla la variabilidad temporal en ambas variables. Ninguno de los datos disponibles apoya la idea de un exceso poblacional con respecto a la cantidad de alimento o a la disminución en la calidad de la dieta, la reducción de la densidad de equilibrio, la pérdida de especies forrajeras, el deterioro ambiental u otro indicador de ausencia de mecanismos de regulación poblacional. Entonces, en función de la evidencia presentada podemos esperar que la densidad de guanacos en C2B siga oscilando en el rango de valores observado previamente sin que esto implique un detrimento ambiental. Por lo tanto, a menos que se presente evidencia directa, el colapso del 2000 debería dejar de citarse como un caso de degradación por exceso poblacional de un herbívoro sin mecanismos de regulación. Por último, insistimos en la necesidad de verificar de manera empírica y rigurosa los criterios para el diagnóstico de situaciones de sobrepastoreo con metodologías que incluyan umbrales claros y consensuados para planificar el manejo de los herbívoros nativos en la Patagonia.

AGRADECIMIENTOS. Este trabajo fue posible gracias al trabajo inicial en C2B de S. Cévoli y R. Baldi; a Marce Nabte, Alejo Irigoyen y todos los voluntarios que ayudaron en el trabajo de campo desde 2006; al apoyo de APN, PUE-IPEEC-2016 22920160100044, CONICET, Rufford Small Grant Foundation (9072-2) y FONCyT (PICT 2014-2413); autorizado por la Dirección de Conservación y Áreas Protegidas y Dirección de Flora y Fauna de la Provincia de Chubut.

REFERENCIAS

- Acebes, P., S. Vargas, and H. Castillo. 2022. Sarcoptic mange outbreaks in vicuñas (*Cetartiodactyla*: Camelidae): A scoping review and future prospects. *Transboundary and Emerging Diseases* 69(5):e1201-e1212. <https://doi.org/10.1111/tbed.14479>.
- Baldi, R., S. D. Albon, and D. A. Elston. 2001. Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia* 129:561–570. <https://doi.org/10.1007/s004420100770>.
- Baldi, R., D. A. De Lamo, M. Failla, P. Ferrando, M. C. Funes, P. Nugent, S. Puig, S. Rivera, and J. von Thüngen. 2006. Plan Nacional de Manejo del Guanaco (*Lama guanicoe*). Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, República Argentina.
- Baldi, R., A. Pelliza Sbriller, D. Elston, and S. D. Albon. 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *The Journal of Wildlife Management* 68:924–938. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0924:HPFCBG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0924:HPFCBG]2.0.CO;2).
- Beeskow, A. M., H. F. Del Valle, and C. M. Rostagno. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la Provincia de Chubut., *Publicación Especial, Secretaría de Ciencia y Técnica, Argentina*.
- Beldomenico, P. M., M. Uhart, M. F. Bonoa, C. Marull, R. Baldi, and J. L. Peralta. 2003. Internal parasites of free-ranging guanacos from Patagonia. *Veterinary Parasitology* 118:71–78. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2003.09.008>.
- Bolgeri, M. J. 2016. Caracterización de movimientos migratorios en guanacos (*Lama guanicoe*) y patrones de depredación por pumas (*Puma concolor*) en La Payunia, Mendoza. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche. Pp. 238.
- Borgnia, M. 2008. Ecología espacial y alimentación de la vicuña (*Vicugna vicugna*): interacciones con el ganado doméstico en la Reserva Laguna Blanca, Catamarca. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Luján, Buenos Aires. Pp. 213.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, and J. L. Laake. 1993. *Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall, London.
- Burgi, M., A. Marino, V. Rodríguez, G. Pazos, and R. Baldi. 2012. Response of guanacos to changes in land management in Península Valdés, Argentine Patagonia. Conservation implications. *Oryx* 46:99–105. <https://doi.org/10.1017/S0030605311000214>.
- Cajal, J. L., and R. A. Ojeda. 1994. Camélidos silvestres y mortalidad por tormentas de nieve en la cordillera frontal de la provincia de San Juan, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 1:81–88.
- Campanella, M. V., and M. B. Bertiller. 2008. Plant phenology, leaf traits, and leaf litterfall of contrasting life forms in arid Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 19:75–85. <https://doi.org/10.3170/2007-8-18333>.
- Candino, M., E. Donadio, and J. N. Pauli. 2022. Phenological drivers of ungulate migration in South America: characterizing the movement and seasonal habitat use of guanacos. *Movement Ecology* 10:34.
- Cévoli, S. R. 2005. Dinámica de la población de guanacos (*Lama guanicoe*, Müller) de la reserva Cabo Dos Bahías, Chubut. Tesis de Grado. Universidad Nacional de la Patagonia, Puerto Madryn. Pp. 43.
- Colombani, E., G. Ovando, A. de la Casa, and N. Elissalde. 2016. Estimación del porcentaje de señalada ovina en base a la disponibilidad hídrica y el Índice de Vegetación Mejorado (EVI) en el área costera de la provincia de Chubut, Argentina. *Asociación Argentina de Agrometeorología*.
- Coughenour, M. B., and F. J. Singer. 1991. The concept of overgrazing and its application to Yellowstone's northern range. Pp. 209–230 in R. B. Keiter and M. S. Boyce (eds.). *The Greater Yellowstone ecosystem. Redefining America's wilderness heritage*. Yale University Press New Haven and London.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interaction*. University of California Press, Berkeley.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester.
- Crawley, M. J., R. J. Pakeman, S. D. Albon, J. Pilkington, I. R. Stevenson, M. B. Morrissey, O. R. Jones, E. Allan, A. I. Bento, H. Hipperson, G. Asefa, and J. M. Pemberton. 2020. The dynamics of vegetation grazed by a food-limited population of Soay sheep on St Kilda. *Journal of Ecology* 109:3988–4006. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13782>.
- du Toit, J., J. Kock, and J. Deutsch (eds.). 2010. *Wild Rangelands: Conserving Wildlife While Maintaining Livestock in Semi-Arid Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, United Kingdom.
- Elissalde, N., J. M. Escobar, and V. Nakamatsu. 2002. Inventario y evaluación de pastizales naturales de la zona árida y semiárida de la Patagonia. EEA INTA Chubut.
- Escobar, J. M., V. Nakamatsu, G. Buono, and V. Massara Paletto. 2020. Método del valor pastoral. In: *Métodos de evaluación de pastizales en Patagonia Sur*. Buenos Aires V. Massara Paletto and G. Buono (eds.). INTA, Centro Regional Patagonia Sur. Pp. 288.
- Ferreyra, H., J. Rudd, J. Foley, R. E. Vanstreels, A. M. Martín, E. Donadio, and M. Uhart. 2022. Sarcoptic mange outbreak decimates South American wild camelid populations in San Guillermo National Park, Argentina. *Plos ONE* 17(1): e0256616. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256616>.
- García, P. T. 1976. Análisis de la composición en ácidos grasos de lípidos de depósito e intramusculares dos guanacos de 33 y 85 kg de peso vivo. Informe del Departamento de Tecnología de Carnes, INTA. Castelar. Departamento de Fauna Silvestre, M.A.G.M., Provincia de Río Negro.
- Gauna, C., F. Ibarguren, R. Contreras, and S. Behr. 2012. Inventario y evaluación de pastizales naturales Establecimiento La Península. Informe técnico.
- González, B. P., F. M. Bas, C. G. Tala, and A. W. Iriarte. 2000. Manejo sustentable de la vicuña y el guanaco. Chile. URL: hdl.handle.net/20.500.14001/54498.

- Gregorio, P. F., A. Panebianco, R. Ovejero Aguilar, P. A. Taraborelli, P. G. Moreno, N. M. Schroeder, L. R. Leggieri, Marozzi, and P. D. Carmanchahi. 2019. Linking diet quality and energy demand in free-living guanacos: an eco-physiological innovative approach. *Journal of Zoology* 308:243-252. <https://doi.org/10.1111/jzo.12667>.
- Herrick, J. E., J. W. Van Zee, K. M. Havstad, L. M. Burkett, and W. G. Whitford. 2005. Monitoring manual for Grassland, Shrubland and Savanna Ecosystems. USDA-ARS Jornada Experimental Range, Tucson, Arizona.
- Holechek, J. L., H. Gómez, F. Molinar, and D. Galt. 1999. Grazing studies: What we've learned. *Rangelands* 21:12-16.
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewska, H. Okarma, and A. L. Ruprecht. 1992. Wolf predation and snow cover as mortality factors in the ungulate community of the Bialowieza National Park, Poland. *Oecologia* 90:27-36. <http://doi.org/10.1007/BF00317805>.
- Karesh, W., M. Uhart, E. Dierenfeld, W. Braselton, A. Torres, C. House, H. Puche, and R. A. Cook. 1998. Health evaluation of free-ranging guanaco (*Lama guanicoe*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 29:134-141.
- Leslie, D. M., and E. E. Starkey. 1987. Fecal Indices to Dietary Quality: A Reply. *Journal of Wildlife Management* 51: 321-325. <https://doi.org/10.2307/3801009>.
- Marino, A., M. Pascual, and R. Baldi. 2014. Ecological drivers of guanaco recruitment: variable carrying capacity and density dependence. *Oecologia* 175:1189-1200. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2965-z>.
- Marino, A., and M. V. Rodríguez. 2022. Competitive exclusion and herbivore management in a context of livestock-wildlife conflict. *Austral Ecology* 47:1208-1221. <https://doi.org/10.1111/aec.13210>.
- Marino, A., V. Rodríguez, and G. Pazos. 2016. Resource-defense polygyny and self-limitation of population density in free-ranging guanacos. *Behavioral Ecology* 27:757-765. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv207>.
- Marino, A., V. Rodríguez, and N. Schroder. 2020. Wild guanacos as scapegoat for continued overgrazing by livestock in southern Patagonia. *Journal of Applied Ecology* 57:1-6. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13536>.
- Massara Paletto, V., and G. Buono. 2002. Métodos de evaluación de pastizales en Patagonia Sur. INTA Ediciones, Buenos Aires.
- McLeod, S. R. 1997. Is the concept of carrying capacity useful in variable environments? *Oikos* 79:529-542. <https://doi.org/10.2307/3546897>.
- Mohr Bell, D., and A. Siebert. 2008. Monitoreo de la sequía en la Provincia de Chubut. CIEFAP, Esquel.
- Mueller-Dombois, D., and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.
- Mysterud, A. 2006. The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology* 12: 129-141. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[129:TCCOAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[129:TCCOAI]2.0.CO;2).
- Novaro, A. J., and R. S. Walker. 2021. Lessons of 15,000 Years of Human-Wildlife Interaction for Conservation in Patagonia in the 21st Century. *Diversity* 13:633. <https://doi.org/10.3390/d13120633>.
- Oliva, G., P. Paredes, D. Ferrante, C. Cepeda, and J. Rabinovich. 2020a. Are Patagonia grasslands being overgrazed? A response to Marino et al. (2020). *Journal of Applied Ecology*:1-7. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13753>.
- Oliva, G., S. Behr, L. González, P. Peri, V. Massara Paletto, P. Rial, and E. Livraghi. 2020b. Áreas agroecológicas. In: Métodos de evaluación de pastizales en Patagonia Sur. Buenos Aires V. Massara Paletto and G. Buono (eds.). INTA, Centro Regional Patagonia Sur. Pp. 288.
- Ortega, I. M., and W. L. Franklin. 1995. Social organization, distribution and movements of a migratory guanaco population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:489-500.
- Pazos, G. E., M. V. Rodríguez, and P. D. Blanco. 2017. Vegetación terrestre: descripción, monitoreo y relación con los herbívoros. En D. E. Udrizar-Sauthier, G. E. Pazos and A. Arias (eds.). Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés: 10 años conservando el patrimonio natural y cultural de la Península Valdés, Patagonia Argentina. Fundación Vida Silvestre Argentina-CONICET.
- Pettorelli, N., J. Olav Vik, A. Mysterud, J. M. Gaillard, C. J. Tucker, and N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution* 20:503-510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>.
- Pople, T., and G. Grigg. 1999. Commercial harvesting of kangaroos in Australia. Environment Australia, Biodiversity Group, Canberra, A.C.T.
- Raedeke, K. J. 1979. Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. PhD. University of Washington, Seattle. Pp. 404.
- Rajlevsky, J. 1998. Distribución del guanaco (*Lama guanicoe*) en función de la oferta de recursos ambientales en la Reserva Cabo Dos Bahías, Chubut. Tesis de grado. Universidad Nacional de la Patagonia, Puerto Madryn. Pp. 36.
- Ranglack, D. H., S. Durham, and J. T. du Toit. 2015. Competition on the range: science vs. perception in a bison-cattle conflict in the western USA. *Journal Applied Ecology* 52:467-474. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12386>.
- Rindel, D., and J. B. Belardi. 2006. Mortandad catastrófica de guanacos por estrés invernal y sus implicaciones arqueológicas: el sitio Alero Los Guanacos 1, Lago Cardiel (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Magallania* 34: 139-155. <https://doi.org/10.4067/S0718-22442006000100009>.
- Robbins, C. T. 1983. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, USA.
- Rodríguez, V., A. Marino, L. Borrelli, A. Bay Gavuzzo, and G. Pazos. 2019. Effect of population density on diet composition and dietary niche breadth of guanaco (*Lama guanicoe*, Müller 1776) in northeastern Patagonian steppes. *Journal of Arid Environments* 170:104000. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104000>.
- San Martin, F., and F. C. Bryant. 1989. Nutrition of Domesticated South American Llamas and Alpacas. *Small Ruminant Research* 2:191-216. [https://doi.org/10.1016/0921-4488\(89\)90001-1](https://doi.org/10.1016/0921-4488(89)90001-1).

- Sarasqueta, D. V. 2001. Cría y reproducción de guanacos en cautividad (*Lama guanicoe*). INTA GTZ Comunicación Técnica N° 110, INTA Bariloche, Argentina.
- Sarno, R. J., W. R. Clark, M. S. Bank, W. S. Prexl, M. J. Behl, W. E. Johnson, and W. L. Franklin. 1999. Juvenile guanaco survival: management and conservation implications. *Journal of Applied Ecology* 36:937-945. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00449.x>.
- Scarnecchia, D. L. 1990. Concepts of carrying capacity and substitution ratios: a systems viewpoint. *Journal of Range Management* 43:553-555. <https://doi.org/10.2307/4002363>.
- Schroeder, N., M. V. Rodríguez, A. Marino, A. Panebianco, and F. Peña. 2022. Interspecific Competition Between Guanacos and Livestock and Their Relative Impact on Patagonian Rangelands: Evidence, Knowledge Gaps, and Future Directions. En P. Caramanchahi and G. Lichtenstein (eds.). *Guanacos and People in Patagonia*. Springer.
- SGAYDS. 2019. Plan Nacional para el Manejo Sostenible del Guanaco (*Lama guanicoe*). Secretaría de Gobierno de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Resolución 243/19. Argentina.
- Sepúlveda, L., A. Pelliza and M. Manacorda. 2004. Importancia de los tejidos no epidérmicos en el microanálisis de dieta. *Ecología Austral* 14:31-38.
- Somlo, R., L. Cohen, H. Giorgetti, O. Montenegro, and G. Rodriguez. 1997. Tablas de valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. Informe Técnico. INTA.
- Soto, V., N., O. Skewes, and B. A. González. 2018. Conservación y manejo del guanaco en Magallanes, Chile: desde la recuperación poblacional a la revalorización mediante cosecha. *GECS News* N° 5. GECS-IUCN, SSC 7:35-47.
- Sparks, D. R., and J. C. Malechek. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal of Range Management* 21:264-265. <https://doi.org/10.2307/3895829>.
- Von Thüngen, J. 2003. Guía práctica para la cría extensiva de guanacos en la Patagonia. INTA-EEA Bariloche, Bariloche.
- Walker, S., A. Novaro, M. Funes, R. Baldi, C. Chehébar, E. Ramilo, J. Ayesa, D. Bran, A. Vila, and N. Bonino. 2004. Rewilding Patagonia : in the Wild Patagonia Reserve Network, guanacos, choiques, and pumas will roam free. *Wild Earth Association* 12.
- Williams, M., M. Clifton, A. Manero, S. Pena, G. Oliva, A. Cesa, and M. O'Byrne. 2014. Plan de Manejo del Guanaco de la Provincia de Santa Cruz. Consejo Agrario Provincial, UNPA, INTA, Federación de Instituciones Agropecuarias de Santa Cruz, Río Gallegos, Santa Cruz.
- Zubillaga, M., O. Skewes, N. Sotoc, and J. Rabinovich. 2018. How density-dependence and climate affect guanaco population dynamics. *Ecological Modelling* 385:189-196. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.07.010>.