

Tesis Doctoral

Cambios poblacionales y comportamentales en guanacos (Lama guanicoe) asociados con la caza furtiva y su restricción en Patagonia norte

Radovani, Natalia Inés

2016-06-06

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Radovani, Natalia Inés. (2016-06-06). Cambios poblacionales y comportamentales en guanacos (Lama guanicoe) asociados con la caza furtiva y su restricción en Patagonia norte. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Radovani, Natalia Inés. "Cambios poblacionales y comportamentales en guanacos (Lama guanicoe) asociados con la caza furtiva y su restricción en Patagonia norte". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-06-06.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Cambios poblacionales y comportamentales en guanacos (*Lama guanicoe*) asociados con la caza furtiva y su restricción en Patagonia norte

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

Natalia Inés Radovani

Director de tesis: Andrés José Novaro
Consejero de Estudios: Rubén Quintana

Lugar de trabajo: Wildlife Conservation Society
Oficina Junín de los Andes

Buenos Aires, 2016

Cambios poblacionales y comportamentales en guanacos (*Lama guanicoe*) asociados con la caza furtiva y su restricción en Patagonia norte

Resumen

La sobreexplotación por cacería es una de las amenazas más importantes para la supervivencia de los mamíferos a escala mundial, siendo los ungulados uno de los grupos de mamíferos más afectados. En algunos casos el aumento de la caza está asociado a la apertura de accesos que facilitan la llegada de cazadores a sitios previamente inaccesibles. El guanaco ha sido extirpado del 70% de su rango de distribución debido al impacto de actividades humanas como la caza y la ganadería. En esta tesis presento un análisis de los cambios poblacionales y comportamentales del guanaco asociados al incremento del acceso de cazadores a través de una extensa red de caminos de exploración petrolera en el norte de Patagonia y la reversión de algunos de esos cambios luego de 10 años de cierre de caminos y aumento del contralor.

En el capítulo 1 analizo los cambios en la densidad, estructura social y proporción de crías de guanaco en un área de 15.000 km² en el norte de la provincia de Neuquén en el período 1982 a 2007. Estimé estas variables por medio de transectas de conteo estacional de guanacos a lo largo de caminos secundarios durante 2002-2007 y las comparé con datos disponibles para 1982-3 de transectas terrestres y aéreas. Luego de 25 años de caza furtiva desde una amplia red de caminos petroleros y con escaso contralor por guardas las densidades promedio disminuyeron 93-96% en tres sitios. El tamaño promedio de los grupos se redujo de 11.4 (ES=1.4) y 8.1 (ES=1.6) a 5.0 (ES=0.7) y 5.0 (ES 0.4) guanacos por grupo en dos de los sitios de muestreo. Las proporciones de crías no cambiaron significativamente. En base a una comparación entre siete sitios con diferente densidad de caminos petroleros, puntos de acceso desde caminos principales y densidad de ganado concluí que la densidad en 2002-2007 estuvo asociada de manera negativa principalmente con la disponibilidad de puntos de acceso a los caminos petroleros y en menor medida con la densidad de ganado.

En el capítulo 2 presento los resultados de un experimento de restricción de caza furtiva en un sector de 3.990 km² del área de estudio considerada en el capítulo 1. Entre 2002 y 2005 diseñé junto a mi grupo de trabajo y técnicos provinciales una serie de cierres para restringir el acceso por cazadores furtivos. Hipoteticé que la caza furtiva limita la abundancia de guanacos y provoca cambios en su estructura social, distribución y comportamiento a través del aumento de la mortalidad y el acoso y que si la caza es restringida sus efectos se revierten. En febrero de 2006 una empresa petrolera, por solicitud de la Dirección de Áreas

Protegidas de Neuquén, cerró 376 caminos petroleros en los sitios que indiqué y en 2010 reforzó 94 de esos cierres en un área de 2200 km² que abarcó cinco de los sitios experimentales, manteniéndose tres sitios sin cierres. Paralelamente a partir de 2005 la Dirección de Áreas Protegidas y la de Contralor incrementaron el esfuerzo de patrullaje. Entre 2002 y 2015 registré en los ocho sitios el esfuerzo de patrullaje y el ingreso de vehículos no autorizados por medio de sensores de tránsito y monitoreé la densidad estacional, estructura social, proporción de crías y comportamiento de escape relevando 6.417 km en 37 transectas permanentes. Clasifiqué a los ocho sitios por esfuerzo de restricción de caza alto, medio y bajo por el porcentaje de caminos cerrados y los kilómetros recorridos mensuales para contralor por guardafaunas y guardaparques. El contralor se incrementó en el período 2005-15.

El número de vehículos por mes no autorizados que registré con los sensores disminuyó significativamente en todos los sitios de estudio y fue menor en los sitios con esfuerzo medio y alto de restricción. Registré un total de 5.978 grupos de guanacos en las transectas. En dos de los cinco sitios con esfuerzo medio y alto de restricción de caza hubo aumentos de densidad de guanacos. En otros dos de esos cinco sitios hubo aumentos iniciales de densidad pero en ambos las densidades se redujeron significativamente durante el resto del estudio. Estas tendencias declinantes pudieron estar asociadas a la actividad de caza de las únicas dos familias de pobladores locales que cazaron con frecuencia en el área de estudio. En los tres sitios sin cierre de caminos (esfuerzo bajo de restricción) y en otro de los sitios de esfuerzo medio no hubo aumentos de densidad durante el estudio. La distancia de acercamiento hasta escape aumentó en todos los sitios con esfuerzo medio y alto de restricción de caza y no se modificó en los sitios con esfuerzo bajo. El tamaño de grupos familiares y de solteros y la proporción de solitarios no respondieron positivamente en ninguno de los sitios. Otros factores que pueden haber afectado mis resultados fueron las distancias de cada sitio a las ciudades de las que provienen los cazadores que operan con vehículos y las distancias a fuentes de inmigración poblacional de guanacos. Mis resultados ilustran la necesidad de enfoques de largo plazo y gran escala espacial para entender los procesos biológicos que afectan a las poblaciones sometidas a intensa caza furtiva y provee fundamentos para planificar acciones de recuperación y monitoreo de poblaciones y de evaluaciones de la efectividad de las intervenciones.

En el capítulo 3 evalué la contribución relativa de la restricción de caza furtiva, la densidad relativa de ganado y la productividad primaria (EVI) sobre la densidad de guanacos durante un período de restricción progresiva de la caza). Analicé la asociación entre las estimaciones de densidad anuales de guanacos durante 2004-10 y las covariables mencionadas mediante un modelo lineal mixto de tipo Poisson considerando el año como variable aleatoria. El análisis indicó que la productividad primaria y la tasa de encuentro de ganado tuvieron asociaciones negativas con la densidad de guanacos y que hubo más guanacos en sitios con alta y media restricción de caza. Sin embargo, para ganado y EVI los coeficientes de la regresión fueron muy bajos, indicando que estas dos variables tuvieron escasa influencia sobre la densidad de guanacos. El ganado en la región tuvo una tendencia declinante en el período de estudio. Este estudio resalta la importancia de la restricción de caza furtiva (a través de un conjunto de acciones como el cierre de caminos y el aumento de contralor como algo fundamental en la recuperación de guanacos a través de los años.

Esta tesis es la primera evaluación sistemática de las respuestas poblacionales y comportamentales del guanaco a la caza y su restricción. En el estudio consideré diferentes escalas temporales y espaciales para evaluar los efectos de la caza favorecida por el desarrollo hidrocarburífero y compararlos con otros disturbios antrópicos y ambientales. Mis resultados pueden ser aplicados a la remediación de los impactos de la caza y al monitoreo de la efectividad de las acciones implementadas y de las respuestas de las poblaciones a dicha remediación.

PALABRAS CLAVE: guanaco, Patagonia, restricción de caza furtiva, declinación de densidad poblacional, desarrollo hidrocarburífero, caminos petroleros, comportamiento, tamaño de grupo, factores antrópicos, productividad primaria, ganado

Population and behavioral changes in guanacos (*Lama guanicoe*) associated with illegal hunting and its restriction in northern Patagonia

Abstract

Unsustainable hunting is one of the major threats to the persistence of mammals worldwide, and ungulates are one of the groups of mammals that is most affected. In some cases hunting is greatly increased when hunters gain access to previously inaccessible sites with the construction of new roads. Guanacos have been extirpated from 70% of their range due to the impact of human activities such as hunting and livestock husbandry. In this thesis I present an analysis of the changes in demography and behavior of guanacos associated with an increase in access for hunters through an extensive network of oil exploration trails in northern Patagonia, and the reversal of some of these changes over 10 years after closing of oil trails and an increase in control of illegal hunting.

In Chapter 1, I analyze the changes in density, social structure, and proportion of guanaco young in a 15,000 km² area in northern Neuquén Province in the period between 1982 and 2007. I estimated these variables by means of seasonal transect counts of guanacos along secondary roads during 2002-2007 and compared them to data available for 1982-3 from terrestrial and aerial transects. After 25 years of poaching from a wide network of oil trails and with little control by rangers the mean densities decreased 93-96% in three sites. The mean group size reduced from 11.4 (SE=1.4) and 8.1 (SE=1.6) to 5.0 (SE=0.7) and 5.0 (SE=0.4) in two of the study sites. The proportions of young did not change significantly. Based on a comparison between seven sites with different density of oil trails, access points from main roads, and guanaco density, I concluded that the density in 2002-2007 was negatively associated mainly with availability of access points to oil trails and to a lesser extent with livestock density.

In Chapter 2, I present the results of an experiment of restriction of poaching in a 3,990 km² section of the study area considered in Chapter 1. Between 2002 and 2005 I designed together with my work group and provincial technicians a series of oil trail closings to restrict access by poachers. I hypothesized that poaching limits the abundance of guanacos and causes changes in their social structure, distribution, and behavior due to increase in mortality and harassment, and that if poaching is restricted its effects will be reverted. In February 2006 an oil company, by request of the Department of Protected Areas of Neuquén, closed 376 oil trails and in 2010 reinforced 94 of those closings in sites which I indicated in a 2,200 km² area that included five of the experimental sites. Three of the sites remained without closings.

Simultaneously, since 2005 the Department of Protected Areas of Neuquén and the Department of Wildlife Rangers increased their patrolling efforts. Between 2002 and 2015 I obtained records of patrolling by rangers and recorded entrance of unauthorized vehicles in the eight sites by means of traffic sensors. I also monitored the seasonal density, social structure, proportion of young, and flight behavior of guanacos in these sites by surveying 6,417 km in 37 permanent transects. I classified the eight sites into high, medium, and low effort of restriction of poaching based on the percentage of oil trails that were closed and kilometers traveled each month by rangers for control of poachers. Control increased in the 2005-15 period.

The number of unauthorized vehicles entering per month that I registered with traffic sensors diminished significantly in all the study sites, but was lower in the sites with medium and high restriction efforts. I registered a total of 5,978 guanaco groups in the transects. In two of the five sites with medium and high restriction effort there was an increase in guanaco density. In another two of the five sites there were initial increases in density, but in both the densities were reduced significantly during the rest of the study. These declining tendencies may have been associated with hunting activities by the only two families of local residents who hunted with frequency in the study area. In the three sites without road closings (low restriction effort) and the other medium effort site there was no increase in density during the study. The distance observers could approach until there was a flight response increased in every site with medium and high hunting restriction and was not modified in the sites with low effort. The size of family groups and bachelor groups and the proportion of solitary animals did not respond positively in any of the sites. Other factors that could have affected my results were the distances of each site to the cities that hunters with vehicles come from and the distances to source populations for immigration by guanacos. My results illustrate the need for long-term and large-scale approaches in order to understand the biological processes that affect the populations subjected to intensive poaching, and provide foundations for planning population recovery and monitoring effectiveness of interventions.

In Chapter 3, I evaluated the relative contributions of restriction of poaching, livestock density, and primary productivity (EVI) on guanaco densities, during a period of increasing restriction of hunting. I analyzed the association between annual guanaco density during 2004-10 and the covariates by means of a mixed linear Poisson model considering the year of the survey as a random variable. The analysis indicated that primary productivity had negative associations with the density of guanacos, and that there were more guanacos in sites of high and medium restriction of hunting. Nevertheless, the coefficients for EVI and livestock were very small, indicating that these two variables had a very small influence on density of guanacos. Livestock density had a declining tendency during the study period. This study demonstrates the importance of reducing poaching (through a combination of actions such as closing roads and increasing patrols as fundamental for the recuperation of guanaco populations over time.

This thesis is the first systematic evaluation of the population and behavioral responses of guanacos to hunting and its restriction. I considered different temporal and spatial scales to evaluate the effects of hunting that was favored by hydrocarbon development and compare them to other human and environmental disturbances. My results can be applied

to the mitigation of poaching, and to monitoring the effectiveness of actions implemented and population responses of guanacos to mitigation efforts.

KEY WORDS: guanaco, Patagonia, poaching, decline in population density, oil development, oil roads, behavior, group size, anthropogenic factors, primary productivity, livestock

A mis viejos...

A Mica, Luca y Jóse (los amores de mi vida)...

ÍNDICE

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	iv
DEDICATORIA.....	vii
ÍNDICE.....	viii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO 1.....	4
1.1 Introducción.....	4
1.2 Área de estudio.....	5
1.3 Metodología.....	7
1.4 Resultados.....	13
1.5 Discusión.....	18
CAPÍTULO 2.....	21
2.1. Introducción.....	21
2.1.1. Hipótesis y predicciones.....	24
2.2. Área de estudio.....	25
2.3 Metodología.....	28
2.3.1 Diseño y selección de sitios.....	28
2.3.2 Contralor.....	29
2.3.3 Cierre de caminos.....	30
2.3.4 Variables poblacionales de guanacos.....	33
2.4 Análisis de datos.....	34
2.5 Resultados	35
2.5.1 Ingreso de vehículos no autorizados y actividad de cazadores.....	35

2.5.2 Respuestas poblacionales y comportamentales en guanacos.....	37
2.6 Discusión.....	45
CAPÍTULO 3.....	50
3.1 Introducción.....	50
3.2 Metodología.....	51
3.2.1 Área de estudio.....	51
3.2.2 Estimación de densidad de guanacos.....	51
3.2.3 Modelo y selección de variables explicativas de densidad.....	52
3.3 Resultados.....	52
3.3.1 Densidad de guanacos y covariables.....	52
3.3.2 Relación entre la densidad anual de guanacos y covariables.....	55
3.4 Discusión.....	56
CONCLUSIONES GENERALES.....	60
BIBLIOGRAFÍA.....	63
APÉNDICE.....	72
AGRADECIMIENTOS.....	76

Introducción general

La declinación de los grandes herbívoros a escala global y los factores tanto antrópicos como naturales asociados con sus cambios poblacionales han sido uno de los principales temas de estudio de la demografía y conservación de fauna silvestre en las últimas décadas (Skalski et al. 2005, Naugle 2011). Uno de los principales factores relacionados con estas declinaciones ha sido la cacería, que provoca cambios drásticos tanto en la abundancia como la estructura social de las poblaciones de ungulados (Isenberg 2000, Mcloughlin et al. 2003, Caro et al. 2008). Los efectos del aumento de la caza pueden ser aún más drásticos cuando la expansión de las vías de acceso se asocia con cambios que llevan al rápido incremento de las poblaciones humanas en centros urbanos cercanos a grandes poblaciones remanentes de ungulados (Peres y Lake 2003). Esto suele ocurrir en zonas de explosivo desarrollo por actividades extractivas como la industria de extracción de hidrocarburos (Suárez et al. 2009, Hebblewhite 2011, Allred et al. 2015). Esto se debe en parte a que estos desarrollos han ido acompañados por cambios en la disponibilidad de herramientas para la caza, como sucede con el aumento de la disponibilidad de vehículos que permiten la caza en terrenos previamente intransitables para cazadores urbanos.

El interés creciente de los investigadores por explorar estos temas se ha focalizado no sólo en identificar los factores involucrados en las declinaciones de fauna silvestre motivadas por la caza excesiva, sino también en conocer la magnitud de los diferentes efectos demográficos, sociales y comportamentales implicados en estas declinaciones y las respuestas de los mismos cuando la caza puede ser mitigada. Este conocimiento incluye identificar las variables biológicas que puedan ser usadas como indicadores de respuestas tanto en el corto como el largo plazo y los indicadores de eficacia en cuanto a las acciones de mitigación, que son un requisito previo para que exista la posibilidad de recuperación poblacional (Johnson y St-Laurent 2011). Es por ello, que esta información es fundamental para aplicar medidas de remediación o mitigación que ayuden a disminuir las amenazas y consecuentemente, a recuperar éstas poblaciones.

El guanaco (*Lama guanicoe*) es un camélido nativo de hasta 120 kg de peso que vive en ambientes áridos y semiáridos desde Perú hasta Tierra del Fuego, distribuido desde los 22° hasta los 55° de latitud sur. Durante el último siglo y medio el guanaco ha

experimentado un colapso poblacional a lo largo de gran parte de su rango en Sudamérica (Baldi et al. 2006). Desde las extinciones del Pleistoceno hasta el siglo XIX, los guanacos fueron los herbívoros silvestres que dominaron alrededor de 750.000 Km² de la estepa patagónica, en la porción sur de Argentina y Chile, donde habitaban posiblemente entre 30-50 millones de individuos (Raedeke 1979). Ahora sólo se encuentran entre medio millón y 1.1 millones, con poblaciones grandes y fragmentadas restringidas a zonas remotas con una baja productividad vegetal en el centro y sur de Patagonia (Franklin 1983, Torres 1985, Pedrana et al. 2010, Travaini et al. 2015). En especial en el norte de Patagonia, sus densidades son tan bajas que no tendrían ya roles ecológicos significativos (Novaro et al. 2000, Baldi et al. 2010). Menos del 10% de los guanacos de éstas poblaciones ocuparía hábitats designados en áreas protegidas, pero las áreas protegidas de la región que poseen grados significativos de implementación, por ejemplo con control de guardas ambientales permanentes, representan menos del 1% de la estepa y el monte patagónicos (Baldi et al. 2010, Chehebar et al. 2013). La regulación del comercio internacional de pieles y fibra de guanacos logró disminuir la caza comercial en las últimas décadas pero no frenar la caza ilegal (Baldi et al. 2010, Radovani et al. 2014).

En Argentina si bien se han realizado hasta el presente estudios de campo de mediano plazo combinando los efectos de la caza sobre la dinámica poblacional, estructura social y comportamiento de ungulados (Donadio y Buskirk 2006). No se han realizado, hasta donde es de mi conocimiento, proyectos a largo plazo de recuperación de poblaciones de ungulados de los efectos de la caza de carácter experimental, que monitoreen su efectividad y las respuestas de las poblaciones blanco.

Cuando se evalúan efectos antrópicos y ambientales sobre la densidad de poblaciones animales es necesario tener en cuenta las variaciones temporales en períodos relevantes desde el punto de vista biológico tanto en las densidades como en los factores que pueden afectarlas. En especies cuyos individuos tienen longevidades superiores a los 10 años y tasas de incremento poblacional relativamente lentas con respecto a la velocidad de los cambios ambientales (Skalski et al. 2005). Como ocurre con los guanacos, los períodos relevantes de análisis suelen exceder la duración de investigaciones de campo típicas, como las que se encaran en tesis doctorales, que con frecuencia no exceden los dos o tres años. Los factores ambientales que afectan fuertemente a variables demográficas, como por ejemplo el clima, pueden variar significativamente a lo largo de los años, particularmente en un sitio semiárido como la estepa patagónica, donde la natalidad y mortalidad anual de guanacos pueden ser afectadas por la fuerte variabilidad climática interanual de la región (Bank et al. 2002, Rey et al. 2012, Marino et al. 2014). Estudios recientes que evaluaron los efectos de factores naturales y antrópicos sobre la densidad y distribución de guanacos consideraron cambios temporales en períodos relativamente cortos, de uno a tres

años (Baldi et al. 2001, Puig et al. 2003, Pedrana et al. 2010, Burgi et al. 2011, Schroeder et al. 2014, Travaini et al. 2015). En este estudio me propuse trabajar durante un período de estudio que permitiera detectar cambios en la densidad poblacional que fueran más allá de la marcada variación interanual reportada por otros autores (ej. reclutamiento; Marino et al. 2014), que contribuyen a determinar tendencias de mediano a largo plazo (>5 años) en la densidad.

Los **objetivos generales** de mi tesis fueron evaluar los efectos de la caza sobre la dinámica poblacional, estructura social y comportamiento de una población de guanacos en Patagonia norte, analizar el potencial efecto de dicho disturbio en relación a otros impactos, y documentar la respuesta de dicha población a una intervención experimental de restricción de la caza furtiva. Los objetivos centrales de cada capítulo fueron:

Capítulo 1) evaluar los cambios ocurridos durante los 20 años previos al inicio de mi tesis en variables poblacionales de guanacos en un área sometida a caza furtiva desde una red de caminos generada por la exploración y extracción de petróleo,

Capítulo 2) estudiar los cambios en la densidad, estructura social y comportamiento de la población de guanacos considerada en el objetivo (1) frente a diferentes niveles de restricción de caza implementada durante 10 años en base al diseño experimental desarrollado en el inicio de esta tesis y,

Capítulo 3) analizar la contribución relativa de la restricción de caza furtiva, la densidad relativa de ganado y la productividad primaria sobre la densidad de guanacos durante un período de restricción progresiva de la caza en un área con intensa actividad petrolera en el norte de Patagonia.

CAPÍTULO 1: Reducción de la densidad y tamaño de grupo de guanacos *Lama guanicoe* en un área sujeta a caza furtiva desde caminos de exploración de petróleo en Patagonia norte

1.1 Introducción

Los animales de tamaño corporal grande son particularmente vulnerables al aumento de la caza facilitado por la expansión de las redes de acceso. Por ejemplo, el bisonte norteamericano *Bison bison bison*, fue casi extinto en unas pocas décadas después de la apertura de ferrocarriles en el oeste de EE.UU. (Isenberg 2000). Otros animales grandes del bosque Amazónico como el tapir (*Tapirus terrestris*), las corzuelas Mazama spp (Peres y Lake 2003) y, del centro de África como el búfalo de bosque (*Syncerus caffer nanus*), antílopes (*Cephalophus spp.*) gorilas (*Gorilla gorilla gorilla*) (Laurance et al. 2006) y elefantes (*Loxodonta africana cyclotis*) entre otros (Yackulic et al. 2011) han declinado a medida que se ha expandido el acceso para los cazadores a lo largo de los caminos y ríos. Los efectos del aumento de la caza pueden ser aún más drásticos cuando la expansión de las redes de caminos se asocia con disturbios tales como la extracción de hidrocarburos a gran escala. Esto se documentó para el caribú *Rangifer tarandus* en Alaska (McLoughlin et al. 2003) y grandes mamíferos como pacas *Cuniculus paca*, pecaríes (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*) y monos *Lagothrix poeppiggi* en la Amazonía ecuatoriana (Suárez et al. 2009). La expansión de la extracción de hidrocarburos, que ha aumentado a nivel mundial, provoca cambios sociales y económicos que pueden afectar aún más la biodiversidad (Jobin 2003, Beckmann et al. 2010). Uno de esos cambios es el rápido aumento de las poblaciones humanas en los centros urbanos cercanos a los yacimientos de petróleo, lo que pone presión adicional sobre los recursos de vida silvestre cercanos (Suárez et al. 2009).

El guanaco *Lama guanicoe* ha sufrido una drástica declinación poblacional en los últimos 100 años y, como detalle en la Introducción,)as principales causas de este colapso de la población son la competencia con la ganadería y la caza ilegal (Baldi et al. 2001, 2004). El impacto de la caza se ha deducido directamente a partir de los números de pieles de guanaco legalmente exportados hasta principios de 1990 (Mares y Ojeda 1984, Baldi et al. 1997), e indirectamente de la recuperación después de la protección (Puig et al. 2003), y de la relación inversa encontrada entre la presencia de guanacos y la distancia a los centros urbanos y los campamentos petroleros (Pedrana et al., 2010). Sin embargo, a pesar de la disminución regional del guanaco y la expansión de la extracción de hidrocarburos en la Patagonia en las últimas décadas, no hay evaluaciones disponibles de los cambios en la población de guanacos en las zonas con mayor presión de la caza y de actividad petrolera.

El objetivo principal de este capítulo fue evaluar los cambios ocurridos durante los 20 años previos al inicio de mi tesis en variables poblacionales de guanacos en un área sometida a caza furtiva desde una red de caminos generada por la exploración y extracción de petróleo. Los objetivos específicos fueron 1) analizar cambios en densidad, proporción de crías y estructura social (tamaño de grupo y proporción de solitarios) comparando datos obtenidos en 1982-3 por otros autores con los obtenidos al inicio de mi estudio (2002-7), 2) realizar una evaluación preliminar de los impactos relativos del acceso de cazadores furtivos, el ganado y la productividad primaria comparando diferentes sitios muestreados en 2002-7, y 3) describir las medidas de manejo propuestas a las agencias de gobierno durante este período para permitir la recuperación de esta población de guanacos. La comparación entre sitios mencionada en el objetivo específico (2) no consideró variación interanual en la población de guanacos, la cual es analizada en el capítulo 3. Debido a que el desarrollo petrolero continúa y se siguen abriendo caminos para la exploración de hidrocarburos y otros fines, mis resultados pueden tener implicancias para la conservación de la vida silvestre en toda la Patagonia y otros lugares.

1.2 Área de estudio

El área de estudio comprende 15.000 km² en la provincia de Neuquén, Argentina (38°S y 69°O) (Fig. 1), con llanuras basálticas y conos volcánicos con vegetación de estepa herbácea y valles más bajos con estepa arbustiva (León et al. 1998). Aproximadamente 250 familias han pastoreado su ganado en toda la zona durante los últimos 100 años, aunque las laderas más altas del volcán Auca Mahuida (el pico más alto en la zona a 2253 m.s.n.m.) se utilizan sólo en verano. Las cabras fueron el ganado más común en el período 2005-2011, con un tamaño medio de rebaño de 730 cabras por familia, lo que resulta en una densidad media de 9.4 chivos y ovejas por km² (Instituto Nacional de Estadísticas y Censos INDEC-CNA, 2008 www.estadisticaneuquen.gob.ar). Otros herbívoros silvestres de tamaño mediano y grande que cohabitan con el guanaco en dicha zona son el choique *Rhea pennata* y la mara *Dolichotis patagonum*, y dentro de los depredadores el puma *Puma concolor* y el zorro culpeo *Lycalopex culpaeus*. Los pumas fueron extirpados a mediados de 1900, pero recolonizaron el área en las últimas dos décadas (González et al. 2012).

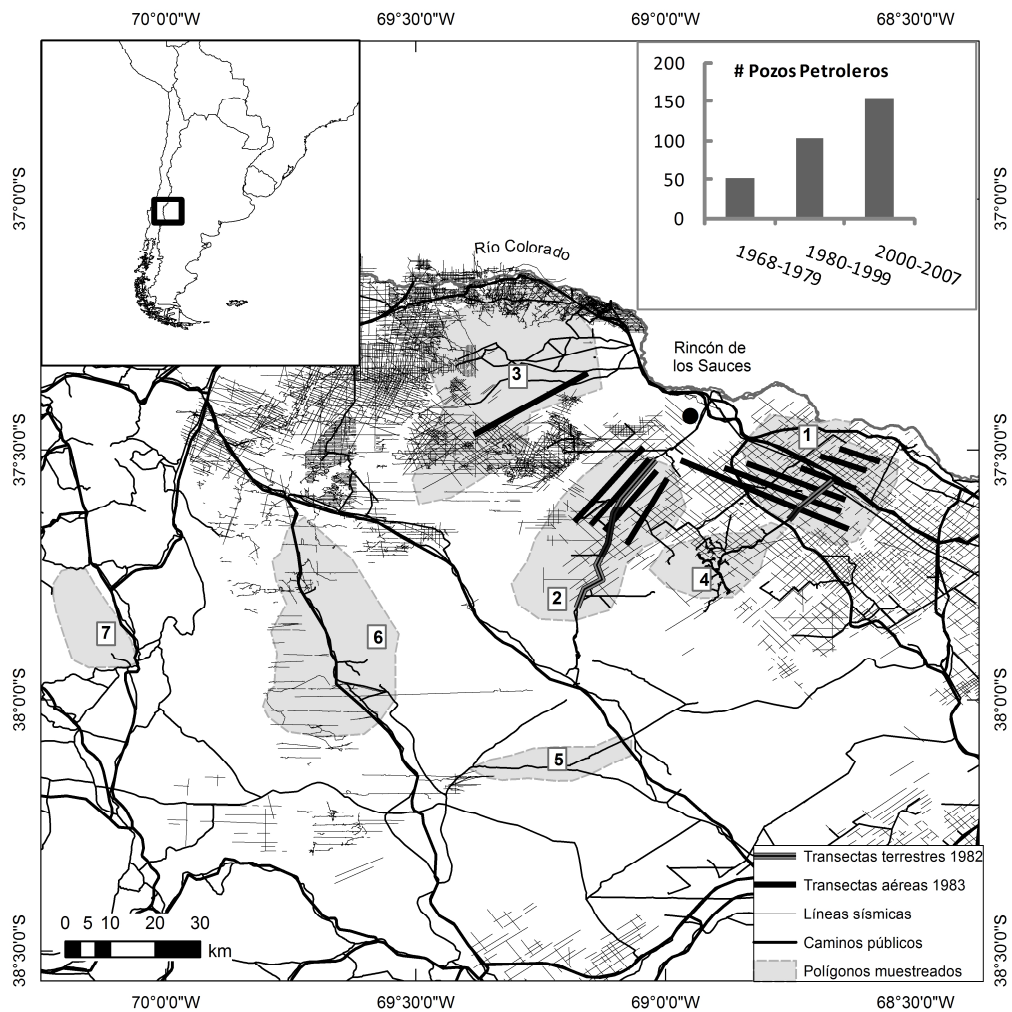


FIGURA 1 Caminos de exploración de hidrocarburos construidos en las últimas décadas, transectas estudiadas para guanacos *Lama guanicoe* en 1982-3 y áreas relevadas en 2002-7 (sitios: 1, Cerro Bayo; 2, Chivatos; 3, Sierra Negra; 4, Volcán Auca Mahuida; 5, Chihuidos; 6, Mesa; 7, Chorriaca) en la provincia de Neuquén, Patagonia norte. Se indican la ubicación del área de estudio en el sur de Sudamérica y el aumento de la actividad de hidrocarburos a través del N° de pozos petroleros después de 1946.

La exploración y extracción de petróleo en el área de estudio comenzó a finales de la década de 1940, pero se aceleró a principios de la década de 1990 (Fiori y Zalba 2003). Desde 1993, la región ha producido el 46% del petróleo y el 58% del gas en Argentina (Instituto Argentino del Petróleo y el Gas, 2012 www.iapg.org.ar). En las últimas 3 décadas la apertura de líneas sísmicas, las cuales tienen 5 m de ancho y se abren para facilitar el acceso de los equipos de exploración de petróleo, aumentó la densidad de caminos en el área de estudio de

0.14 kilómetros de caminos de tierra por km² a 1.84 km de caminos públicos y líneas sísmicas por km² (Fiori y Zalba 2003; Fig. 1). No se abrieron nuevos caminos públicos en este período y por lo tanto el aumento de la densidad de caminos, principalmente de líneas sísmicas, fue enteramente una consecuencia de la actividad petrolera (Fiori y Zalba 2003). La distribución de líneas sísmicas es muy heterogénea en el paisaje, ya que las zonas donde se descubrieron yacimientos importantes de petróleo fueron exploradas con mayor intensidad (Fig. 1). Debido al clima seco y el lento crecimiento de la vegetación 66-70% de estas líneas sísmicas siguen siendo transitables con un vehículo con doble tracción (4x4) después de 20 años (Fiori y Zalba 2000, Michel 2003). La mayoría de las zonas de baja altitud están cubiertas por arbustos con espinas que pueden perforar los neumáticos de los vehículos, mientras que la apertura de estas líneas eliminó dicha cubierta vegetal, generando un mayor acceso de vehículos (obs. personal). Se ha documentado que el número de puntos de acceso en un área puede afectar la capacidad de los cazadores furtivos para entrar a la misma y por lo tanto, el impacto de los cazadores furtivos en la fauna (Yackulic et al. 2011). Por esta razón, se evaluó el número de puntos de acceso en cada sitio como indicador de presión de caza (ver más adelante en Métodos).

La mayor parte de la caza furtiva en el área de estudio es de recreación de los habitantes urbanos utilizando vehículos 4x4, aunque la población rural en ocasiones mata guanacos para utilizar la carne. La única ciudad en la zona, Rincón de los Sauces (Fig. 1), pasó de 1921 habitantes en el año 1980 a alrededor de 15.000 en el 2005 y a 17.262 en el año 2010 (Instituto Nacional de Estadística y Censos, 1991, 2001 y 2010 www.indec.gov.ar) principalmente debido al aumento de las actividades de exploración y extracción de hidrocarburos (Instituto Argentino del Petróleo y el Gas, 2012 www.iapg.org.ar). El número de vehículos matriculados en la ciudad creció de 275 en 1980 a 16.750 en 2007, de los cuales 26% eran camiones y vehículos 4x4 (Dirección Provincial de Estadística, datos no publ. Neuquén, Argentina www.neuquen.gov.ar).

1.3 Metodología

*Relevamientos de campo

Para evaluar diferencias, tanto temporales como entre los diferentes sitios durante 2002-2007, en los parámetros de la población, se tuvieron en cuenta diferentes relevamientos de guanacos realizados en tres sitios de muestreo (Cerro Bayo, Chivatos y Sierra Negra) dentro del área de estudio:

- a) En abril de 1982, la agencia de manejo de vida silvestre de Neuquén (Radovani et al. 2014, Fig. 1) realizó relevamientos diurnos de guanacos a lo largo de transectas en los caminos secundarios por dos observadores desde la parte trasera de una camioneta

conducida a 10-15 km/hora en los sitios de muestreo relevando 50 km en 2 transectas (Cerro Bayo y Chivatos (Figs. 1).

- b) En abril de 1983, la agencia de manejo de vida silvestre de Neuquén (Radovani et al. 2014, Fig. 1) realizó relevamientos aéreos desde una aeronave de ala fija (Piper PA12) volando a 160 km/hora a 300 m de altura en los mismos tres sitios donde se realizaron los relevamientos en el año 1982 (Fig. 1). Se relevaron en los 3 sitios 112 km en total en fragmentos de 1 km².
- c) Estacionalmente desde el año 2002 hasta el año 2007, realizamos relevamientos diurnos de guanacos a lo largo de transectas en los caminos secundarios y líneas sísmicas por dos observadores desde la parte trasera de una camioneta conducida a 10-15 km/hora (Figs. 1 y 2). Estos censos en vehículo se realizaron en 3-8 transectas terrestres de 9-20 km en cada uno de los mismos tres sitios de muestreados por la provincia (Fig. 2).

Utilicé estos relevamientos para evaluar cambios temporales a largo plazo en los parámetros poblacionales en los tres sitios de muestreo (Cerro Bayo, Chivatos y Sierra Negra).

Para evaluar las diferencias en parámetros de la población entre sitios con diferentes intensidades de actividad relacionada al desarrollo de hidrocarburos, en el año 2002 identifiqué cuatro sitios adicionales con presencia de guanacos durante todo el año (Chihuido, Mesa, Chorriaca y Volcán Auca Mahuida; Fig. 2) a través de entrevistas con guardafaunas y 25 pobladores locales. Con este fin, relevé de 3-8 transectas terrestres de 5-32 km en cada uno de los cuatro sitios adicionales, utilizando el mismo procedimiento ya descrito. En los tres sitios de largo plazo y el Volcán Auca Mahuida, donde las condiciones logísticas permitieron repetir los relevamientos anuales durante 2002-2007 (ver la descripción del relevamiento más abajo), también evalué cambios inter-anales en parámetros de la población.

Consideré que los siete sitios muestreados (Fig. 2) fueron lo suficientemente grandes (158 a 970 km²) para abarcar las áreas de acción de >40 grupos residentes de guanacos, en base a información del tamaño del área de acción de guanacos en otras áreas de la Patagonia (4 km² en Chubut, Argentina: Marino y Baldi, 2008; 0.25 km² en Torres de Paine, Chile: Young y Franklin, 2004). Las densidades de guanacos en todas las estaciones y los años durante 2002-2007 no cambiaron significativamente dentro de estos siete sitios (datos no publ., y los resultados a continuación), en base a lo que consideré que se trató de poblaciones residentes estables.

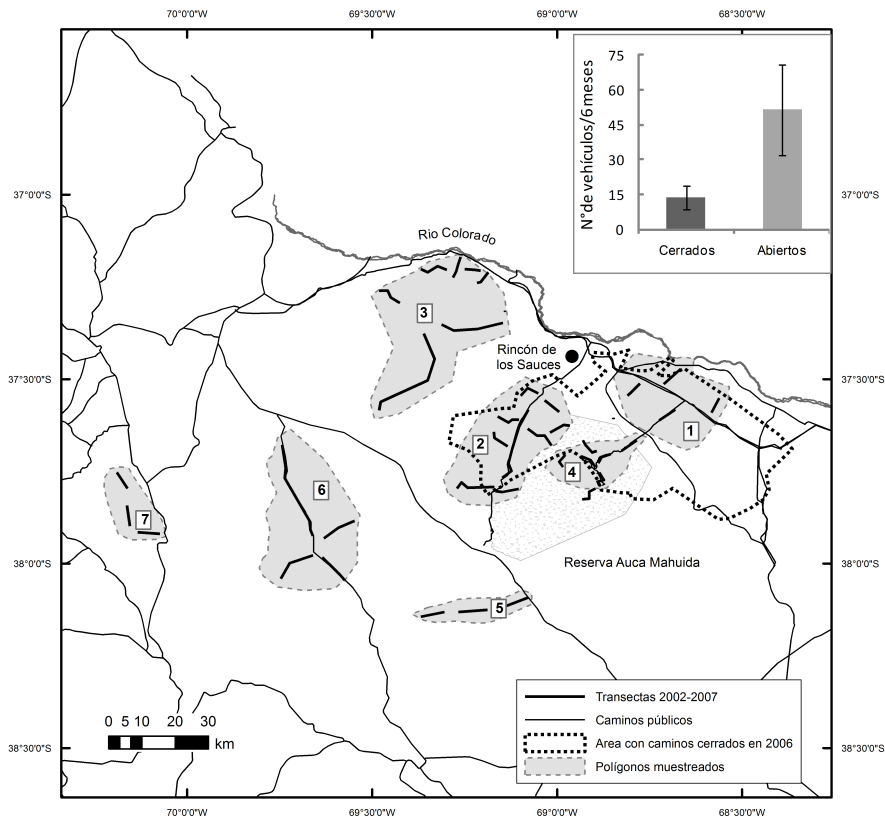


FIGURA 2 Transectas de conteo de guanacos muestreadas en 2002-2007 (sitios relevados: 1, Cerro Bayo (520 km²); 2, Chivatós (673 km²); 3, Sierra Negra (970 km²); 4, Volcán Auca Mahuida (237 km²); 5, Chihuidos (158 km²); 6, Mesa (814 km²); 7, Chorriaca 206 km²), ubicación del área protegida Auca Mahuida, y área donde los caminos petroleros fueron cerrados en 2006 y 2010 (Cap. 2). El material adicional en el recuadro indica el número de vehículos detectados con contadores de tráfico durante 2007-2008 por caminos cerrados y caminos abiertos.

***Identificación de los parámetros poblacionales**

Dado que los datos de transectas en 1982, 1983 y 2002-2007 se recogieron de forma diferente, sólo utilicé datos del relevamiento que permitieron la estimación de parámetros poblacionales que fueran comparables a través del tiempo. En 1982, el tamaño y la composición de los grupos de guanacos se registraron dentro de una franja de 300 m a cada lado del camino, y en 1983 dentro fajas de 400 m de ancho a lo largo de segmentos de 2.5 km a lo largo de la ruta aérea. Registré la estructura social de los guanacos considerando grupos familiares (con presencia de crías), y animales solitarios (Franklin 1983). También registré

grupos no reproductivos y grupos sin identificar o mixtos que no fueron incluidos en el análisis de la estructura social de este capítulo (Pedrana et al. 2009).

Como no se registraron las distancias entre los grupos y la línea de transecta en 1982, no pude estimar el error de la densidad. Tampoco se diferenció en 1982 la proporción de crías. Además, en los relevamientos aéreos de 1983 no se identificó ningún guanaco solitario, lo que podría deberse a una más baja detectabilidad de solitarios que de grupos, dando lugar a una sobreestimación del tamaño del grupo. Por lo tanto, para la comparación temporal de los parámetros de la población en el primer período utilicé los datos de 1982 para estimar el tamaño de los grupos y los datos de 1983 para estimar la densidad y proporción de crías. En 2002-2007 recolecté datos de los siete sitios utilizando el método de transecta de línea, registrando la distancia radial de la transecta a cada grupo de guanacos, el ángulo al centro del grupo y la cantidad de individuos por grupo y el número de adultos y crías (Buckland et al. 2001). Por lo tanto, para el segundo período de la comparación temporal en tres sitios y para la comparación entre siete sitios, se utilizaron datos de todas las transectas de 2002-2007, estimando el tamaño del grupo, la densidad, y la proporción de crías.

* Descripción de las variables independientes ambientales y humanas

Para examinar la influencia de y las interacciones entre los diversos factores que podrían afectar la densidad poblacional de guanacos evalué la elevación media, la productividad primaria, el número de puntos de acceso por unidad de área en los siete sitios y la tasa de encuentro de ganado. La elevación puede afectar la disponibilidad de forraje a través de su influencia sobre la proporción de pastos y arbustos (León et al. 1998) y también puede afectar el acceso de vehículos a lo largo de líneas sísmicas, debido a que los caminos localizados en pendientes más altas y pronunciadas a menudo se vuelven intransitables por el flujo de agua después de una lluvia torrencial o el derretimiento de la nieve (obs. pers.). Obtuve la elevación media (m.s.n.m) mediante la superposición de transectas sobre un mapa topográfico digitalizado mediante un sistema de información geográfica (SIG). El Índice de Vegetación Mejorado (EVI) el cual es un índice de la productividad primaria, lo obtuve calculando el EVI promedio para cada sitio durante 2002-2007 desde el archivo de EVI mensual de IDRISI 16, derivado de imágenes satelitales MODIS 0.5x0.5° procesadas por el Goddard Space Flight Center de la NASA (Clark Labs. 2009).

Definí los puntos de acceso para los cazadores furtivos como aquellos sitios donde las líneas sísmicas intersectaban las rutas provinciales e hipoteticé que la densidad de puntos de acceso podría ser un buen indicador del impacto de la caza furtiva sobre los guanacos. Para calcular esta variable, identifiqué los puntos de acceso utilizando un SIG donde se superpusieron las capas de información con las líneas sísmicas, digitalizadas desde imágenes satelitales, y las rutas provinciales (programa ARCGIS v. 10.0, ESRI, Redlands-California-CA).

Debido al bajo número de observaciones con ganado doméstico, no pude estimar la densidad de ganado, por lo que utilicé el número de animales encontrados por km durante las transectas de guanacos como una estimación de densidad relativa.

Como no se contaba con información acerca de la productividad vegetal, la abundancia de caminos y el número de cabezas de ganado doméstico en el año 1982 y 1983, evalué los cambios temporales a la escala de toda el área de estudio mediante el análisis de las tendencias en la precipitación promedio anual de las estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de muestreo (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, datos no publ. de Neuquén, Argentina www.aic.gov.ar) y la abundancia de ganado a partir de datos del censo agropecuario (Dirección Provincial de Estadística y Censos, datos no publ. Neuquén, Argentina). La precipitación es a menudo un buen predictor de la productividad vegetal en los ecosistemas secos (Jobbágy et al. 2002).

*Análisis de datos

Para la comparación entre los siete sitios estimé la densidad a partir de los datos de transectas de línea de 2002-2007 usando el programa *Distance v. 5.0* (Buckland et al. 2001; www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance). Este programa determina el mejor ajuste de distintas funciones matemáticas a las distribuciones de datos de distancias a grupos medidas en el campo, dando como resultado una función de probabilidad decreciente de detección a distancias crecientes de la línea de marcha. Esta función de detectabilidad es la que permite la estimación de la densidad, incluyendo tanto a objetos (grupos de guanacos) observados como a objetos que se estima como no detectados. Los datos de avistamientos fueron truncados en 900 metros y modelados usando la función media normal con serie de ajuste polinomial para el volcán Auca Mahuida ($f(0) = 2.78E-03$, % CV = 3.55) y la función de riesgo con serie de ajuste de coseno para los otros seis sitios combinados ($f(0) = 3.01E-03$, % CV = 5.21), debido a que la distribución de los datos era diferente, tal vez como resultado de las diferencias en el comportamiento de los guanacos causadas por menor presión de caza furtiva en el volcán Auca Mahuida (resultados más abajo y Cap. 2). Los modelos que mejor se adecuaron a los datos fueron seleccionados de acuerdo con el criterio de información de Akaike (Buckland et al. 2001). No pude estimar funciones de detección de los conteos aéreos de 1983 porque no se registraron las distancias entre los grupos y la línea de transecta. Por lo tanto, para la comparación temporal obtuve estimaciones de densidad comparables para los tres sitios muestreados en 1983 y 2002-2007 utilizando el método de transectas de ancho fijo (Thomas et al. 2002), re-analizando los datos de transectas de 2002-2007 dentro de las franjas de 400 m de ancho. Por consiguiente, para los tres sitios a largo plazo en 2002-2007, se obtuvieron dos estimaciones de densidad, por diferentes métodos, una para la comparación temporal (transecta de ancho fijo) y otra para la comparación entre los siete sitios (transecta de línea).

Debido a que los datos de 1983 se obtuvieron desde el aire y los datos de 2002 a 2007 en tierra, convertí los datos de 1983 utilizando una calibración basada en comparaciones entre transectas aéreas y terrestres en ocho sitios en la estepa y matorrales de Patagonia (A. González, 2004). La ecuación de calibración utilizada fue $Y = a + bx + \varepsilon$ donde y es el valor medio de la densidad estimada desde tierra y x es el valor medio estimado desde el aire y ε como una variable aleatoria de distribución normal (González 2004). La estimación del error estándar para la densidad de cada sitio se obtuvo a partir del cálculo de error de la regresión lineal simple utilizada en la calibración (Zar 1996, pag. 333 y González 2004). Debido a que esta calibración se obtuvo en sitios al norte y al sur de mi área de estudio, con una topografía y vegetación similar, hipoteticé que era aplicable a las condiciones de detectabilidad de relevamientos aéreos y terrestres en mi estudio.

Estudí las tendencias temporales de largo plazo de la densidad mediante el examen visual de superposición entre los intervalos de confianza entre 1983 y 2002-2007 (Zar 1996, Johnson D., 2002,). Los intervalos de confianza de las estimaciones de densidad de 1983 se obtuvieron a partir de las estimaciones de error estándar mencionadas en el párrafo anterior. Los intervalos de confianza del período 2002-7 se estimaron considerando la variación temporal en la densidad estimada en cada sitio durante esos 6 años.

En los sitios donde tenía relevamientos anuales suficientes (los tres sitios a largo plazo Bayo, Chivatos, Sierra Negra y el Volcán Auca Mahuida) también calculé las tendencias a corto plazo durante 2002-2007 mediante la estimación de las tasas finitas de incremento ($\lambda = e^r$) basadas en tasas de aumento exponencial (r) calculadas como la pendiente de la regresión lineal del logaritmo natural del tamaño poblacional de guanacos en el tiempo (Caughley y Sinclair 1994). Estimé el tamaño poblacional en base a estimaciones de densidad y tamaños de los sitios relevados durante 2002-2007. No incluí los datos de densidad de 1983 en la regresión lineal porque no pude estimar el tamaño de la población debido a las limitaciones en el diseño del relevamiento de 1983. No pude evaluar las tendencias de la densidad en los tres sitios de corto plazo (Chorriaca, Mesa, Chihuidos) restantes porque los números de grupos de guanacos avistados fueron demasiado bajos para estimar densidades anuales en esos sitios, por lo que agrupé los datos de los distintos años para obtener una estimación precisa para 2002-2007.

Para la comparación entre los siete sitios, evalué densidad de guanacos, EVI, el número de puntos de acceso, y la densidad de ganado con un modelo lineal generalizado (GLM) con error de Poisson y funciones log link (Hoffmann 2004). Analicé si había correlaciones entre las variables dependientes utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Como encontré una correlación negativa significativa entre el número de puntos de acceso y la elevación ($R = -0.87$, $P = 0.010$) no incluí la elevación en el modelo. El resto de las variables no estuvieron correlacionadas significativamente.

También realicé un análisis de regresión lineal dentro de los sitios durante el período 2002-2007 para determinar si hubo tendencias significativas, a corto plazo, en el tamaño de grupo y la proporción de crías. Debido a que ningunas de las tendencias a corto plazo dentro de los sitios fueron significativas (ver Resultados) agrupé los datos del período 2002-2007 y analicé los cambios a largo plazo en el tamaño de grupo entre 1982 y 2002-2007 utilizando un modelo GLM con error de Poisson y funciones log link, y los cambios en proporciones de crías entre 1983 y 2002-2007 con un análisis factorial ANOVA (Zar 1996) en STATISTICA v. 7.1 (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, EE.UU.). Estas tendencias a largo plazo se analizaron simultáneamente para los tres sitios de largo plazo. Para evitar los efectos estacionales en el tamaño del grupo (Franklin 1983) y la proporción de crías, únicamente usé los datos de relevamientos del mes de abril (época post-reproductiva) de 2002-2007. Debido a que los conteos aéreos de 1983 probablemente detectaron menos crías que los relevamientos terrestres realizados durante 2002-2007, esta comparación temporal proporciona una prueba conservadora de una posible disminución en la proporción de crías.

Mientras que para la estimación de densidades y del tamaño de grupo los tamaños de muestra considerados fueron el número de grupos avistados en cada sitio y período (Buckland et al. 2001; www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance), para la proporción de crías fue el número de transectas. Se calcularon las proporciones de crías por transectas porque esta fue la manera en que se tomaron los datos en 1983. Por otro lado, esta manera de estimar dicha proporción facilitó las comparaciones con los resultados de otros autores (Saba et al. 1995, Rey et al. 2012).

1.4 Resultados

Las densidades de guanacos declinaron 93-96% en los tres sitios comparados a largo plazo entre 1983 y 2002-2007 (Fig. 3a). Las densidades en estos tres sitios se mantuvieron estables entre 2002 y 2007 ($P \geq 0.105$ para C. Bayo, Chivatos y S. Negra; Tabla 1) y por lo tanto estimé un promedio de densidades de guanacos (\pm ES) para los tres sitios de largo plazo de $16.9 \pm 4.89 \text{ km}^{-2}$ en 1983 y $1.0 \pm 0.48 \text{ km}^{-2}$ en 2002-2007. Según los datos de las entrevistas, los guanacos estuvieron presentes en toda el área de estudio hasta la década de 1980, pero según los entrevistados durante 2002-2007 sólo hubo presencia permanente de los mismos en los siete sitios mapeados en la figura 1. Esto fue confirmado por los relevamientos realizados durante 2002-2007, ya que nunca observé guanacos fuera de estos sitios durante las campañas estacionales, en las que recorrí cientos de kilómetros a lo largo de todos los caminos públicos y líneas sísmicas en toda el área de estudio.

TABLA 1 Análisis de regresión lineal de las tendencias poblacionales de guanacos en cuatro sitios en el norte de Neuquén en 2002-2007. λ es la tasa finita de incremento de la población en cada sitio durante 2002-2007 (n=6)

Sitios	λ	g.l.	r^2	F	P
Cerro Bayo	1.117	5	0.111	3.593	0.131
Chivatos	1.064	5	0.062	4.369	0.105
Sierra Negra	1.140	3	0.131	0.607	0.518
Volcán Auca Mahuida *	0.997	5	-0.003	0.007	0.937

* El tamaño de muestra fue de 2556 grupos de guanacos

Durante 2002-2007 las densidades anuales también se mantuvieron estables en el volcán Auca Mahuida relevado solo a corto plazo (P= 0.937; Tabla 1). No pude evaluar las tendencias en la densidad durante 2002-2007 en los otros tres sitios de corto plazo debido al pequeño número de grupos de guanacos avistados (sitio Chihuidos, n = 5; Mesa, n= 8 y Chorriaca, n= 30). Los tamaños de población media (\pm ES) estimados en los siete sitios durante 2002-2007 variaron entre 111 ± 33 en Chihuidos y 8683 ± 2374 en Volcán Auca Mahuida (Tabla 3).

TABLA 2. Densidad (indiv./km²) y coeficiente de variación (%) estimados con Distance 5.0 para cuatro sitios en el norte de Neuquén en 2002-2007

Año	Cerro Bayo	Chivatos	Sierra Negra	Volcán Auca Mahuida
2002	0.89 (71.40)	0.64 (23.70)	---	20.72 (22.23)
2003	1.09 (50.97)	0.50 (52.58)	---	33.41 (37.96)
2004	0.85 (112.53)	0.95 (33.11)	0.31 (44.75)	44.95 (27.43)
2005	3.81 (17.26)	0.63 (45.95)	0.19 (63.72)	41.98 (31.52)
2006	3.80 (27.74)	1.32 (60.50)	1.28 (86.13)	25.76 (22.40)
2007	1.86 (35.08)	1.06 (44.10)	0.45 (35.85)	23.34 (14.42)

A partir de los GLMs (Chi^2 devianza = 30.511, $P = 0.000$, g.l.=3), se obtuvo que las densidades de guanacos en los siete sitios muestreados durante 2002-2007 (Tabla 2) tuvieron una relación negativa significativa con la densidad de puntos de acceso ($\text{Wald}=14.6$, $P<0.001$) y en menor medida con la tasa de encuentro de ganado ($\text{Wald}=4.6$, $P=0.033$). Durante 2002-2007 las densidades promedio de guanacos fueron $<3 \text{ km}^{-2}$ en sitios con una alta densidad de puntos de acceso (> 3 puntos cada 100 km^2), y $>5 \text{ km}^{-2}$ en sitios con una baja densidad de puntos de acceso (<1 puntos cada 100 km^2 ; Tabla 2). Las densidades de guanacos no estuvieron asociadas significativamente con el EVI ($\text{Wald} = 0.9$, $P = 0.345$).

TABLA 3 Densidad y abundancia de guanacos, Índice de Vegetación Mejorado (EVI), densidad de puntos de acceso, densidad de ganado, y elevación media en siete sitios del norte de Neuquén (Fig. 1) en 2002-2007. (\pm) indica error estándar.

	Densidad de guanacos (inds.km ⁻²)	Abundancia de guanacos (inds.)	EVI	Densidad de puntos de acceso (# puntos.100 km ⁻²)	Densidad de ganado (inds.km ⁻¹)	Elevación (m.s.n.m.)
Cerro Bayo	2.6 \pm 0.90	500 \pm 184	867	9.23	2.05 \pm 0.75	700 \pm 282
Chivatos	1.1 \pm 0.59	376 \pm 168	825	4.61	2.05 \pm 0.65	1050 \pm 212
Sierra Negra	0.3 \pm 0.11	238 \pm 107	824	13.2	0.58 \pm 0.35	600 \pm 141
Volcán Auca						
Mahuida	26.0 \pm 4.42	8683 \pm 2374	958	0.85	0.95 \pm 0.34	1650 \pm 636
Chihuidos	0.7 \pm 0.21	111 \pm 33	1036	6.33	3.28 \pm 3.28	600 \pm 424
Mesa	0.6 \pm 0.33	491 \pm 265	976	3.07	0.21 \pm 0.15	1200 \pm 424
Chorriaca	5.0 \pm 0.69	1278 \pm 142	957	0.49	2.79 \pm 2.01	1350 \pm 212

El tamaño promedio de grupo se redujo significativamente de 9.8 guanacos por grupo en 1982 a 5.0 en 2002-2007 en los tres sitios comparados a largo plazo ($\text{Wald}=165.5$, $P<0.001$; Fig. 3b). Entre 1982 y 2002-2007 el porcentaje total de guanacos solitarios en estos sitios aumentó de 0 a 26%. El análisis de regresión lineal indicó que el tamaño promedio de los

grupos se mantuvo estable durante 2002-2007 en el volcán Auca Mahuida ($F = 6.8$, g.l.=1, $P=0.060$), donde el tamaño promedio (\pm ES) fue 7.0 ± 0.36 guanacos ($n = 564$) durante 2002-2007. Los tamaños de muestra en los sitios de largo plazo (Fig. 3b) y los tres sitios de corto plazo fueron demasiado pequeños para evaluar tendencias durante 2002-2007. El tamaño promedio de los grupos a lo largo de todos los años durante 2002-2007 en los otros tres sitios de corto plazo fue 2.4 ± 0.98 en Chihuidos, 4.1 ± 1.03 en Mesa, y 3.5 ± 0.35 en Chorriaca.

La proporción media de crías no cambió significativamente en los tres sitios de largo plazo ($F=0.21$, $P=0.65$, g.l.=1) entre 1983 y 2002-2007 (Fig. 3c). La regresión lineal dentro de los sitios indicó que la proporción de crías tampoco cambió significativamente durante 2002-2007 en los tres sitios de largo plazo (Cerro Bayo $F=1.94$, $P=0.24$, g.l.=1; Chivatós $F=0.05$, $P=0.84$, g.l.=1; Sierra Negra $F=7.4$, $P = 0.11$, g.l.=1) y en el Volcán Auca Mahuida ($F=0.14$, $P=0.72$, g.l.=1). En Auca Mahuida durante 2002-2007 la proporción promedio de crías (\pm ES) fue 0.14 ± 0.01 , $n=6$ transectas). Los tamaños de muestra obtenidas en Chihuidos, Mesa, y Chorriaca fueron demasiado pequeños para estimar las proporciones de crías.

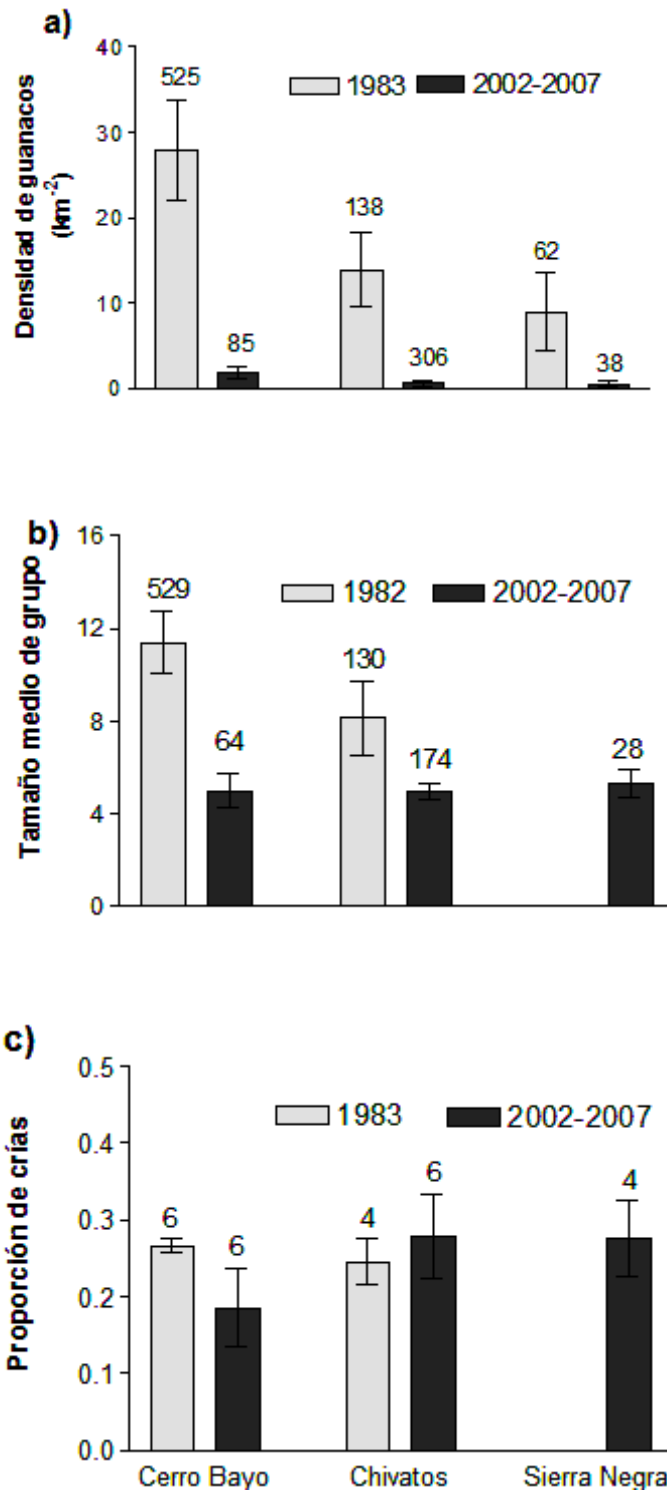


FIGURA 3 (a) Densidad promedio de guanacos \pm ES, (b) tamaño promedio de grupo \pm ES, y (c) proporción de crías \pm ES, en Cerro Bayo, Chivatos y Sierra Negra (Fig. 1) en 1982-1983 (color claro) y 2002-2007 (oscuro). Los números arriba de las barras indican el tamaño de muestra: grupos de guanacos para (a) y (b) y número de transectas para (c).

1.5 Discusión

Las densidades y tamaño de grupo promedio de guanacos del período 2002-2007 en los tres sitios estudiados en el largo plazo fueron inferiores a las registradas en 1982-3. En base a la magnitud de estas declinaciones (95% promedio en densidad 94 % en tamaño de grupo) y a la comparación de la contribución relativa de distintos factores entre sitios (análisis GLM), infiero que estas reducciones probablemente fueron en primer lugar el resultado de la caza furtiva desde líneas sísmicas y en menor medida del efecto negativo del ganado. Los datos de los relevamientos presentados en esta tesis y a entrevistas realizadas a los pobladores durante 2002-2007 (N. Radovani datos no publ.) sugieren que la disminución documentada se produjo en la mayor parte del área de estudio y puede haber favorecido la fragmentación de la población de guanacos (Fig. 2). El tamaño relativamente pequeño de las poblaciones de Chihuidos y Mesa (<500 individuos), junto con su aislamiento, podría exponerlos a un alto riesgo de extinción local.

De acuerdo con las densidades estimadas en 2002-2007, los únicos sitios de toda el área de estudio donde en el período reciente hay poblaciones de guanacos relativamente abundantes son el volcán Auca Mahuida y los cerros de Chorriaca, los dos sitios más altos relevados (Tabla 2). Estas dos poblaciones pueden haber sido las menos afectadas por los cazadores furtivos ya que, en comparación con el resto del área, tuvieron menos puntos de acceso transitables luego de la exploración de petróleo debido a su alta elevación y pendientes pronunciadas (obs. pers.). La población de los cerros de Chorriaca, sin embargo, probablemente sufrió los efectos combinados de la caza furtiva y la alta densidad ganadera. Todos los demás sitios, entre ellos los tres sitios de largo plazo, tuvieron mayor acceso para los cazadores furtivos (>3 puntos de acceso por cada 100 km²) o posiblemente una combinación de alto acceso y altas densidades ganaderas (Tabla 3).

La caza furtiva muy probablemente aumentó en las últimas décadas como resultado de un mayor acceso desde la extensa red de líneas sísmicas y también del aumento en el número y poder adquisitivo de los residentes de localidades cercanas, muchos de ellos empleados de compañías de hidrocarburos con el tiempo libre y los vehículos apropiados para la caza. El uso frecuente de líneas sísmicas por parte de personas no autorizadas con vehículos 4x4 fue confirmado por los pobladores rurales, que reportan que a menudo pierden ganado por robos realizados por los cazadores furtivos, algo confirmado por furtivos capturados por los guardaparques (S. Goitía y F. Barros, com. pers. y obs. pers.).

Otros factores, sin embargo, pueden haber agravado la declinación de la población de guanacos. El número de cabras y ovejas se redujo 41% en la región, de aproximadamente 195.000 en 1978 a 116.000 en 2002 (Dirección Provincial de Estadística y Censos, datos no

publ. Neuquén, Argentina), en parte por el agotamiento de las pasturas por el sobrepastoreo (PROSA 1988). Aunque esta disminución en el ganado puede haber reducido la competencia con los guanacos, el sobrepastoreo también puede haber reducido la capacidad de carga para los guanacos. Además, la precipitación anual parece haber disminuido, como lo indica el contraste en la media anual (\pm SE) en cuatro estaciones meteorológicas de la zona de 210 ± 59 mm en 1980-1983 y 122 ± 59 mm en 2002-2007 (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, datos no publ. de Neuquén, Argentina www.aic.gov.ar), posiblemente resultando en reducciones de la productividad vegetal.

Pedrana et al. (2010) concluyeron que la mayor probabilidad de presencia de guanacos en áreas de baja productividad primaria en el sur de la Patagonia podría ser el resultado de la intensa competencia con el ganado y la persecución humana en áreas de alta productividad. En mi estudio la falta de una asociación significativa entre la densidad de guanacos y la productividad también puede ser el resultado de los efectos negativos de la caza furtiva combinados con el mayor uso para ganadería de los pastizales más productivos. Si una disminución a largo plazo de la productividad se está produciendo en la región debido a una declinación en la precipitación, según lo que predicen los modelos climáticos (Vera et al. 2006), las poblaciones de guanacos que son forzadas a utilizar sólo las áreas menos productivas podrían ser las más gravemente afectadas. La falta de imágenes de satélite de la década de 1980 me impidió examinar cambios de largo plazo en la productividad.

Los cambios registrados en la estructura poblacional pueden afectar la capacidad de las poblaciones de guanacos para recuperarse. La reducción reportada en el tamaño medio de grupos entre 1982 y 2002-2007 puede limitar la vigilancia del grupo, reduciendo el tiempo de forrajeo individual y aumentando la vulnerabilidad a los depredadores, en particular los pumas *Puma concolor* (Marino y Baldi 2008, Marino 2010). La proporción de crías (\pm ES) en los sitios de largo plazo (el promedio 1983-2007 fue de 0.25 ± 0.04) fue alta en comparación con otros estudios (0.00-0.30; Rey et al. (2012); estudios anteriores citados en Saba et al. 1995) y también en comparación con el sitio Volcán Auca Mahuida en 2002-2007, donde la alta densidad puede limitar las tasas de natalidad o la supervivencia de las crías a través de la densodependencia. El tamaño pequeño de los grupos en los sitios de largo plazo, sin embargo, puede limitar el reclutamiento de las crías a adultos reproductivos debido a las desventajas debidas a la reducción de la vigilancia del grupo, la búsqueda de alimento individual y el evitamiento de depredadores.

Mis datos sugieren que, en las zonas que han sido objeto de exploración de petróleo, la reducción al mínimo de la densidad de puntos de acceso en las intersecciones entre las vías públicas y las líneas sísmicas puede limitar el impacto de la caza furtiva en la vida silvestre, como se ha informado en las zonas boscosas donde los cazadores furtivos utilizan caminos forestales para el acceso (Yackulic et al. 2011). El impacto registrado sobre los guanacos en la

Patagonia probablemente se ha producido en otras especies que son blanco de los cazadores furtivos, como choiques y maras (Barri et al. 2008, Rivas et al. 2015). Extensas áreas de la Patagonia fueron objeto de exploración de petróleo antes de finales de 1990, cuando las mejoras en la tecnología de exploración redujeron la necesidad de líneas sísmicas. Para ayudar a los guanacos y otras especies a recuperarse recomendamos el cierre generalizado de los caminos y líneas sísmicas petroleras en las zonas de la Patagonia que han sido exploradas para petróleo hasta mediados de la década de 1990. Bajo la ley argentina las líneas sísmicas abiertas deben ser mitigadas por las empresas petroleras que actualmente tienen concesiones y, por lo tanto, recomiendo que el gobierno utilice la información que presento aquí para hacer cumplir el cierre de líneas sísmicas.

CAPÍTULO 2- Efectos poblacionales y comportamentales de la restricción de caza furtiva sobre guanacos en el norte de Patagonia

2.1 Introducción

La sobreexplotación por cacería es una de las amenazas más importantes para la supervivencia de los mamíferos a escala mundial (Groom 2006), siendo los ungulados (Artiodactyla) uno de los grupos de mamíferos más afectados (Mace y Balmford 2000). Se han reportado drásticas declinaciones debidas a la cacería en la abundancia y distribución poblacionales de ungulados (Isenberg 2000, McLoughlin et al. 2003, Caro 2008,) y alteraciones en su comportamiento (Donadio y Buskirk 2006, Stankovich et al. 2008). Incrementos dramáticos de la cacería han sido asociados con aumentos en la accesibilidad a sitios previamente no impactados, facilitados por actividades extractivas de gran escala que abren caminos e incrementan el número de potenciales cazadores, particularmente en zonas donde se cuenta con escasos recursos de control de la caza (Suarez et al. 2009, Peres 2010, Yackulick et al. 2011).

La recuperación de las poblaciones de animales luego de períodos de caza intensa depende de diversos factores que incluyen la magnitud del impacto, la productividad del hábitat y la capacidad intrínseca de las especies para recuperarse luego de estos disturbios (Remis y Kpanou 2010, Steinmetz et al. 2010, Brodie 2011,). Se han reportado procesos de recuperación poblacional en algunas especies de ungulados luego de restringir la cacería, pero existen numerosas falencias en el conocimiento de los procesos involucrados en dicha recuperación (Steinmetz et al. 2010, Brodie 2011). Tanto la mitigación de los accesos que facilitan el ingreso de cazadores como el fortalecimiento del contralor pueden ayudar a revertir los efectos de la cacería sobre la fauna (Yackulic et al. 2011, Remis y Kpanou 2010). Sin embargo, permitir la recuperación de fauna cerrando accesos y aumentar el contralor implica altos costos económicos y de recursos humanos que en la mayoría de los países son muy escasos, por lo que es esencial determinar la efectividad de esas acciones para poder planificarlas adecuadamente (Robichaud et al. 2001, Bruner et al. 2004). Más aún, es imprescindible entender los efectos de dichas acciones en la dinámica y comportamiento poblacional para poder monitorear su efectividad apropiadamente en el largo plazo, algo esencial durante cualquier intervención de manejo de fauna (Skalski et al. 2005).

El estudio de cambios en variables poblacionales comúnmente registradas para la fauna silvestre y específicamente para ungulados, como la densidad, el tamaño de los grupos sociales y la productividad de crías, pueden ayudar a comprender el efecto

de aumentos y reducciones en la cacería (Skalski et al. 2005). En algunos ungulados se han registrado modificaciones en el tamaño de los grupos expuestos a diferentes niveles de cacería, si bien la relación entre la cacería y el tamaño de grupo aún no es muy clara (Caro et al. 1999, 2008, Fisher y Linsenmair 2006). En algunas especies se ha reportado que a mayor cacería el tamaño de grupo disminuye (Caro et al. 1999) por efecto de la disrupción de los grupos, favoreciendo el incremento del número de individuos solitarios, lo que podría ser una desventaja al quedar más expuestos a la depredación natural o cacería, limitar el efecto de dilución y la capacidad de detección de depredadores (Fisher y Linsenmair 2006; Marino y Baldi 2008; Capítulo 1). Al igual que el tamaño de grupo, la productividad de crías también puede estar asociada de manera compleja con el nivel de cacería (McCullough 1979, Caro 1999;). La productividad de crías podría disminuir por efecto de modificaciones en el comportamiento reproductivo y de forrajeo ocasionadas por la cacería (Caro 1999), aunque en otros casos el aumento en la productividad de crías por respuesta densodependiente a la reducción poblacional puede ser mas fuerte que el efecto negativo del disturbio (McCullough 1979, Sarno et al. 1999, Bonacic et al. 2012,, Marino et al. 2014).

Más allá de las variables demográficas y de estructura social, las respuestas en el comportamiento de ahuyentamiento o escape de los ungulados también son útiles para comprender los impactos y la posible recuperación frente a la caza, ya que responden de manera más rápida que las demográficas a las variaciones de la presión de caza (Caro 1999, De Boer et al 2004). En grandes ungulados se han reportado, por ejemplo, marcados incrementos en las distancias de iniciación de escape como respuesta al disturbio humano por la caza (Stankovich et al. 2008, Taylor y Knight 2003). Un análisis de la reacción de escape en función de la estructura social en guanacos y vicuñas halló una alta incidencia de ahuyentamiento en individuos que habitaban sitios con mayor cacería, independientemente del tamaño y composición de los grupos sociales (Donadio y Buskirk 2006).

Por lo tanto estudiar el comportamiento de escape en paralelo con las respuestas demográficas y de estructura social a la cacería es una herramienta que aporta una variedad de escalas temporales de análisis. En todos los casos en que se ha trabajado con ungulados combinando más de una escala el resultado fue más enriquecedor para comprender las alteraciones ocasionadas por la cacería, tanto sobre la dinámica poblacional y la estructura social de las poblaciones, como sobre el comportamiento y las respuestas que ocurren cuando se intenta recuperarlas (Johnson y St-Laurent 2011). Por lo tanto, se requieren estudios que combinen a escala espacial y temporal que sean relevantes para las poblaciones de interés y que involucren un rango representativo de condiciones ambientales y antrópicas a las que se ven expuestas las especies (Vistnes y Nellemann 2007).

El guanaco ha disminuido notablemente en Sudamérica, como ya describí en la Introducción y Capítulo 1, y las principales causas de su declinación han sido la competencia con el ganado y la caza (Baldi et al. 2001, 2004, Burgi et al. 2011, Puig et al. 2008, Radovani et al. 2014, Schoeder et al. 2014, Travaini et al. 2015). En la Patagonia la expansión de la actividad extractiva de hidrocarburos desde mediados del siglo XX hasta la actualidad ha incrementado el impacto de la cacería sobre el guanaco (ver Cap. 1). Algunas de las evidencias pueden ser la relación negativa entre la presencia de la especie y la distancia a localidades y campamentos petroleros más cercanos (Pedrana et al. 2010) y las declinaciones drásticas del 93-96 % en sus números en un área con amplio desarrollo petrolero en las últimas tres décadas (Cap 1.). Adicionalmente, estos impactos pueden haber limitado los movimientos estacionales altitudinales que han sido registrados para la especie en otros sitios (Ortega y Franklin 1995). Una evitación de las zonas bajas es esperable porque el acceso de cazadores suele estar focalizado en los sitios más accesibles, que en áreas montañosas son en general los sitios de menor altura y con mayor cobertura de caminos transitables (Donadio y Buskirk 2006).

En algunos sitios de Patagonia, sin embargo, se han reportado recuperaciones poblacionales de guanacos que podrían estar en parte asociadas con disminuciones de la intensidad de cacería durante las últimas décadas. Esto parece haber ocurrido en sitios como la reserva provincial La Payunia en Mendoza (Puig et al. 2003), en el sector chileno de Tierra del Fuego (Soto et al. 2014), en Península Valdés en Chubut (Burgi et al. 2011) y en extensas zonas de Santa Cruz (Travaini et al. 2015). Recuperaciones similares parecen haber ocurrido en algunas poblaciones del otro camélido silvestre de Sudamérica, la vicuña (*Vicugna vicugna*) (Bonacic et al. 2002). Sin embargo, no se han reportado estudios sobre la recuperación de poblaciones de guanacos u otros ungulados en Sudamérica, donde se hayan monitoreado las variables demográficas (e.g. tamaño de grupo y número de crías) y el comportamentales de huida o de escape, antes y después de la restricción de la caza.

El objetivo central de este capítulo fue estudiar los cambios en la densidad, estructura social (e.g. tamaño de grupos y número de crías) y comportamiento de la población de guanacos considerada en el capítulo (1) frente a diferentes niveles de restricción de caza, implementada durante 10 años en base al diseño experimental desarrollado en el inicio de esta tesis. Para cumplir mis objetivos utilicé tanto un enfoque observacional, comparando sitios con diferentes condiciones de caza furtiva, como un enfoque experimental, monitoreando en el tiempo las respuestas poblacionales en sitios con y sin restricción de caza (Johnson y St- Laurent 2011).

Las condiciones iniciales en la población de guanacos variaron entre los sitios muestreados que sufrieron diferentes niveles de caza asociados con la distancia a

centros urbanos, la densidad de caminos petroleros y la topografía. Durante el período inicial del presente estudio (2002-2005) se mantuvieron condiciones de alta accesibilidad de cazadores y bajo contralor por agentes de gobierno. En el período 2006-2015 se limitó el acceso por parte de cazadores mediante el cierre de caminos petroleros en algunos de los sitios y se incrementó el contralor, manteniéndose áreas control donde no existió cierre de caminos y hubo escaso contralor (ver detalles en Metodología). El diseño de las acciones de cierre de caminos, la priorización de zonas para contralor y el monitoreo asociado fue una parte integral del desarrollo de esta tesis.

En la sección siguiente presento las hipótesis y predicciones propuestas sobre los cambios en densidad, estructura social y comportamiento de escape. No propuse una hipótesis específica sobre el efecto de la caza en el reclutamiento debido a la existencia de marcadas respuestas densodependientes en el reclutamiento en guanacos y otros ungulados, como mencioné más arriba (Bonacic et al. 2012, Marino et al. 2014). Sin embargo, durante el estudio monitoreé el número de crías en cada uno de los sitios de muestreo, ya que puede tener un efecto importante en la recuperación de cada población.

2.1.1 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

En este estudio puse a prueba las siguientes hipótesis **sobre el efecto de** la caza furtiva en la densidad, estructura social, distribución y comportamiento de escape de guanacos a través de diferentes mecanismos biológicos y sobre la reversión de dichos efectos si la caza es restringida.

Hipótesis 1: La caza furtiva limita la densidad poblacional y el tamaño de los grupos de guanacos a través de un aumento en su tasa de mortalidad.

Predicción 1 a - la densidad aumentará en sitios donde se restrinja la caza a través del cierre de accesos y aumento del contralor (enfoque experimental).

Predicción 1 b - la densidad será menor en sitios con esfuerzo bajo de restricción de caza (accesos abiertos y menor contralor) en comparación con sitios con esfuerzo medio y alto de restricción de caza (accesos cerrados y mayor contralor) (enfoque observacional).

Predicción 1 c - el tamaño de los grupos familiares y de solteros será mayor y la proporción de individuos solitarios será menor en sitios con mayor restricción de caza (enfoque observacional).

Predicción 1 d - el tamaño de los grupos familiares y de solteros aumentará y la proporción de individuos solitarios disminuirá en sitios donde se restrinja la caza (enfoque experimental).

Hipótesis 2: el acoso por cazadores que cazan desde caminos ahuyenta a los guanacos, provocando su alejamiento de los caminos y una reacción de escape frente a la presencia de vehículos.

Predicción 2 a - la distancia de acercamiento entre el vehículo y el grupo de guanacos será mayor en sitios donde se restrinja la caza (enfoque experimental);

Predicción 2 b - la distancia de acercamiento será mayor en sitios con mayor restricción de caza (enfoque observacional);

Predicción 2 c - la proporción de grupos con reacción de escape será menor en sitios con mayor restricción de caza (enfoque observacional).

No me fue posible aplicar el enfoque experimental considerando una restricción de caza creciente para la proporción de grupos con reacción de escape. Para esta variable sólo pude hacer una comparación entre sitios (enfoque observacional; Predicción 2 c; ver detalles en Métodos y Resultados).

Hipótesis 3: la caza y el acoso limitan los desplazamientos estacionales de guanacos, reduciendo el uso de hábitats ubicados a baja altura durante las estaciones frías y forzándolos a utilizar todo el año hábitats de mayor altura.

Predicción 3 - la densidad poblacional de guanacos aumentará durante las estaciones frías en zonas bajas adyacentes a zonas elevadas con poblaciones abundantes de guanacos, si en dichas zonas bajas se restringe la caza (enfoque experimental).

2.2 Área de estudio

El área de estudio abarcó 3.990 km² en el norte de la provincia de Neuquén (38° Y 69°) (Fig. 1). A diferencia del capítulo 1, en el presente capítulo limité mi estudio a un área menor, con características homogéneas en cuanto a intensa actividad petrolera y extendida pero escasa actividad ganadera. El área de estudio alterna planicies con vegetación de monte y conos volcánicos con vegetación de estepa herbácea en su cima y monte en su base (León et al. 1998; ver una descripción más completa en el Cap. 1). Desde el año 1996, 770 km² fueron declaradas como Área Provincial Protegida Auca

Mahuida (Fig. 3). Sin embargo, en gran parte del área protegida se mantuvo la ganadería (principalmente de caprinos y en menor medida de bovinos) por pobladores locales y la actividad de exploración y explotación de gas y petróleo, como ocurre en la mayoría del territorio aledaño fuera del área protegida (Cap 1). Durante las décadas del 70 al 90 la apertura de líneas sísmicas o caminos de exploración hidrocarburífera (localmente llamadas picadas petroleras) incrementó la densidad de caminos en la zona de 0.14 a 1.84 km/ km² (Fiori y Zalba 2003; ver trazado de caminos de exploración en Fig. 1 de Cap. 1). Este incremento favoreció el ingreso de cazadores al lugar, provenientes principalmente de la localidad cercana de Rincón de los Sauces y de la capital provincial (Fig. 1; Radovani obs. pers.), que llegaban a través de rutas provinciales y accedían al área desde sus intersecciones con las picadas petroleras.

A pesar de la presencia de puestos de pobladores locales, en esta zona casi no hay alambrados ni tranqueras que restrinjan el acceso. La vegetación arbustiva espinosa del monte impide el acceso de vehículos a través del campo. Por ello, las picadas petroleras fueron las vías de acceso principales con vehículos a un área a la que de otra manera sólo puede accederse a caballo. El lento crecimiento de la vegetación en esta zona, sumado a la compactación por el mismo tránsito vehicular, hizo que un 70% de las picadas sigan siendo transitables 30 a 40 años después de su apertura (Fiori y Zalba 2003; Fig. 1-Cap. 1).

La caza de guanacos está prohibida en la provincia de Neuquén (Ley N° 2539 del año 2006- Resolución 125/26). El contralor de caza furtiva es realizado por guardafaunas y guardaparques provinciales circulando con vehículos por rutas y caminos principales.

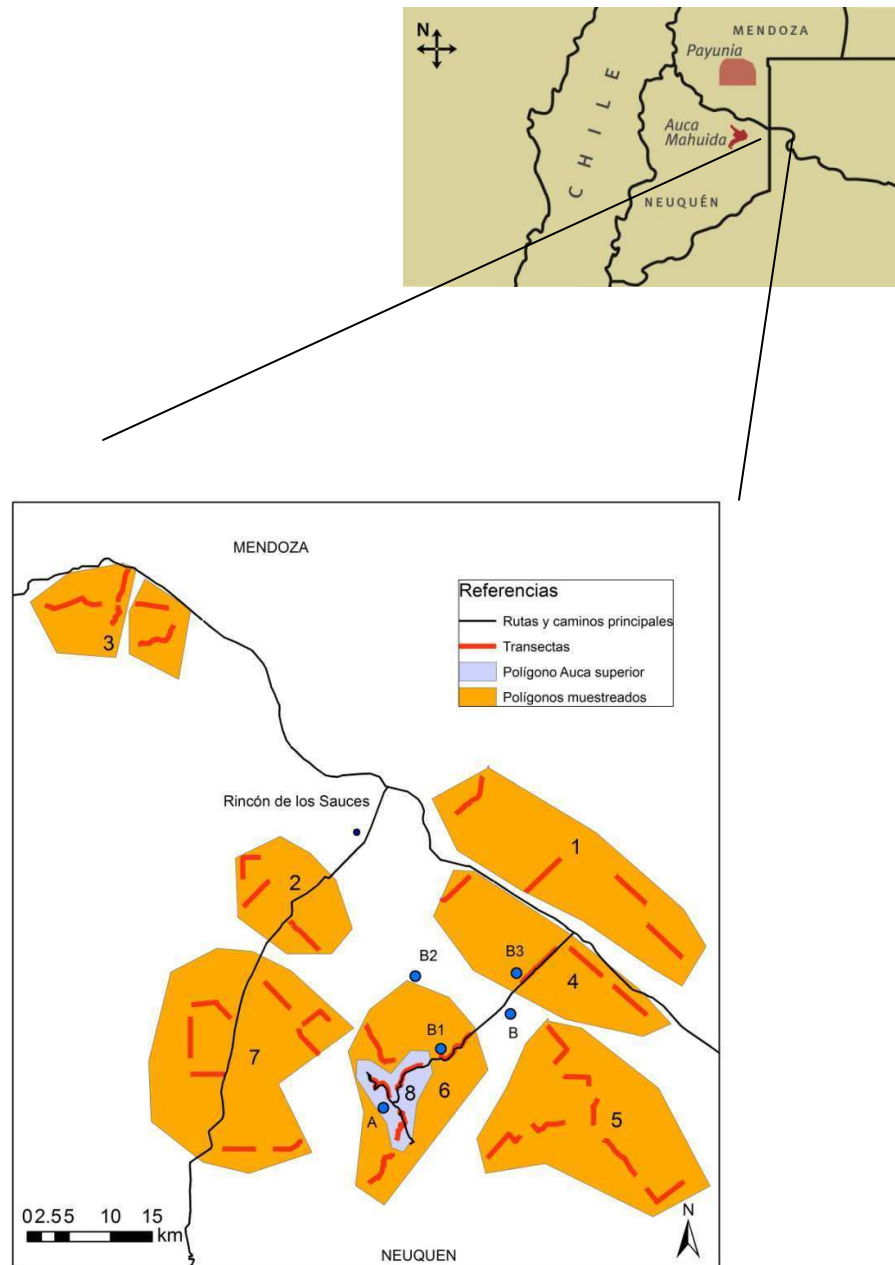


Figura 1. Área de estudio en el norte de la provincia de Neuquén. Se indican los diferentes sitios de estudio (1: Hamaca, 2: Trapial, 3: Negra, 4: Bayo, 5: Veta, 6: Auca intermedio, 7: Chivatos, 8: Auca superior), las transectas de muestreo de guanacos y los puestos desde los que hubo intensa caza en algunos períodos (A, B, B1, B2, B3; ver descripción en Resultados).

2.3 Metodología

2.3.1 Diseño y selección de sitios

Seleccioné ocho sitios de estudio para evaluar las respuestas de la población de guanacos a la caza y a su restricción (Fig. 1). Durante el período inicial (2002-2004) evalué variables poblacionales de los guanacos (ver sección Variables poblacionales de guanacos) y la situación de caza y contralor en esos sitios. En base a esta información en el año 2005 diseñé, junto a mi grupo de trabajo y técnicos de agencias de gobierno, los cierres de caminos petroleros en algunos de los sitios, que fueron implementados desde febrero 2006 (ver sección Cierre de caminos).

Para analizar la efectividad de las acciones y las respuestas poblacionales agrupé los sitios en tres tratamientos según el esfuerzo de restricción de caza (Tabla 1 y Fig.1). El esfuerzo de restricción lo definí en base a los siguientes criterios: 1) el nivel de contralor por guardas provinciales (ver Contralor) y 2) la proporción de caminos petroleros que fueron cerrados a partir de 2006 para reducir el acceso de cazadores (ver Cierres de caminos). Los tratamientos y sitios asignados fueron: 1) esfuerzo alto de restricción de caza en sitios Cerro Bayo y Veta Escondida, 2) esfuerzo medio de restricción de caza en Chivatos, Auca Mahuida intermedio (1250-1500 msnm) y Auca Mahuida superior (1500-2000 msnm) y 3) esfuerzo bajo de restricción de caza en Trapial, Sierra Negra y La Hamaca. De aquí en adelante para abreviar el texto me referiré a los sitios de nombres compuestos como Bayo, Veta, Hamaca, Negra, Auca intermedio y Auca superior.

La vegetación fue de tipo estepa arbustiva en todos los sitios excepto en Auca intermedio y Auca superior, donde correspondió a una estepa herbácea asociada con su mayor altura. La topografía fue más escarpada en estos últimos sitios por corresponder a las laderas del volcán Auca Mahuida. En todos los sitios hubo puestos de pobladores y pastoreo por ganado.

Tabla 1. Sitios de estudio, tratamientos de restricción de caza y esfuerzo de muestreo en el norte de Neuquén, implementados desde el año 2002 al 2015.

Sitio	Esfuerzo de restricción de caza	Cierre de caminos (%)	Contralor (km.mes / km ²) *	Área Km ²	Transectas de muestreo	Esfuerzo de muestreo (Km)
Veta	Alto	100 %	0.43	372	7	933.2
Bayo	Alto	100 %	1.34	244	4	745.9
Chivatos	Medio	80 %	0.20	442	8	1747.9
Auca superior	Medio	60 %	0.75	60	3	586.1
Auca intermedio	Medio	60 %	0.75	214	3	585.0
Hamaca	Bajo	0	0.21	330	4	548.7
Trapial	Bajo	10 %	0.21	142	3	452.4
Negra	Bajo	0	0.21	161	5	820.4

* kilómetros de patrullaje mensual divididos por la superficie de cada sitio en km².

2.3.2 Contralor

Registré el esfuerzo de contralor durante el estudio a todos los sitios obteniendo información de las agencias provinciales sobre el personal y los kilómetros asignados para recorridos de patrullaje por guardafaunas y guardaparques cada mes (Fig. 2). Debido a que los sitios difirieron en superficie, calculé el esfuerzo relativo asignado dividiendo los kilómetros de patrullaje mensual por la superficie de cada sitio.

El esfuerzo de contralor fue escaso entre 2002 y 2005 ya que fue realizado por un solo guardafauna de manera esporádica, tanto dentro como fuera de la reserva Auca Mahuida (Fig. 2 y Tabla 1). A partir de 2005 la Dirección de Áreas Naturales Protegidas incorporó dos guardaparques que patrullan de manera casi permanente la reserva y sus inmediaciones y la Dirección de Contralor Provincial incrementó el número de guardafaunas y el tiempo de patrullaje del área. A partir de 2006 se incrementó la coordinación entre ambas agencias y se estableció una vivienda y puesto de control de guardaparques en el sitio Auca intermedio. Cuando no es necesario distinguir entre agentes (guardafaunas y guardaparques) desde aquí en más me refiero a guardas.

En Bayo y Veta el esfuerzo de contralor tuvo un fuerte incremento desde 2007, manteniéndose elevado hasta el final del estudio (Fig. 2 y Tabla 1). En Auca Mahuida el contralor aumentó a partir de 2005-6, disminuyó un 50% en 2009-10 y se recuperó a partir de 2011-12. En Chivatos, Hamaca, Trapial y Negra hubo un incremento en el contralor menor al resto de los sitios y también una disminución en el período 2009-10.

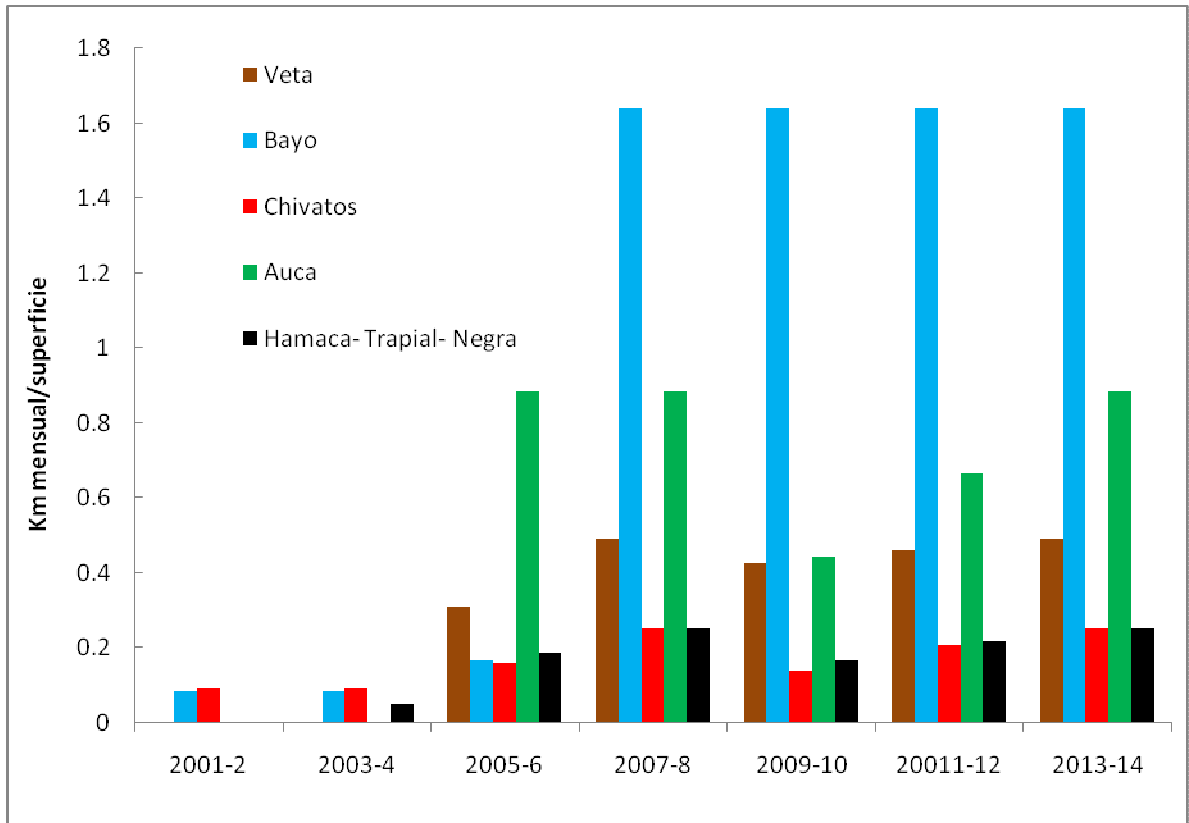


Figura 2. Esfuerzo de contralor de caza por guardas provinciales, indicados en kilómetros mensuales asignados para recorridos de patrullaje por unidad de superficie (en km²) de cada sitio de estudio durante 2001-2014.

2.3.3 Cierre de caminos

El cierre de la extensa red de caminos y líneas sísmicas en desuso fue recomendado en el año 2004 a la Dirección Provincial de Áreas Naturales Protegidas (ANP). Esta agencia encargó los cierres a la empresa petrolera Repsol-YPF, concesionaria del área y que se hallaba obligada por ley a mitigar los impactos de la exploración petrolera. Con mi presencia y la de técnicos provinciales para verificar las

ubicaciones, la empresa cerró 376 líneas sísmicas en febrero del año 2006. La mayoría (87 %) de estas picadas fueron cerradas desde las intersecciones con caminos públicos o caminos petroleros principales y el resto desde intersecciones ubicadas dentro de campos privados. Se priorizaron las picadas ubicadas en sitios del área protegida y alrededores (sitios con esfuerzo medio y alto de restricción de caza, Tabla 1 y Fig.3). Los sectores a los que personal de la empresa petrolera requería acceso y otros sectores relevados desde 2002 se dejaron abiertos (sitios con bajo esfuerzo de restricción de caza). Estimé que globalmente se bloqueó el acceso de cazadores a un área de 2.200 km² (Fig. 3).

La metodología utilizada para los cierres consistió en montículos de tierra de 1.5-2.0 m de altura y zanjas de 1-1.5 m de profundidad realizados con máquinas retroexcavadoras y escarificación de la tierra en los primeros 100 m de la picada. En sitios donde la vegetación arbustiva espinosa no era suficiente para impedir el acceso por vehículos 4x4 por los costados de los cierres se colocaron alambrados. Debido a que los cierres pierden efectividad con el tiempo, debido al efecto de lluvia y viento, en el año 2010 la empresa realizó el mantenimiento de 94 de los cierres realizados en 2006.

Para medir la efectividad de los cierres realizados registré el ingreso de vehículos no autorizados a lo largo de picadas petroleras en sitios cerrados y no cerrados. Para esto utilicé contadores con sensores magnéticos de vehículos (TRAFx MAG Counter) enterrados al costado de caminos y controlados mensualmente, que registraban el paso de vehículos cada hora. Operé estos sensores en forma continua desde marzo de 2007 hasta agosto de 2012 en 10 caminos petroleros cerrados y 10 caminos abiertos a modo de control. Como disponía de 20 sensores, para evaluar la efectividad en una muestra representativa de caminos, seleccioné los caminos al azar y roté los sensores en tres ocasiones, muestreando un total de 40 caminos durante el estudio (Fig. 3). No coloqué sensores en caminos donde sólo ingresaban vehículos autorizados (ver descripción de entrevistas abajo). No pudieron muestrearse más caminos pues algunos de los sensores fueron dejando gradualmente de funcionar. Analicé los datos con una extensión del programa EXCEL TRAFx (<https://www.trafx.net/>) y reporté el número promedio de vehículos que pasaron junto a cada sensor por mes, descartando los registros dudosos en el caso mal funcionamiento de los sensores.

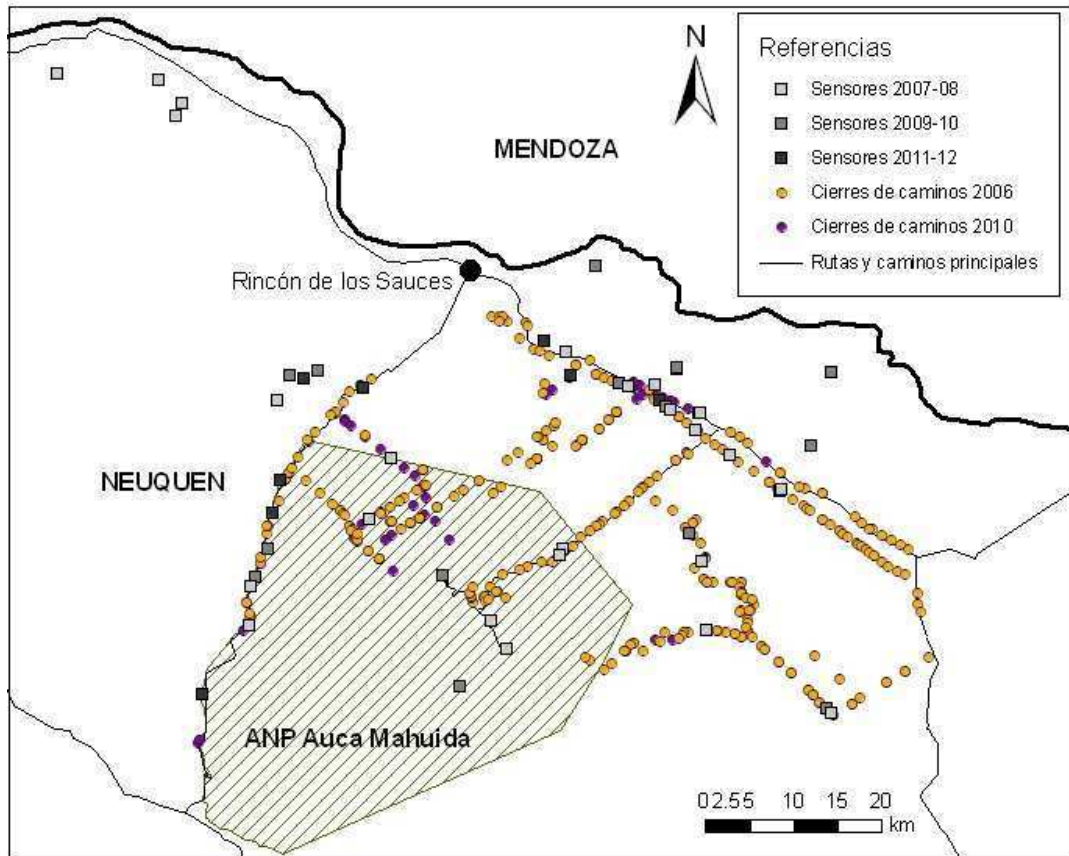


Figura 3. Ubicación de los cierres de caminos realizados en 2006 y 2010 y sensores de tránsito en el área de estudio. Ver trazado de caminos de exploración en Figura 1 de Cap. 1.

Con el fin de complementar la información de los sensores sobre el ingreso de vehículos no autorizados y registrar eventos de caza furtiva realicé entrevistas ocasionales durante todo el estudio a guardas, representantes de empresas petroleras (n=3) y pobladores locales (n=8). Con estas entrevistas definí zonas donde sólo ingresaban vehículos autorizados (por lo que no correspondía colocar sensores de tránsito) y zonas donde los cierres de 2006 debieron ser reforzados o expandidos en 2010. Para registrar eventos de caza consulté a los entrevistados si habían localizado cazadores, el número de guanacos cazados hallados, la existencia de signos de cacería (huellas, animales muertos por caza, y hallazgo de restos de la balas).

La mayoría de los pobladores locales y representantes de empresas colaboraron extensamente con el cierre de picadas y reportes de actividades de caza, ya que muchos cazadores furtivos suelen robar ganado en la zona o dañar infraestructura (obs. pers.). Los registros de caza aportados por los guardas fueron ocasionales hasta

2009 y registrados de manera sistemática por los mismos desde 2010 a 2015. Presento estos registros como evidencia de la ocurrencia de cierto nivel de caza y no como indicador temporal o espacial de presión de caza, ya que los hallazgos dependen en gran medida de la detectabilidad de carcasas en cada tipo de hábitat.

2.3.4 Variables poblacionales de guanacos

Monitoreé el número de individuos, el tamaño de los grupos familiares y el de solteros, la proporción de solitarios y el número de crías de guanacos por medio de conteos en 37 transectas entre 2002 y 2015. Realicé un total de 58 campañas estacionales (cada 1.5 a 2 meses) durante abril del 2002 a agosto del 2010 y en verano-invierno (cada 6 meses) de septiembre del 2010 a marzo del 2015. Todos los sitios fueron muestreados en ese período excepto Veta que comenzó a ser muestreado en 2004. Las campañas tuvieron 7-10 días de duración. Ver más detalles sobre la metodología de relevamiento en el capítulo 1.

Los números de transectas relevadas por sitio se indican en la Tabla 1. Recorrí un total de 6417 km en las transectas a lo largo de picadas petroleras y caminos secundarios (Fig. 1). Los conteos fueron efectuados desde la caja de una camioneta por dos observadores como ya describí en el cap. 1 Utilicé el método de transecta de línea (Buckland et al. 2001). Registré la ubicación de cada grupo con un geoposicionador digital (GPS-Garmin). Clasifiqué a los guanacos observados como pertenecientes a grupos reproductivos (con presencia de crías; a los que denominé grupos familiares) (), grupos no reproductivo (grupos numerosos con adultos y/o juveniles de ambos sexos; a los que denominé grupos de solteros) e individuos solitarios (de ambos sexos) (Pedrana et al. 2010). Los datos registrados en las transectas fueron usados para estimar densidad, tamaño promedio de grupo familiar y de solteros, proporción de individuos solitarios y proporción de crías/adultos y de crías/total

A partir del año 2004 en las mismas transectas registré el comportamiento de escape a través de dos variables en cada período y en cada sitio, 1) la distancia de acercamiento desde que los grupos eran avistados hasta su reacción y alejamiento y, 2) el número de grupos de guanacos que permanecieron tranquilos frente al observador, los se alejaron caminando del observador y los que se alejaron corriendo (Donadío y Buskirk 2006). Para evitar incorporar error a la metodología de estimación de densidades en las transectas, minimicé el tiempo de observación del comportamiento de escape y, en los sitios con densidad media y alta de guanacos, establecí el criterio de registrar comportamiento de escape cada 5 grupos.

2.4 Análisis de datos

Estimé las densidades poblacionales con los datos de las transectas lineales en los ocho sitios relevados durante 2002-2015 usando el programa *Distance v 5.0* (Buckland et al. 2001; ver metodología). Seleccioné los modelos que mejor ajustaron a los datos en cada sitio y período de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (AIC) tal como es recomendado por Buckland et al. (2001). Estimé la densidad con los datos truncados, desechando entre un 5-10% de las observaciones más distantes para descartar valores extremos.

Cuando fue posible obtener suficientes observaciones estimé valores de densidad de guanacos y su desvío estándar para cada sitio y estación. En los sitios de baja densidad y esfuerzo menor de restricción (Hamaca-Trapijal-Negra), debido al escaso número de grupos avistados, sólo pude estimar valor promedio anual de densidad para los tres sitios en el período 2004-10 (previo al esfuerzo mayor de restricción de caza) y no pude estimar variaciones estacionales. En Chivatós y Bayo, con densidades intermedias, utilicé la tasa de encuentro para poder estimar densidades relativas estacionales. Analicé las tendencias poblacionales en los diferentes sitios estimando las tasas de incremento (λ) a partir de las pendientes de las regresiones lineales entre las densidades o tasas de encuentro y el tiempo (Caughley y Sinclair 1994).

Para evaluar las variaciones en el tamaño de grupos familiares, de grupos de solteros y la proporción de solitarios y de crías por adulto generé estadísticos descriptivos mediante cálculo de valores promedio y gráficos de caja. No realicé otros análisis estadísticos de estas variables debido a los escasos tamaños de muestra en algunos casos y grandes desbalances en el tamaño de muestra entre los diferentes sitios, siguiendo la sugerencia de autores como Murtaugh (2007) y Cohen (1994). En el caso de la proporción de solitarios, para los sitios con esfuerzo bajo de restricción agrupé los datos debido al bajo número de observaciones. Para estimar la proporción de crías por adulto consideré solo los datos de grupos familiares correspondientes a los meses post-reproductivos (marzo-abril de cada año), momento en el cual ya se ha producido el mayor número de nacimientos, asegurando tener el mejor registro anual de crías.

Para evaluar de manera simultánea las variaciones espaciales y temporales en la distancia de acercamiento hasta escape de los grupos de guanacos en los sitios con diferente restricción de caza (enfoque experimental y observacional) realicé una prueba de Anova de 2 factores (sitio y período) con el programa STATÍSTICA 7.0. Para

cumplir con los supuestos de normalidad y homocedacea transformé los datos con la función coseno y consideré efectos simples para analizar la interacción (Zar 1996).

Adicionalmente, para evaluar el posible efecto de las precipitaciones y productividad primaria sobre la producción de crías agrupé los datos en dos estratos altitudinales, teniendo en cuenta las marcadas variaciones en las precipitaciones asociadas con el relieve: sitios Auca superior e intermedio (1250-1900 m.s.n.m) y sitios Hamaca, Trapial, Negra, Veta, Chivatos y Bayo (estrato altitudinal 600-1200 m.s.n.m). Para poder comparar con otros estudios calculé para estos estratos la proporción de crías sobre el total de guanacos (Saba et al. 1995, Cap. 1). Los datos de precipitaciones correspondieron a una estación meteorológica cercana al área de estudio (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, datos no publ. de Neuquén, Argentina www.aic.gov.ar).

2.5 Resultados

2.5.1 Ingreso de vehículos no autorizados y actividad de cazadores

A pesar del contralor y de los cierres de caminos realizados en 2006 y en 2010, se mantuvo el ingreso de algunos cazadores furtivos durante el período de estudio. En los tres períodos estimé niveles promedio de ingreso de 1.4 vehículos/mes en sitios cerrados y 4.5 vehículos/mes en sitios abiertos (Fig. 4). Los niveles de paso promedio mensual de vehículos registrados por los sensores magnéticos indican que en 2007-2008, luego del cierre de accesos, hubo un menor (32.3%) ingreso de vehículos no autorizados en sitios con accesos cerrados que abiertos (Fig. 4). En el período 2009-2010 hubo marcadas disminuciones tanto en el número de ingresos en sitios cerrados (82.9%) como abiertos (98.4%). Por último, en 2011-2012 hubo un nuevo aumento (1589%) de los ingresos en los sitios abiertos (Hamaca, Trapial y Negra), mientras que en los sitios cerrados (Bayo, Chivatos, Veta y Auca superior e intermedio), donde se reforzaron los cierres en 2010, los ingresos permanecieron en niveles bajos y similares a 2009-10.

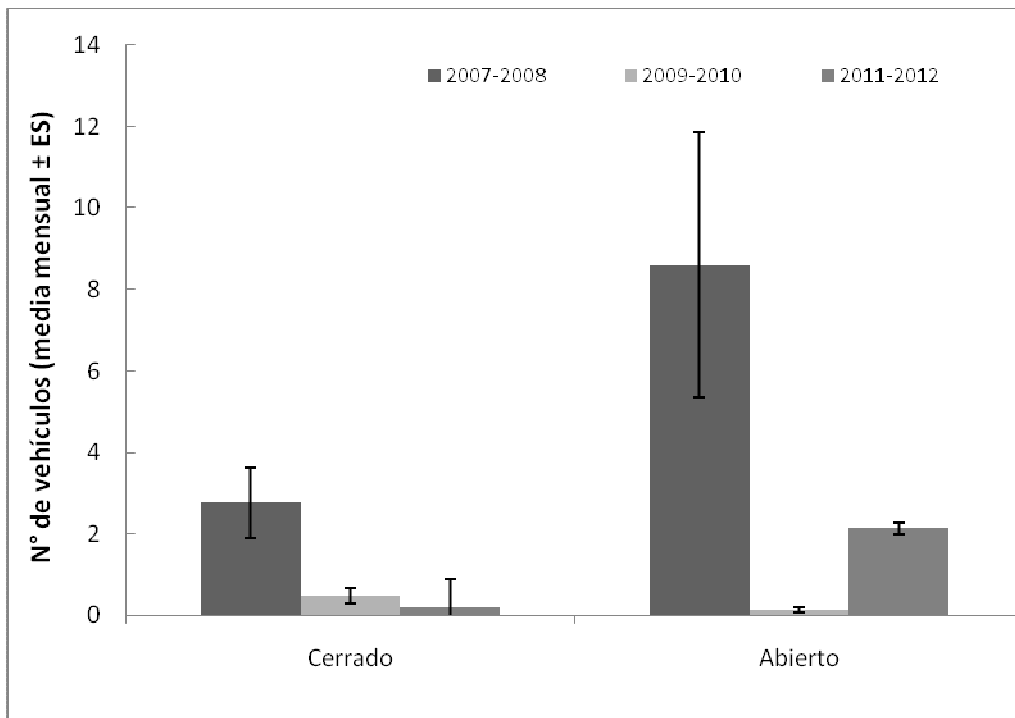


Figura 4. Número promedio (y ES) de vehículos registrados mensualmente con sensores magnéticos en sitios con caminos abiertos (Hamaca, Trapial y Negra) y cerrados (Auca, Chivatos Bayo y Veta) entre 2007 y 2012.

Como resultado de las entrevistas determiné que parte de la actividad de caza furtiva que ocurrió a pesar del contralor por los guardas fue desarrollada por dos familias de pobladores que cazaron en las inmediaciones de sus puestos (obs. pers. y S. Goitía com. pers.). En el caso de la familia que ocupó el puesto A en el sitio Auca superior (Fig. 1), la cacería que registré (para la que utilizaron caballos y perros) ocurrió en el verano en el período 2003-5, hallándose 14 carcasas con signos de caza (obs. pers.). En el sitio Auca intermedio y Bayo, entre 2002 y 2005 la cacería por otra familia ocurrió desde el Puesto B (Fig. 1), registrando 8 carcasas con signos de caza en 2004-5 (obs. pers.). Desde 2005 a 2015 miembros de esta familia ocuparon los puestos B1, B2 y B3, desde donde fueron observados cazando con vehículos en Auca intermedio y Bayo (obs. pers. y S. Goitía com. pers.). Entre 2010 y 2014 los guardas hallaron durante los patrullajes 38 guanacos con signos de haber sido cazados en sitios con alto y medio esfuerzo de restricción (4 en Bayo, 24 en Veta, 5 en Chivatos, 3 en Auca superior e intermedio).

2.5.2 Respuestas poblacionales y comportamentales en guanacos

En la Tabla 2 presento un resumen de los resultados de la puesta a prueba de las predicciones.

Tabla 2. Resumen de las respuestas poblacionales (enfoque experimental) y comportamentales (enfoque experimental y observacional) de guanacos en los sitios con diferente esfuerzo de restricción de caza en el norte de Neuquén. Cuando la respuesta coincide con la esperada de acuerdo a las predicciones indico "+", cuando es opuesta a la esperada "-“y”0” si no hubo una respuesta clara. Señalo con “*” en el caso de respuestas estadísticamente significativas.

Sitio	Esfuerzo de restricción de caza	P 1-a: Densidad de guanacos aumenta	P 1-d: Tamaño de grupos familiares y solteros aumenta	P 1-d: Proporción de solitarios disminuye	P 2-a: Distancia de acercamiento hasta escape aumenta	P 2-c: Proporción de grupos con reacción escape menor
Veta	alto	**	o	-	**	o
Bayo	alto	+ y -	o	-	-	o
Chivatos	medio	o	o	+	+	-
Auca superior	medio	+	o	-	+	+
Auca intermedio	medio	-	o	-	+	+
Hamaca	bajo	o	o	+	o	+
Trapial	bajo					
Negra	bajo					

En base a los resultados del enfoque experimental hallé que luego de 10 años de restricción de cacería hubo un aumento de 19.9% y 28.4% en la densidad promedio de guanacos (**predicción 1-a**) y de 137 % y 92% en la distancia promedio a la que se produjo reacción de escape (**predicción 2-a**) en dos de los sitios estudiados, uno con esfuerzo alto (Veta) y otro con esfuerzo medio de restricción de caza (Auca superior; Fig. 5-a y 6 - Tabla 3). Hubo diferencias significativas en la distancia de acercamiento hasta el escape en los diferentes sitios antes y durante la restricción de caza ($F = 3.052$; g.l. = 4; $p = 0.016$; Fig. 6). El análisis de efectos simples indicó que hubo diferencias significativas entre el período previo y posterior a la restricción de caza en el sitio con alta restricción de caza Veta ($F = 9.932$; $p = 0.002$). En coincidencia con esas mismas **predicciones (1-a y 2-a del enfoque experimental)**, no detecté cambios

significativos en densidad ni reacción de escape en los sitios con bajo esfuerzo de restricción (Hamaca-Trapial-Negra, Fig. 5 c y 6).

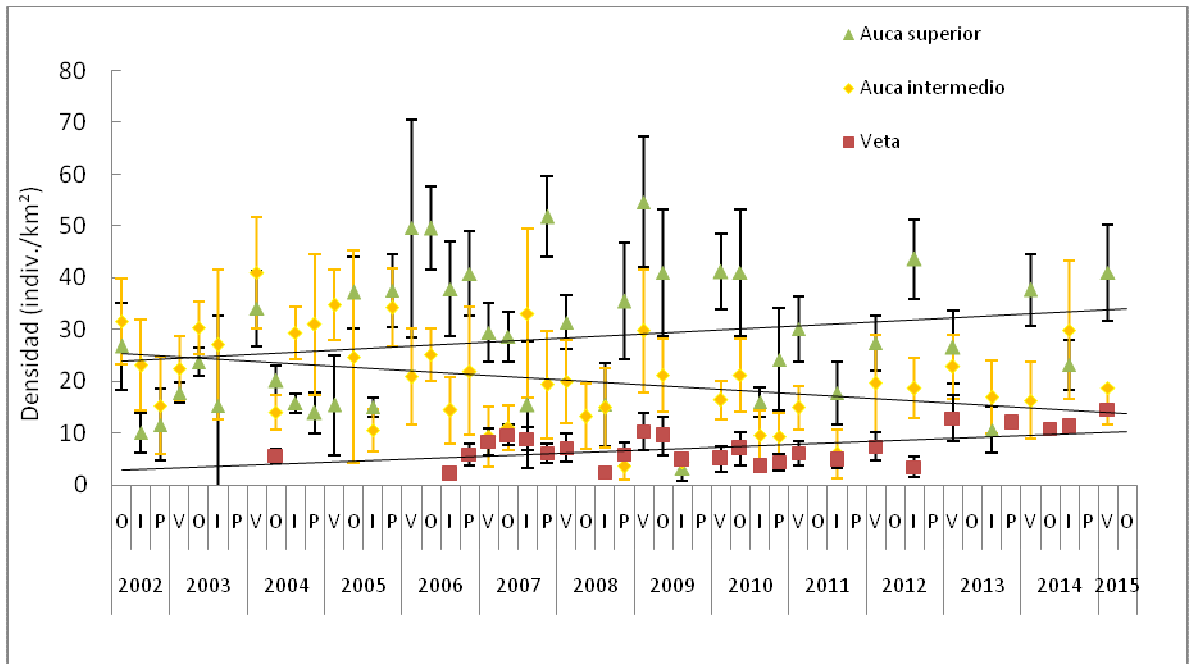
Tabla 3- Regresión lineal de las densidades de guanacos en función del tiempo en los diferentes sitios durante 2002-2015. Se indican la tasa finita de incremento poblacional (λ), grados de libertad (g.l.), estadístico de la regresión (F) y valor de significancia (p). Se destacan con negrita los valores de $p < 0.05$.

Sitio	Restricción caza	λ	g.l.	F	p
Veta	Alta	1.199	26	6.094	0.021
Bayo	Alta	1.000	21	0.000	1.000
Chivatos	Media	0.991	37	1.332	0.256
Auca superior	Media	1.284	40	2.140	0.152
Auca intermedio	Media	0.745	41	7.871	0.008
Hamaca Trapial y Negra	Baja	0.973	6	0.443	0.535

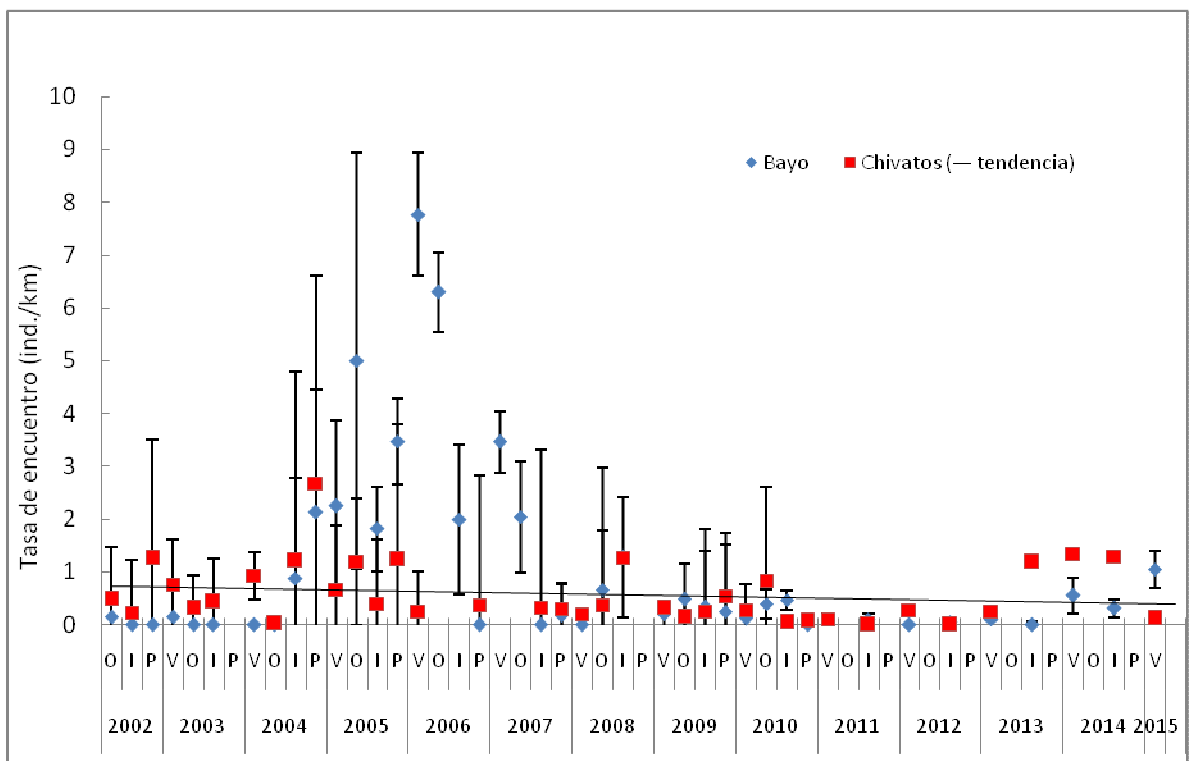
En los otros sitios se produjo la respuesta comportamental esperada según la **predicción 2-a** pero no la respuesta esperada en densidad según la **predicción 1-a**. En Auca intermedio hubo un contraste entre los resultados demográficos y comportamentales, ya que hubo una declinación significativa en la densidad (Fig. 5 y Tabla 3) pero un aumento en la distancia de acercamiento (Fig. 6; $F = 3.013$; $p = 0.083$);). En Bayo hubo un aumento inicial y significativo en la densidad relativa (2002-2005; Fig. 5 a) y una declinación significativa posterior (2006-2015), mientras que en Chivatos no hubo cambio significativo en densidad (Fig. 5 a y Tabla 3). En cuanto a la distancia de acercamiento, en Chivatos sí hubo un aumento coincidente con lo esperado, mientras que en Bayo hubo una disminución (Fig. 6), si bien en ambos casos las diferencias no fueron significativas (Chivatos: $F = 0.157$; $p = 0.692$; Bayo: $F = 0.097$; $p = 0.922$) y los datos tuvieron gran variabilidad (Fig. 6; Apéndice Fig. A).

Las diferencias que encontré entre sitios en la densidad de guanacos (enfoque observacional) confirmaron la **predicción 1-b**. Las densidades que estimé en los sitios con bajo esfuerzo de restricción de caza (Hamaca, Trapial y Negra) (Fig. 5 c) fueron significativamente más bajas ($0.25 \pm 5.93E-02$ ind./km²) que las que estimé para el resto de los sitios con mayor esfuerzo de restricción de caza (0.89 ± 0.25 ind./km² y 28.5 ± 6.4 ind./km²; Fig. 5 a y b).

a)



b)



c)

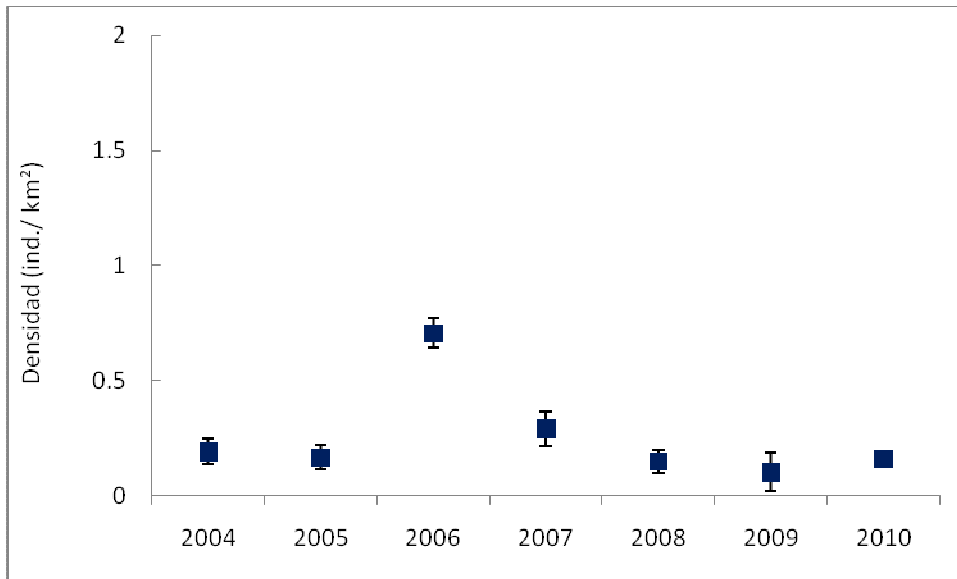


Figura 5. Densidades de guanacos y tasas de encuentro en sitios con diferente restricción de caza en el norte de Neuquén. a) Densidad de guanacos (individuos/km²) y error estándar en el sitio con esfuerzo alto de restricción Veta y sitios con esfuerzo medio de restricción Auca superior e intermedio, b) Tasa de encuentro (individuos/km) y error estándar en el sitio con restricción media de caza Chivatos y en el sitio con alta restricción de caza Bayo y, c) Densidad y error estándar en los sitios con esfuerzo bajo de restricción (Hamaca, Trapial y Negra,) durante 2004-2010. Para a) y b) se presentan datos para estaciones cálidas (verano: V, otoño: O) y frías (invierno: I, primavera: P) durante 2002-2015.

La **predicción 2-b** (enfoque observacional) sobre diferencias en la distancia de acercamiento hasta el escape se cumplió ya que las distancias que calculé para los sitios con esfuerzo bajo de restricción (Hamaca, Trapial y Negra) fueron menores al resto de los sitios. La distancia promedio para los sitios con esfuerzo bajo de restricción fue de 28.7 m (ES=9.5), mientras que en los sitios con esfuerzo medio (Auca y Chivatos) y alto de restricción (Veta y Bayo) las distancias fueron en promedio 55.8m (ES=9.2) en el período inicial (previo a restringir la caza) y 91.8 m (ES=28.6) en el período de mayor restricción de caza, si bien hubo gran variabilidad en los datos en ambos períodos (Fig. 6 y Apéndice Fig. A). En los sitios con esfuerzo bajo de restricción las distancias máximas de acercamiento hasta que los individuos escaparon fueron de 200 m, mientras que en los sitios con esfuerzo medio y alto fueron de 600-1600 m (Apéndice Fig. A). Las diferencias en las distancias de acercamiento resultaron significativas al

comparar por sitio ($F = 3.647$; $p = 0.006$) y los contrastes resultaron significativos para el período previo a la restricción de caza ($F = 4.896$, $p = 0.001$).

La **predicción 2-c** (enfoque observacional) sobre diferencias en la proporción de grupos con reacción de escape se cumplió parcialmente. En dos de los sitios con esfuerzo medio de restricción (Auca intermedio y superior) la proporción de grupos con reacción de escape durante todo el estudio fue baja (8.0% $n = 1412$) en comparación con los sitios con esfuerzo bajo (29.3 % $n = 45$). En cambio en el otro sitio con esfuerzo medio (Chivatos) la proporción de grupos con reacción de escape fue la más alta del estudio (41 %, $n = 156$), si bien disminuyó de 44% ($n = 94$) a 38% ($n = 62$) luego de restringir la caza. En los sitios con esfuerzo alto de restricción la proporción de grupos con reacción de escape fue intermedia (Veta 20.3% $n = 389$ y Bayo: 14% $n = 199$), si bien para Bayo aumentó de 9 % ($n = 66$) a 18% ($n = 133$) luego de restringir la caza.

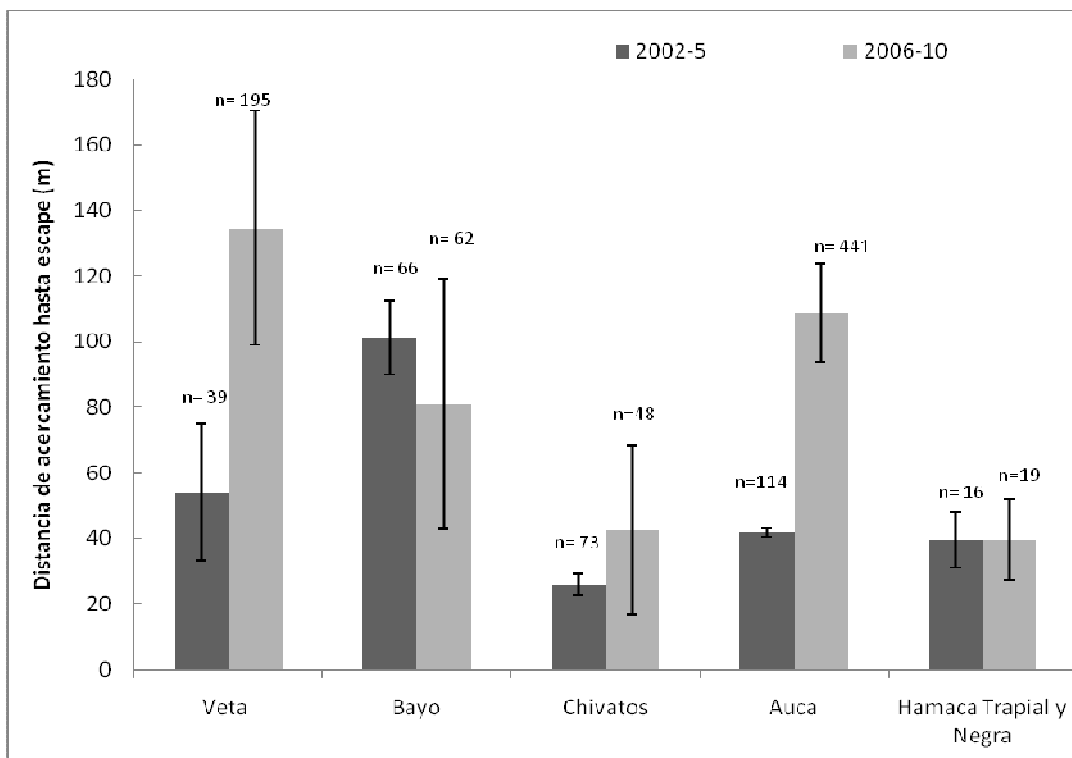


Figura 6. Distancias de acercamiento hasta escape presentadas como promedios, error estándar y número de grupos de guanacos observados por sitio en el norte de Neuquén.

La **predicción 1-c** (enfoque experimental) no se cumplió en cuanto al tamaño promedio de los grupos familiares y de solteros, ya que no hubo aumentos temporales evidentes en los sitios donde hubo esfuerzo mayor de restricción de caza (Fig. 7 y 8). La **predicción 1-c** tampoco se cumplió en cuanto a la proporción de solitarios. Contrariamente a lo esperado, la proporción de guanacos solitarios aumentó durante el estudio en sitios con esfuerzo medio y alto de restricción de caza (Fig. 9).

La **predicción 1-d** (enfoque observacional) se cumplió sólo parcialmente en cuanto al tamaño de grupos familiares. Los tamaños promedio de los grupos familiares fueron mayores en dos de los sitios con esfuerzo medio de restricción de caza (Auca superior e intermedio: 7.2 ± 0.4 indiv./grupo) y en uno de los sitios con esfuerzo medio (Veta: 6.4 ± 0.9 indiv./grupo) que en los otros sitios con esfuerzo alto (Bayo: 5.04 ± 0.72 indiv./grupo) y medio (Chivatos: 5.02 ± 1.84 indiv./grupo) y en los sitios con esfuerzo bajo de restricción (5.3 ± 1.1 indiv./grupo) (Fig. 7). Sin embargo la variabilidad en el tamaño de grupo familiar en cada sitio y a lo largo del tiempo fue alta con respecto a la magnitud de las diferencias entre sitios (Apéndice Fig. B).

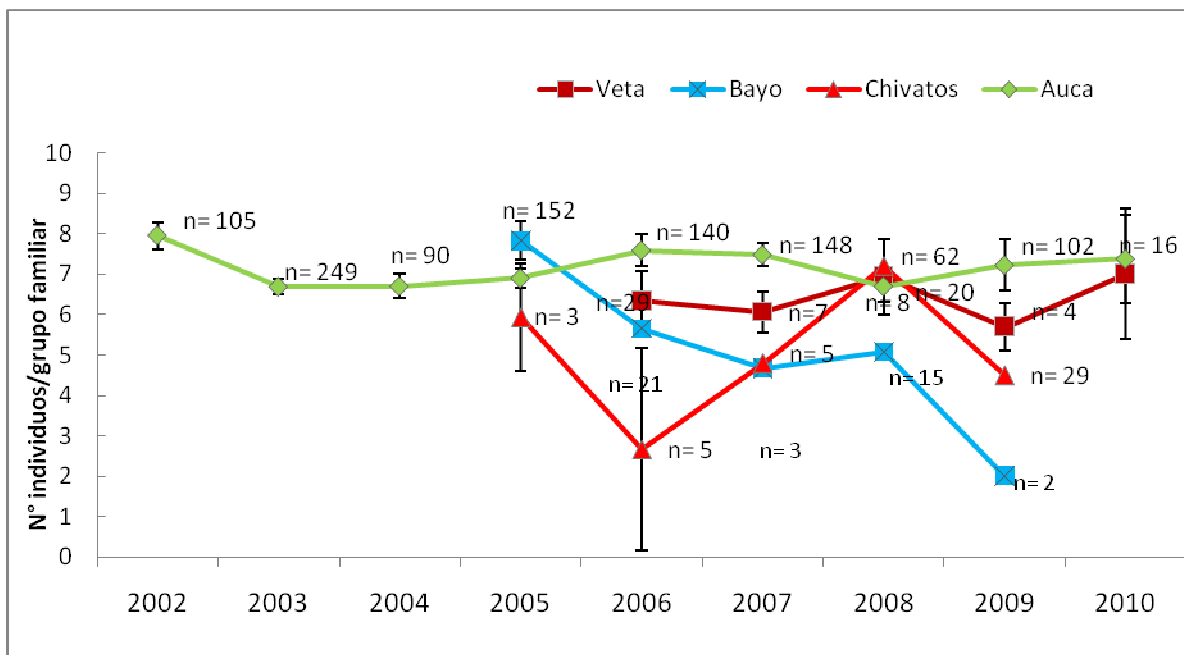


Figura 7. Tamaño promedio de grupo familiar (número de individuos por grupo) presentados como promedios y error estándar en los diferentes sitios de estudio en 2002-2010. Para los sitios con esfuerzo bajo de restricción (Hamaca, Trapial y Negra) el tamaño medio de grupo familiares fue de 5.5 ± 0.9 indiv./grupo (n= 14).

La **predicción 1-d** (enfoque observacional) se cumplió en cuanto a las diferencias en el tamaño de grupos de solteros (Fig. 8). Los tamaños promedio de los grupos de solteros fueron mayores en los sitios con esfuerzo medio (9.8 \pm 3.3 en Chivatos y 12.4 \pm 1.3 en Auca intermedio y superior) y alto de restricción (11.7 \pm 4.8 indiv./grupo en Bayo y 16.6 \pm 2.7 en Veta) que en los sitios con esfuerzo bajo (4.9 \pm 2.1 indiv./grupo en Hamaca-Trapial-Negra). Registré grupos de solteros de hasta 98 guanacos en Auca intermedio y superior y hasta 68 en Veta pero sólo hasta 10 guanacos en los sitios con esfuerzo bajo de restricción (Apéndice Fig. C).

La **predicción 1-d** (enfoque observacional) se cumplió sólo parcialmente en cuanto a la proporción de solitarios. Veta tuvo menor proporción de solitarios que los sitios con bajo esfuerzo de restricción de caza (0.30; n= 16 en Hamaca Trapial y Negra), pero hubo altas proporciones de solitarios en Chivatos y, durante el final del estudio, en Bayo y Auca intermedio y superior (Fig. 9).

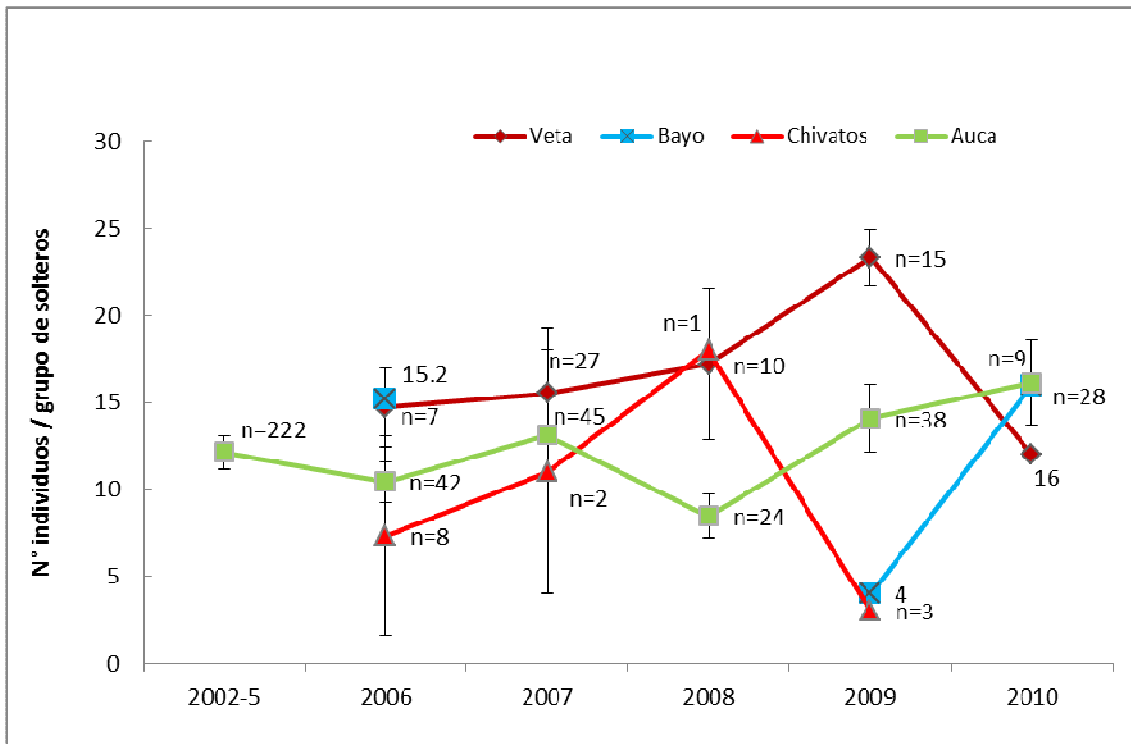


Figura 8. Tamaño promedio de grupo de solteros (número de individuos por grupo) y error estándar en los sitios de estudio en 2002-2010.

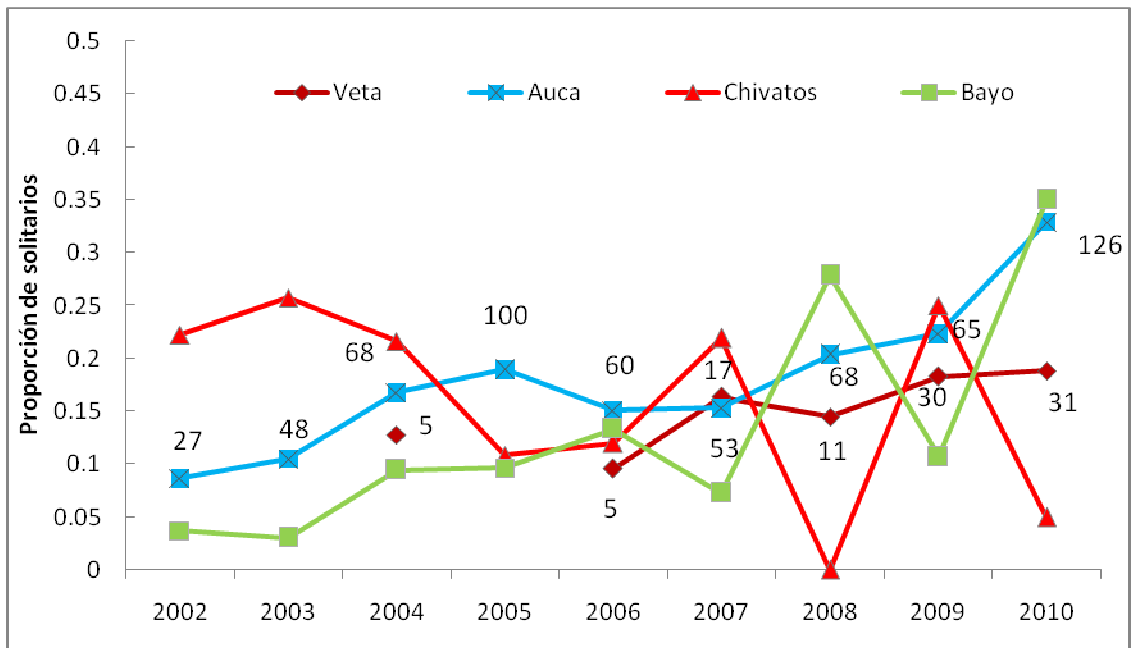


Figura 9. Proporción de guanacos solitarios en los diferentes sitios de estudio durante 2002-10. Para los sitios con esfuerzo bajo de restricción (Hamaca, Trapial y Negra) la proporción de solitarios en 2004-10 fue de 0.30 (n=16)

La **predicción 3** sobre cambios estacionales en la densidad de guanacos se cumplió sólo parcialmente. El único sitio en el que observé un patrón estacional de variación en las densidades consistente fue Veta, con esfuerzo alto de restricción de caza. Registré allí aumentos de las densidades en las estaciones cálidas y declinaciones en las frías en todos los años de estudio, excepto en 2007 y 2010 (Fig. 5 a). Sin embargo, dado que Veta está ubicado a menor altura que el estrato adyacente Auca intermedio, de alta densidad, esperaba que los picos de densidad en Veta, al igual que en los otros sitios de baja altura, ocurrieran en invierno.

Los sitios que tuvieron las mayores proporciones de crías por adulto (0.57 ± 0.14) fueron los de densidad poblacional intermedia de guanacos (promedio de densidad en Chivatos y Bayo: 1.14 ± 0.19 ind./km²) (Apéndice Fig. D). Los sitios de densidad baja (Hamaca-Trapial-Negra: 0.10 ± 0.04 ind./km²) tuvieron proporciones cría/adulto algo mayores (0.42 ± 0.09) que los de densidad alta (Veta: 5.03 ± 1.19 ind./km²; Auca intermedio y superior: 28.5 ± 6.4 ind./km²), donde la proporción fue 0.37 ± 0.05 crías/adulto (Apéndice Fig. D). Por otro lado, no observé tendencias temporales en la proporción de crías por adulto en ninguno de los sitios a medida que se incrementaron los esfuerzos de restricción de caza (Apéndice Fig. D).

Por último durante el período inicial y final del estudio hubo mayor proporción de crías en los sitios del estrato altitudinal bajo que en el alto (Fig. 10). Durante los años 2004 y 2008-12, que siguieron a los años de menores precipitaciones durante el estudio, la proporción de crías disminuyó en ambos estratos altitudinales (Fig. 10).

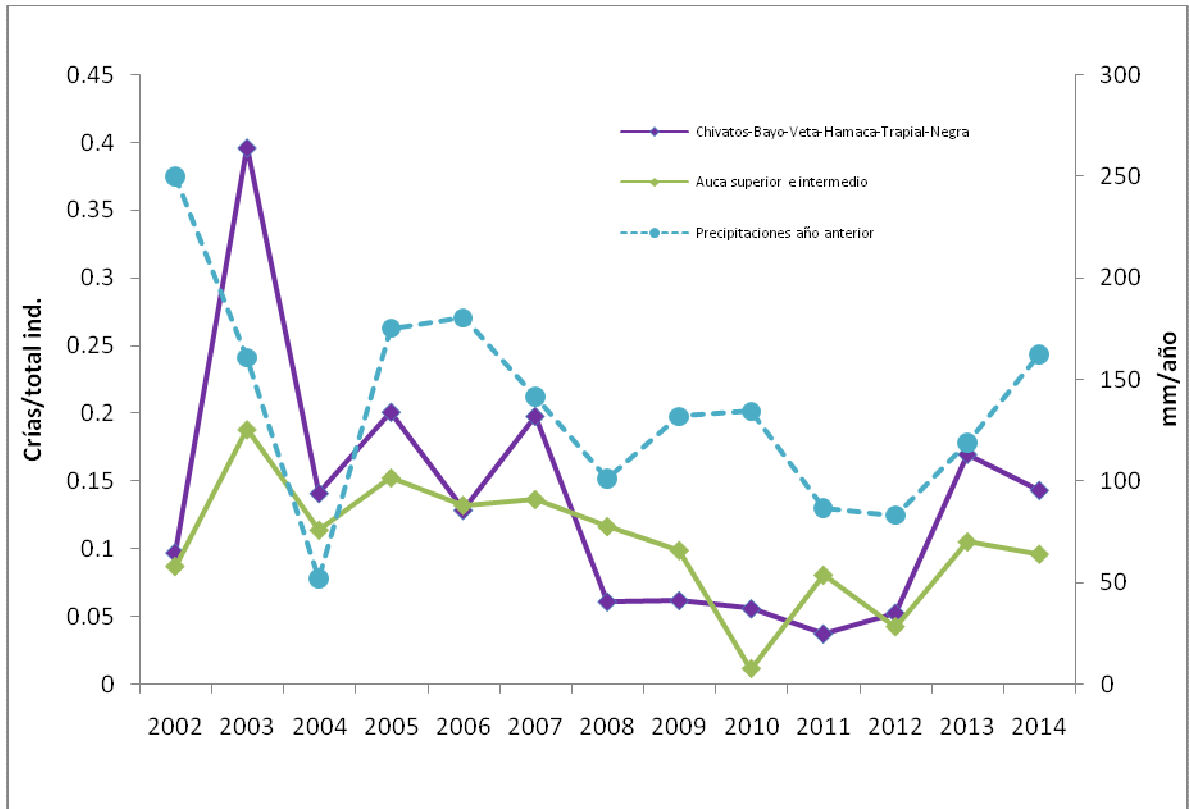


Figura 10. Proporción de crías sobre el total de individuos en el estrato altitudinal bajo (Chivatos, Bayo, Veta, Hamaca, Trapial, Negra) y alto (Auca superior e intermedio) y total de precipitaciones anuales durante el período 2002-14.

2.6 Discusión

La puesta a prueba de las predicciones no me llevó a rechazar la hipótesis propuesta sobre los efectos de la caza en la densidad, estructura social y comportamiento de escape en la población de guanacos estudiada (Tabla 2). Tampoco rechacé la posibilidad de revertir los efectos de la caza sobre la densidad y el comportamiento, que están recuperándose en algunos de los sitios con restricción de

acceso de cazadores. Sin embargo, durante el período de estudio no encontré evidencias de recuperación en dos de las variables de estructura social (tamaño de grupos familiares y de solteros) y la tendencia en la proporción de solitarios sugiere un aumento en el disturbio tanto en los sitios control como en los que tuvieron restricción de caza (Tabla 2).

Los resultados tanto de demografía como de comportamiento en dos de los sitios estudiados (Veta y Auca superior) sugieren que ambas poblaciones se están recuperando de los efectos causados por la cacería en años anteriores. En estos sitios se logró mantener un esfuerzo de restricción constante a lo largo de 10 años gracias a un conjunto de factores que favoreció la reducción de acceso al área (incremento en el número de guardas con vehículos, instalación de una casa de control permanente, cierres de caminos de exploración). Si bien las evidencias de guanacos cazados por furtivos y hallados por guardaparques indican que sigue habiendo cacería ocasional en esos dos sitios, la información anecdótica sobre encuentro con furtivos por el personal de contralor (S. Goitía, comunicación personal), sumado a los resultados registrados por los sensores de tránsito, indica que el acceso de furtivos se estaría reduciendo y podría explicar la recuperación poblacional que documenté.

En los sitios Bayo y Auca intermedio el aumento en el esfuerzo de restricción de caza fue similar al de Veta y Auca superior y ambos sitios tuvieron marcadas reducciones en el ingreso de vehículos no autorizados. Estos cambios podrían explicar la reducción observada en la respuesta de escape, pero indudablemente no alcanzaron para producir una recuperación de largo plazo en las densidades en Bayo y Auca intermedio. Esta falta de recuperación podría deberse a la caza efectuada por miembros de la familia residente en los tres puestos de ambos sitios. Sin embargo, en estos dos sitios se produjo un mayor incremento de actividades de extracción de hidrocarburos que en los dos sitios que tuvieron recuperación (N. Radovani y L. Heidel, datos no publ.). Por esta razón, no puedo descartar que la pérdida de hábitat y otros disturbios asociados con extracción de hidrocarburos hayan jugado también un rol en la falta de recuperación, como se ha documentado en otros ungulados (Dyer 2001, Nellemann 2003,). Los guanacos son capaces de recolonizar con cierta rapidez áreas disturbadas por sobrepastoreo por ganado (Pedrana et al. 2010, Burgi et al. 2011), pero en mi área de estudio al impacto del ganado se sumó la degradación por explotación hidrocarburífera.

En el resto de los sitios donde no observé una recuperación ni en la respuesta de escape ni en las densidades (Hamaca-Trapijal-Negra y Chivatos), el esfuerzo de restricción de caza a través del contralor tuvo un escaso incremento en los últimos 10 años. Sin embargo, y a pesar de que sólo se efectuó cierre de caminos petroleros en Chivatos, todos estos sitios tuvieron una reducción significativa del ingreso de

vehículos no autorizados a partir de 2007-8, aunque el ingreso siguió siendo mayor donde los caminos no fueron cerrados (Fig. 3). Esto sugiere que el escaso incremento en el contralor realizado en estos sitios podría haber sido efectivo para desalentar al menos en parte el ingreso de cazadores furtivos. Desconozco si la caza furtiva que perduró en esos sitios fue suficiente para impedir la recuperación en el plazo del estudio o si otros factores, como la baja densidad inicial de guanacos en estos sitios (0.5 a 1.2 ind/km²), pueden haber impedido dicha recuperación (ver abajo).

Un factor que también puede haber afectado el número de cazadores que ingresaron y las respuestas de recuperación en cada sitio, y que fue tenido en cuenta cuando se definieron los niveles de esfuerzo de restricción de caza furtiva, fue la distancia promedio de cada sitio a la localidad de la que provenían la mayoría de los cazadores furtivos (Rincón de los Sauces; Fig. 1; S. Goitía, comunicación personal). Esta distancia fue particularmente corta en algunos de los sitios que no tuvieron recuperación, como Trapial (13 km) y Hamaca (26 km), y larga en los sitios que tuvieron recuperaciones (Auca superior: 54 km y Veta: 45 km). En coincidencia con lo reportado en el capítulo 1, otros estudios han mostrado asociaciones negativas entre la distancia a fuentes de cazadores y la intensidad de sus impactos (Suarez et al. 2009, Remis y Kapanau 2010).

Otro factor que puede haber contribuido a la diferente recuperación en los sitios estudiados es la inmigración. El número de inmigrantes que llegan a un sitio depende fuertemente de la distancia a la población fuente y puede contribuir tanto o más que la reproducción local al incremento de la población (Novaro et al. 2005, Skalski et al. 2005). En mi estudio la fuente más probable de guanacos inmigrantes, dada su alta densidad, fue la población del volcán Auca Mahuida (Auca superior e intermedio) y los sitios más cercanos a la misma fueron Bayo (15 km de centro a centro de sitio), Chivatós (21 km) y Veta (24 km), mientras que los más alejados fueron Trapial (25 km), Negra (66 km) y Hamaca (32 km) (Fig. 1). La recuperación en dos de los sitios más cercanos a la fuente potencial (recuperación inicial en Bayo y durante todo el estudio en Veta) podría haber sido sustentada en parte por inmigración desde la población de Auca superior e intermedio. La otra fuente potencial de inmigrantes se encuentra en la Sierra de Chachahuén y reserva La Payunia, en Mendoza, a un mínimo de 80 km al norte de Hamaca, por lo que debe tener una influencia menor que la población del volcán Auca Mahuida como fuente de guanacos inmigrantes en el área de estudio.

En algunas especies el grado de disrupción de los grupos sociales es otro factor que retarda la recuperación luego de disturbios como la cacería (Steinmetz et al. 2010, Naugle 2011). Disminuciones en los tamaños de grupo pueden provocar mayores costos energéticos (Fischer y Linsenmair 2006, Marino 2010) que pueden afectar sus

tasas de crecimiento. Mis resultados de estructura social indican que los tamaños de grupos familiares más numerosos estuvieron en los sitios con mayor densidad de individuos y donde se verificó recuperación durante el período de estudio (Auca superior y Veta). De todas maneras incluso éstos tamaños de grupos familiares fueron menores a los descriptos para guanacos en otros sitios donde las poblaciones se recuperaron marcadamente luego de disturbios antrópicos (Tierra del Fuego 10.2 ind./grupo; Soto 2010). Por otro lado, la ausencia de recuperación durante mi estudio en los tamaños de grupos y el aumento en la presencia de solitarios indican que no hubo aún una reducción sustancial del disturbio sobre la estructura social que afectó a estas poblaciones en los últimos 30 años, en coincidencia con lo informado para la primera parte de ese período en el capítulo 1.

Las variaciones temporales y espaciales en la proporción de crías pueden haber sido causadas tanto por factores ambientales como por la caza. La densodependencia en la producción de crías fue evidenciada tanto por las menores proporciones de crías en los sitios de mayor densidad (Auca y Veta) como por el mayor incremento en dicha proporción en los sitios de menor densidad poblacional durante los años más lluviosos y con más productividad primaria al inicio del estudio (Fig. 10; N. Radovani datos no publ.). Esta respuesta densodependiente podría contribuir a facilitar la recuperación en los sitios más impactados por la caza. Sin embargo, las bajas precipitaciones del período 2008-12 llevaron a una disminución global en la producción de crías y podrían haber retardado la recuperación en los sitios que tuvieron restricción de caza, como ha ocurrido con otras especies cazadas que habitan ambientes áridos (Brodie et al. 2011). Por otro lado, esta respuesta densodependiente parece verse limitada en ciertas condiciones, ya que la proporción de crías fue menor en los sitios de muy baja densidad (0.10 indiv./km²; Hamaca- Trapial y Negra) que en sitios con 1.14 indiv./km² (Chivatos-Bayo). Esto podría deberse a efectos de tipo Alee o al impacto del bajo tamaño de grupo familiar y fue reportado en otros estudios de guanacos en Patagonia (Courchamp et al. 1999, Marino et al. 2014, Zubillaga et al. 2014).

La ausencia de patrones claros de variación estacional en la densidad en dos de los sitios ubicados a mayor altura (Auca superior e intermedio) contradice mi expectativa y los datos de movimiento altitudinal obtenidos por radiotelemetría en el área de estudio. Estos datos fueron obtenidos de 10 guanacos marcados en Auca superior e intermedio y muestran desplazamientos altitudinales de 300 a 500 metros entre otoño-invierno y primavera-verano, con uso de mayores alturas en la estación cálida (R. Ovejero, datos no publ.). Las variaciones estacionales consistentes con lo esperado que reporté en Veta sugieren que en ese sitio estaría manteniéndose o recuperándose un uso estacional similar a lo reportado por antiguos pobladores para la zona. Mis resultados parciales en este aspecto, por otro lado, pueden deberse a que mis sitios de muestreos no abarcaron todas las laderas del volcán Auca Mahuida, sino

principalmente las del norte. Una cobertura más completa del gradiente altitudinal del volcán, abarcando la ladera sur donde no existen caminos y hay menor actividad petrolera, podría revelar patrones de uso altitudinal más claros.

Las diferentes respuestas poblacionales durante el período de restricción de cacería furtiva de guanacos en el área de estudio ilustran la complejidad de los procesos demográficos y comportamentales asociados con la recuperación poblacional y la magnitud de las escalas temporales y espaciales requeridas para lograr esa recuperación. Estas diferentes respuestas y los resultados que presento sobre efectividad de las medidas de restricción de la caza furtiva pueden guiar medidas de recuperación de poblaciones de fauna silvestre sometidas a caza en otros sitios. El contraste entre las respuestas poblacionales y comportamentales indica que, cuando se planeen acciones de recuperación y monitoreos de efectividad asociados, es conveniente monitorear simultáneamente variables que respondan a diferentes mecanismos biológicos de impacto y que tengan además diferente velocidad de respuesta.

CAPÍTULO 3: Factores ambientales y antrópicos asociados con la densidad de guanacos en un área con intensa actividad petrolera en Patagonia norte

3.1 Introducción

Comprender los factores naturales y antrópicos que influyen en la abundancia de las poblaciones animales y la magnitud del efecto de cada uno puede ayudar en la toma de decisiones para la conservación de esas poblaciones y la priorización de acciones para mitigar ciertas amenazas. La abundancia de una población es afectada por diversos factores biológicos propios de la especie como su ubicación en la trama trófica y su tamaño corporal y por factores ecológicos como la distribución y disponibilidad de su alimento y otros recursos vitales y sus interacciones interespecíficas (Rabinowitz et al. 1986, Polis et al. 2000, White et al. 2007). Sin embargo, en muchos casos los factores antrópicos afectan a las abundancias de las poblaciones tanto o más que los factores naturales (Hecnar y M'Closkey 1998, Lopes y Ferrari 2000) y, por lo tanto, la intervención sobre factores antrópicos puede influenciar también fuertemente esas abundancias.

La cacería es uno de los factores antrópicos que puede tener un fuerte efecto negativo sobre la abundancia de las poblaciones animales (Cap. 1 y 2). La apertura de caminos ha sido una de las causas principales que han favorecido la cacería de grandes herbívoros, influyendo directamente en su distribución y abundancia (Laurence et al. 2006, Fahrig y Rytwinski 2009, Benítez-López et al. 2010). La presión de caza sobre las poblaciones animales es mayor en sitios con alto grado de accesibilidad para cazadores a través de distintas vías de acceso (Peres y Lake 2003, Yackulic et al. 2011) y la cercanía a pueblos y ciudades podrían aumentar la presión de caza sobre las poblaciones animales (Suárez et al 2009). La actividad petrolera que generalmente involucra la construcción de nuevos caminos que pueden facilitar el acceso por parte de los cazadores y el efecto indirecto de dicha actividad sumado a otros disturbios impactan sobre el comportamiento, la distribución y la abundancia de la fauna silvestre (Sorensen et al. 2008, Beckman et al. 2012).

La otra actividad antrópica que influye en la abundancia de grandes herbívoros es la cría de ganado doméstico (Cap. 1). La competencia por la vegetación por parte del ganado puede afectar negativamente a los herbívoros nativos con dietas parecidas a las del ganado, en especial cuando el ganado tiene densidades mayores (Baldi et al. 2001, 2004, Schoeder et al. 2014). El ganado en altas densidades también puede ser causa de degradación del hábitat, reduciendo la densidad y biomasa de la vegetación por sobrepastoreo y pisoteo (Weir 1974, Belsky y Blumenthal 1997, Pucheta et al.

1998, Kauffman y Pyke 2001, Kazmaier et al. 2001). Todos estos factores antrópicos, operando por separado o actuando en conjunto y en algunos casos con efectos sinérgicos pueden modificar la distribución y abundancia de los grandes herbívoros (Hobbs 2001). Por esa razón cuantificar el efecto de los factores antrópicos que podría estar influyendo sobre las poblaciones de herbívoros nativos puede ayudar a entender los mecanismos y a la toma de acciones que contribuyan a su recuperación.

Las poblaciones de guanacos han declinado principalmente por efecto de la ganadería y la cacería (Ver capítulos previos e Introducción). El objetivo de este capítulo fue analizar la contribución relativa de la restricción de caza furtiva, la densidad relativa de ganado y la productividad primaria sobre la densidad de guanacos durante un período de restricción progresiva de la caza en un área con intensa actividad petrolera en el norte de Patagonia. En este estudio, a diferencia del capítulo 1, intenté cuantificar los efectos relativos de los distintos factores ambientales y antrópicos sobre las densidades de guanacos considerando sus variaciones temporales y el posible efecto de las intervenciones para restricción de caza furtiva que se implementaron durante 6 años (2005-2010).

3.2 Metodología

3.2.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en la misma área descrita en el capítulo 2 (Cap. 2, Fig. 1 y 2). El área comprende 3.990 km², incluyendo a la Reserva Provincial Auca Mahuida (770 km²) y sus alrededores. Las actividades antrópicas que se realizan allí son la ganadería extensiva, principalmente de caprinos, por parte de pobladores locales y la actividad de extracción hidrocarburífera. Como consecuencia de esta última actividad se ha abierto una amplia red de caminos y líneas sísmicas que favorece el accionar de cazadores furtivos (Cap. 1, Fig. 1).

3.2.2 Estimación de densidad de guanacos

Estimé las densidades promedio anuales de guanacos utilizando el programa *Distance 5.0* en base a los datos de 37 transectas de línea estacionales en 8 sitios del área de estudio durante 2004-2010 (Cap. 2). Los sitios fueron agrupados en 3

tratamientos de restricción de caza definidos en base a considerar al esfuerzo de restricción de caza y la efectividad lograda en la restricción de caza, descritos en el capítulo 2. Por lo tanto, consideré para definir los tratamientos de restricción la proporción de caminos petroleros cerrados, el nivel de contralor por guardafaunas y guardaparques (detallados en el cap. 2-Tabla 1) y la evidencia obtenida en cuanto a actividades de caza furtiva detectadas durante el estudio (número de guanacos cazados hallados - ver resultados en cap.2). Como consecuencia, en este capítulo reagrupé los sitios en los siguientes tratamientos: 1) alta restricción de caza (sitios Veta y Auca superior), 2) media restricción de caza (Chivatos, Bayo y Auca intermedio) y 3) baja restricción de caza (Hamaca, Trapial y Negra) (ver sitios en Figura 1-cap 2). Durante el período considerado recorrí 5.070 km de transectas totales y observé 4.499 grupos de guanacos.

3.2.3 Modelo y selección de las variables explicativas de la densidad

Dado que en mi estudio las réplicas fueron medidas obtenidas en las mismas transectas repetidas durante una serie de años, deben ser consideradas muestras correlacionadas en el tiempo. Para poder modelar la relación entre la densidad de guanacos y covariables relacionadas con la productividad primaria y las intensidades de la ganadería y la cacería incorporando la correlación temporal, utilicé un modelo lineal mixto de tipo Poisson con el año como variable aleatoria (Laird y Ware 1982), función de enlace log (canónica) y predictor lineal correspondiente a un modelo de análisis de la varianza con covariables (STATA, Stata Corporation, 2011). Definí la variable respuesta como la densidad (**conteo**) de guanacos en función de las covariables (**EVI y ganado**) y de una variable de clasificación (**tratamiento**).

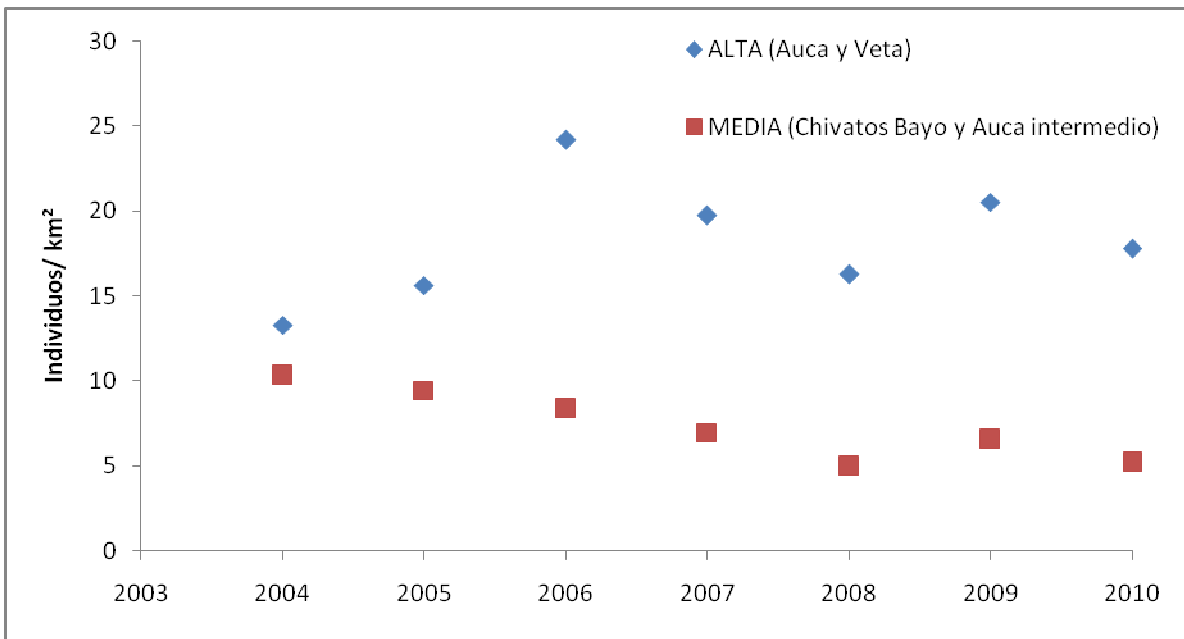
Para considerar la productividad primaria usé el índice mejorado de productividad de la vegetación (enhanced vegetation index: EVI en inglés) (Cap. 1), calculando el EVI promedio anual en IDRISI Taiga (Clark Labs). Consideré la abundancia relativa del ganado en base a la tasa de encuentro (número de animales observados por kilómetro) sobre las mismas transectas utilizadas para los guanacos. No estimé la densidad de ganado debido al bajo número de observaciones en las transectas.

3.3 Resultados

3.3.1 Densidad de guanacos y covariables

La densidad promedio anual para el período 2004-10 fue más alta en el tratamiento con alta restricción de caza (18.21 ind./ km², ES = 3.16), intermedia en el de media restricción de caza (7.39 ind./ km², ES = 3.09) Fig.1-a) y la más baja en Hamaca, Trapial y Negra (0.25 ind./ km², ES = 3.9) (Fig.1-b). Hubo variabilidad interanual en los sitios, pero durante el período considerado en este estudio las tendencias poblacionales no fueron significativas en ninguno de ellos, a diferencia de lo que ocurrió cuando se consideraron las densidades en un período más extenso (2002 a 2015, Cap. 2).

a)



b)

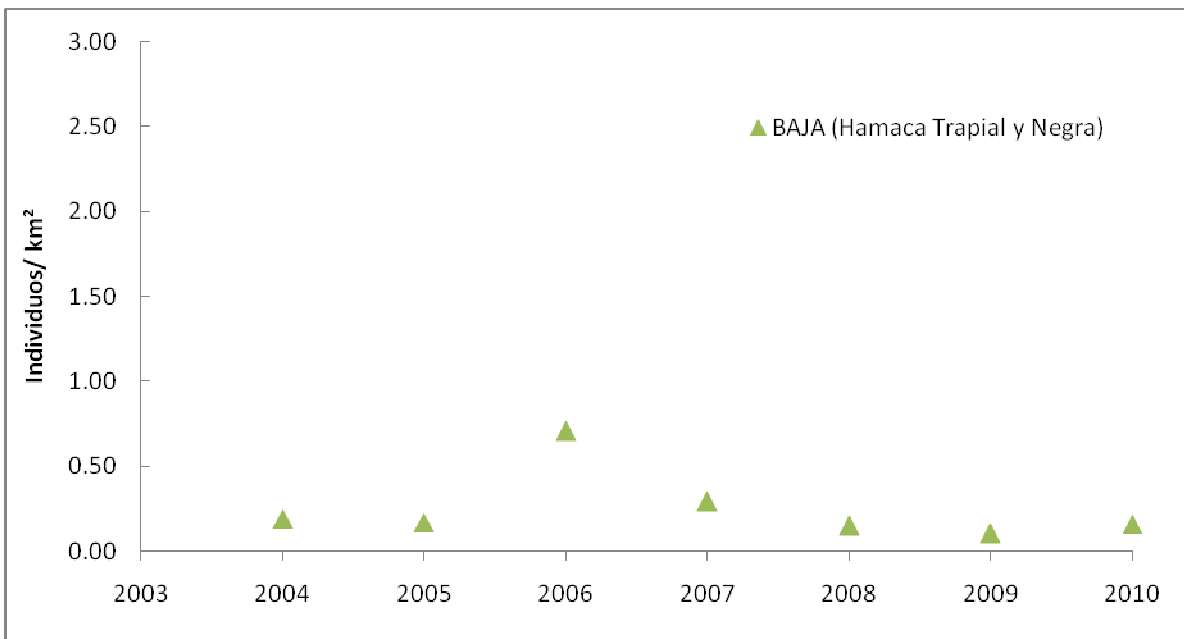


Figura 1. Densidad de guanacos (individuos/km²) estimada con DISTANCE 5.0 en sitios con a) alta (Veta y Auca superior, media (Chivatos, Bayo y Auca intermedio) y b) baja (Hamaca, Trapial y Negra) restricción de caza.

La productividad primaria tuvo un patrón general similar para todos los sitios, con un aumento del EVI en el año 2005 y luego una continua disminución hasta el año 2010 (Fig. 2). Los valores más altos de EVI fueron en los sitios con alta restricción de caza (Fig.2)

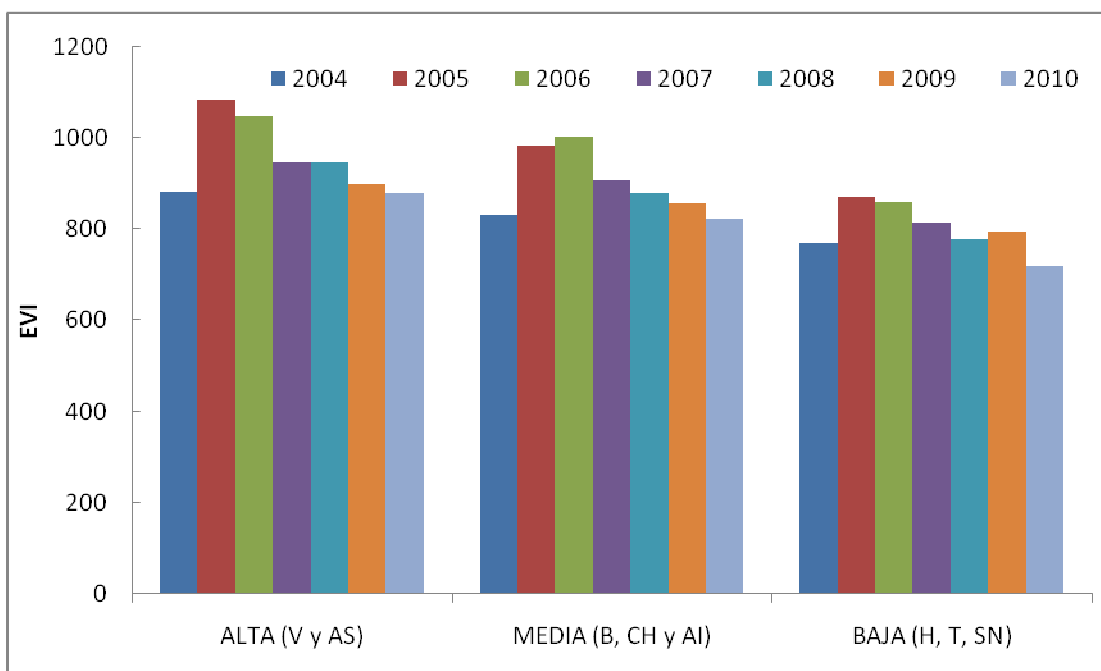


Figura 2. Productividad primaria anual (EVI) promedio durante 2004-2010 en áreas con alta (Veta y Auca superior), media (Bayo, Chivatos y Auca intermedio) y baja (Hamaca, Trapial y Negra) restricción de caza. V = Veta, AS = Auca superior, B = Bayo, CH = Chivatos, H = Hamaca, T = Trapial, SN = Negra.

La tasa de encuentro promedio de ganado fue de 2.48 ind./km, ES= 0.52 , se mantuvo baja (entre 0.24 ind./km, ES = 0.17 y 5.32 ind./km ES = 2.64) excepto para el año 2006 para el tratamiento con alta restricción de caza (14.24 ind./km, ES = 1.69) (Fig. 3).

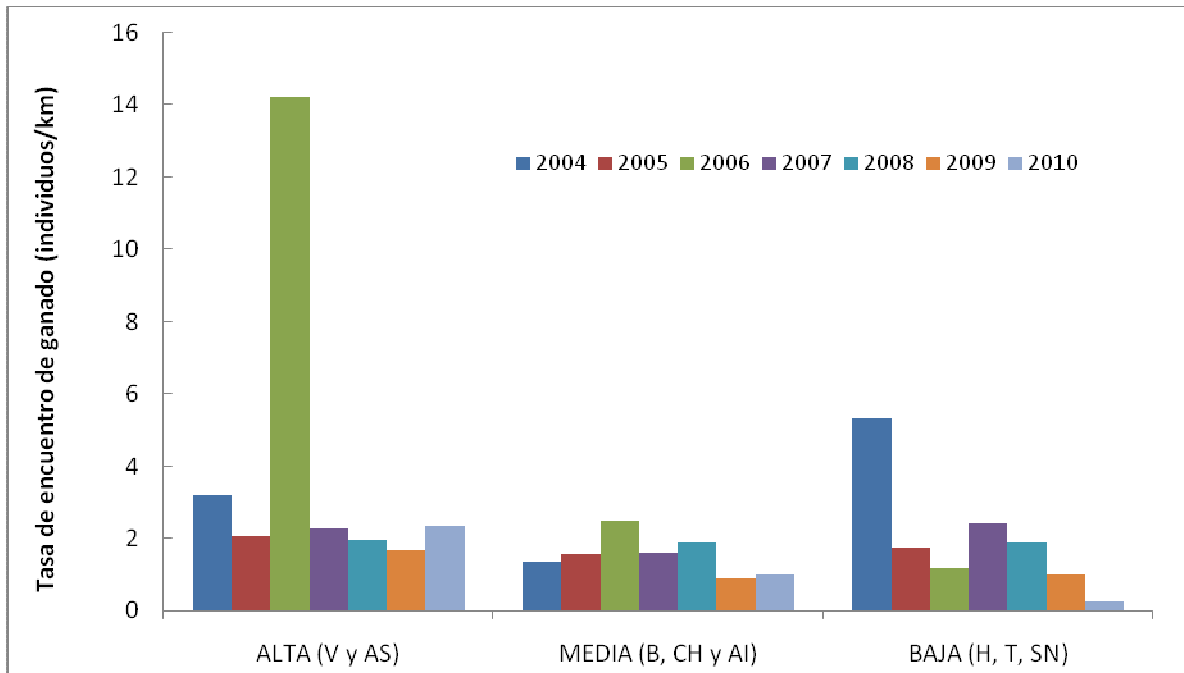


Figura 3. Tasa de encuentro de ganado durante 2004-2010 en áreas con alta (Veta y Auca superior), media (Bayo, Chivatos y Auca intermedio) y baja (Hamaca, Trapial y Negra) restricción de caza. V = Veta, AS = Auca superior, B = Bayo, CH = Chivatos, H = Hamaca, T = Trapial, SN = Negra.

3.3.2 Relación entre la densidad anual de guanacos y covariables

La regresión de Poisson mixta e intercepto aleatorio ajustó mejor a los datos que la regresión de Poisson común (Chi^2 Promedio = 130.38, g.l. = 1, $P=0.0000$), lo que indicó que fue necesario incluir al año de muestreo como factor aleatorio en el análisis. El análisis indicó que la productividad primaria (EVI) y la tasa de encuentro de ganado tuvieron asociaciones negativas con la densidad de guanacos y que hubo más guanacos en sitios con alta y media restricción de caza (Log likelihood = -145.1995, g.l. = 7, Wald Chi = 207.91, $p=0.0000$) (Tabla 1). Sin embargo, para ganado y EVI los coeficientes de la regresión fueron muy bajos, indicando que estas dos variables tuvieron escasa influencia sobre la densidad de guanacos.

Tabla 1. Asociación entre la densidad de guanacos y la densidad de ganado, productividad primaria y niveles de restricción de caza furtiva. Se indican los coeficientes de asociación, sus errores estándar, valores Z, probabilidades e intervalos de confianza 95% del modelo lineal mixto Poisson con el año de estudio como variable aleatoria, función de enlace log canónica y predictor lineal.

	Coefficientes	Error Est.	Z	p	95% Conf.	Interval
Covariable						
Ganado	0.0195	0.0018	6.48	0.000	0.0161	0.02299
EVI	0.0627	0.0097	11.12	0.000	0.0437	0.0816
Variable de clasificación						
Alta vs media	0.1436	0.1097	1.31	0.19	-0.0714	0.3586
Media vs baja	1.4814	0.5617	2.64	0.008	2.5821	0.3806
Alta vs baja	1.6249	1.5675	2.86	0.004	0.5126	2.7373

Los efectos de los tratamientos (restricción de caza, alta, media y baja) deben ser interpretados por su relación entre sí, por ser variables categóricas en una regresión mixta. Las dos relaciones significativas a un nivel de $\alpha < 0.05$ fueron la comparación entre media y baja ($P = 0.008$) y entre alta y baja restricción de caza ($P = 0.004$; Tabla 1), indicando que hubo significativamente más guanacos en los sitios con alta y media restricción de caza que en los sitios con baja restricción. No hubo diferencia significativa en densidad de guanacos entre sitios con alta y media restricción de caza ($P = 0.190$) (Tabla 1).

Discusión

Tanto la restricción de caza efectiva, lograda con los cierres de caminos y el aumento del contralor, como la productividad primaria (estimada a través del EVI) y la densidad relativa del ganado estuvieron asociados positivamente con la densidad de guanacos en el sitio de estudio. Sin embargo, la restricción de la caza furtiva fue el

factor que estuvo más fuertemente asociado con las variaciones en la densidad de guanacos a ésta escala de análisis. Hallé asociaciones significativas al comparar la densidad de guanacos en sitios con alta y media restricción de caza efectiva con los de baja restricción de caza (Tabla 1).

Estos resultados implican que hubo mayor densidad de guanacos en aquellos sitios donde los cierres de caminos y fortalecimiento del contralor lograron mantener bajos niveles de caza furtiva. De todas maneras, este resultado no puede ser considerado exclusivamente como un efecto de las medidas de restricción de caza realizadas durante mi estudio, ya que sitios con mayores densidades de guanacos desde el inicio de mi estudio podrían haber tenido una historia de menor acceso por parte de cazadores furtivos. El análisis presentado en este capítulo sólo confirma que los niveles actuales de restricción de caza están asociados con mayor intensidad con las densidades de guanacos que otros factores como la productividad primaria y la densidad de competidores. Esta conclusión complementa la información presentado por Pedrana et al. (2010) para Santa Cruz, donde se mostró un fuerte efecto sobre la presencia de guanacos tanto del ganado como de la distancia a centros poblados, presumiblemente desde donde proviene la mayoría de los cazadores furtivos. Los resultados de mi estudio indican que también la intensidad de la restricción de la caza furtiva afecta positivamente a las poblaciones de guanacos, sustentando la necesidad de invertir esfuerzos de manejo en dicha restricción.

Por otro lado la densidad de guanacos estuvo asociada positivamente con la productividad primaria (EVI), a diferencia de lo encontrado por Pedrana et al. (2010) en Santa Cruz para la presencia de guanacos. En mi estudio las densidades más altas de guanacos fueron estimadas en los sitios con mayor productividad primaria durante todo el período considerado en este capítulo. Esta diferencia podría estar asociada a un menor efecto negativo de la competencia con ganado en mi área de estudio que en Santa Cruz (ver abajo efecto de ganado). Contrariamente, en el análisis que realicé en el Capítulo 1 a una escala espacial más amplia que en el presente capítulo, la productividad primaria no estuvo asociada significativamente con la densidad de guanacos. Este diferente resultado puede deberse tanto a variaciones locales dentro del área de estudio como al período más corto en que se obtuvieron los datos del capítulo 1, lo que no permitió considerar variaciones interanuales en productividad y posiblemente redujo la potencia del análisis. Sin embargo, en un análisis a una escala de paisaje aún más amplio que el considerado en mi estudio, que incluyó mi área de estudio y un área adyacente del sur de Mendoza, la productividad primaria tampoco estuvo asociada significativamente con la distribución espacial del guanaco, aunque sí lo estuvo con la distribución del choique (*Rhea pennata*) (Rivas et al. 2015). Otros estudios han mostrado que la asociación entre la productividad primaria y la

distribución y abundancia de ungulados puede cambiar a distintas escalas espaciales, debido a factores sociales y comportamentales (Pettorrelli et al. 2009).

El ganado no afectó a la densidad del guanaco a la escala considerada en mi área de estudio, a diferencia de lo reportado por otros autores para quienes la competencia con el ganado parece ser la principal causante de las bajas densidades de guanacos en diferentes áreas de Patagonia (Baldi et al. 2001, Soto et al 2010, Moraga et al 2014; Schroeder et al. 2014). Probablemente la asociación positiva hallada entre guanacos y ganado en mi estudio esté relacionada con que ambos fueron más abundantes en sitios con mayor EVI, como se observó en el año 2006 (Figuras 1-a, 2 y 3). Estos resultados contrastan con los presentados en el Capítulo 1, donde se mostró que la densidad de ganado sí pareció tener un efecto negativo sobre la densidad de guanacos en un área más amplia que la considerada en este capítulo. Coincidentemente, la densidad de ganado fue la variable que más afectó a la distribución de guanacos en el estudio a escala de paisaje mencionado más arriba, que abarcó una extensión de 20.000 km² (Rivas et al. 2015).

La escasa influencia del ganado en el presente capítulo y las contradicciones con lo hallado a otras escalas pueden deberse simplemente a la escasa densidad de ganado que existe actualmente en el área de estudio. Se ha demostrado que la intensidad de la competencia interespecífica y sus efectos sobre las poblaciones que interactúan en cada caso depende fuertemente de la densidad relativa de las especies competidoras (Begon et al. 2006). La tendencia declinante en la abundancia de ganado durante las décadas anteriores a mi estudio (Cap. 1) pareció perdurar durante el mismo y fue acompañada por el gradual abandono de los campos y el fuerte aumento de la extracción de hidrocarburos. La baja densidad actual de ganado en mi área de estudio fue de 9.4 (chivas y ovejas)/km² (INDEC-CNA 2008, www.estadisticaneuquen.gob.ar) y puede ser el principal factor que determina su escaso impacto en la densidad de guanacos, a diferencia de lo que sucede en otros sitios de Patagonia con altas cargas ganaderas como noreste de Chubut (4 a 80 ovejas/km², Baldi et al. 2001), y Tierra del Fuego (11 a 50 ovejas/km², Moraga et al. 2014).

Por otro lado, al haber considerado en mi análisis densidades de guanacos y factores antrópicos y naturales estimados durante siete años, el modelo que obtuve de las asociaciones entre estas variables fue más robusto que el presentado en el capítulo 1 y que el reportado por Rivas et al. (2015), que consideró datos de un solo año de muestreos. Según mis resultados la caza furtiva sería el principal factor que explica la abundancia de guanaco a la escala de 4.000 km² considerada. Esta conclusión podría servir de base en la planificación de medidas de remediación (como restricción de la cacería a través del cierre de los caminos petroleros y el fortalecimiento del contralor).

Estas medidas favorecerían además la recuperación de la vegetación y de otras especies como la mara (*Dolichotis patagonum*) y el choique que también están hoy en día limitadas en su distribución por la alta densidad de caminos petroleros a la escala espacial de 20.000 km² (Rivas et al. 2015). Un estudio previo donde se redujo la presión de caza sobre ungulados concluyó que para una mejor recuperación poblacional es preferible focalizar el esfuerzo de cierre de acceso por cazadores en sitios puntuales que puedan ser bien controlados, aunque beneficien a áreas más pequeñas, en vez de dispersar el esfuerzo en áreas demasiado extensas (Steinmetz et al. 2010).

Los resultados del capítulo 3 complementan las principales conclusiones del capítulo 2 en cuanto a la evaluación de las tendencias en la densidad de guanacos en cada uno de los sitios de estudio. Los dos sitios (Veta y Auca Superior) en donde se logró mantener una presión de caza furtiva baja a través de un conjunto de factores combinados (esfuerzo de contralor alto, cierres de caminos efectivos y mantenidos en el tiempo, bajo impacto de cacería local por parte de los pobladores, lejanía de las localidades principales), fueron los que mostraron aumentos de densidad de guanacos durante el estudio. Por lo tanto todas las medidas que fortalezcan la restricción efectiva de caza, como el cierre de caminos existentes, minimizar la apertura de nuevos caminos por parte de empresas petroleras, aumentar el contralor de manera permanente controlando tanto los accesos de cazadores externos y la caza por parte de familias locales serían las medidas prioritarias, mientras que en esta zona no sería necesario reducir la cantidad de ganado para contribuir a la conservación del guanaco

Conclusiones generales

Las diferentes escalas temporales y espaciales abordadas en esta tesis así como la integración entre variables poblacionales y de comportamiento me permitieron comenzar a comprender el funcionamiento de una población de guanacos sometida por décadas a intensa cacería y participar en el diseño y aplicación de medidas de conservación experimentales en base a ese conocimiento. Mis resultados indican que el efecto indirecto de la actividad petrolera y de las actividades derivadas, como la cacería por los caminos abiertos, parece ser el principal factor que influye la abundancia, la estructura social y el comportamiento de esta población de guanacos del norte de Patagonia. En el caso del reclutamiento, los cambios de largo plazo (25 años) muestran que el disturbio por la caza furtiva no ha llevado a una reducción sustancial, mientras que las variaciones de corto plazo (1 a 5 años) podrían estar siendo influenciadas, al igual que otras poblaciones estudiadas, por cambios interanuales en las precipitaciones que afectan a la productividad primaria.

Las respuestas que documenté en la población de guanacos durante el período de restricción del acceso de cazadores furtivos pueden sintetizarse en tres grupos, en base a la aparente velocidad de recuperación de cada variable. En primer lugar, las respuestas comportamentales parecen haber sido las más rápidas (5-10 años), ya que tanto en sitios de esfuerzo de restricción de caza alto como intermedio hubo un aumento en la distancia de acercamiento hasta que se produce la reacción de escape, algo no observado en los sitios de esfuerzo bajo de restricción. En segundo lugar, la densidad poblacional respondió en un lapso parecido al de la reacción de escape en dos de los sitios con mayor esfuerzo de restricción de caza, pero no respondió en los otros sitios con esfuerzo similar. Sin embargo, no puedo descartar que la falta de respuesta en la densidad en estos últimos sitios no se deba a la persistencia de caza por pobladores locales. Por último, las variables de estructura social (tamaño de grupos y proporción de solitarios) parece ser las de respuesta más lenta, pues no han mostrado signos de recuperación hacia los niveles que tenía esta población 25 años antes.

Sorprendentemente existen escasos estudios a nivel global que hayan analizado los impactos de la caza furtiva sobre poblaciones de ungulados a escalas espaciales y temporales amplias para entender los cambios que ocurren en variables poblacionales y comportamentales. Algunos de los estudios mejor documentados son los realizados en caribúes durante períodos de 20 a 40 años, que han permitido entender cambios que se producen tanto a nivel individual, como los de tipo comportamental o

fisiológicos, como cambios demográficos (Vors et al. 2007, Vistness y Nelleman 2007, Johnson y St-Laurent 2005).

En mi tesis logré producir información de campo sobre las poblaciones de guanacos sometidas a caza y además puse a prueba un enfoque experimental para favorecer su recuperación. Este enfoque experimental incluyó: 1) una etapa inicial (2002 a 2004) durante la cual recolecté información biológica y sobre intensidad de caza furtiva en diferentes sitios, 2) el diseño de una acción de restricción de caza en cinco sitios experimentales y tres sitios control, 3) la implementación de esta acción de restricción y 4) el monitoreo de la efectividad de la acción y de la respuesta de diversas variables biológicas a la intervención.

El mayor desafío de mi tesis fue la implementación de la acción de restricción de caza a través del cierre de caminos petroleros. Esta implementación requirió mi trabajo (y el de otros miembros de mi grupo de investigación) junto a dos actores imprescindibles para que pudiera concretarse. Por un lado, requirió la colaboración con técnicos y funcionarios de la Dirección Provincial de Áreas Naturales Protegidas de la provincia de Neuquén para hacer que las propuestas técnicas de restricción se transformaran en un programa de dicha agencia y que fuera propuesto a la empresa petrolera responsable de implementarla. Estas gestiones se desarrollaron durante todo el año 2005, parte de 2006 y nuevamente en 2010.

Esta experiencia reafirma los beneficios de la colaboración entre investigadores, agencias de gobierno local y la industria en el diseño e implementación de acciones de conservación. En el norte de la Patagonia esta mitigación de los efectos de la caza furtiva fue parcialmente exitosa porque los investigadores proporcionamos datos sobre los impactos indirectos de la exploración de hidrocarburos y pudimos hacer sugerencias acerca de dónde y cómo mitigarlos, el gobierno hizo cumplir las leyes existentes en materia de mitigación de los impactos de la industria y la empresa petrolera proporcionó los recursos necesarios para hacerlo. Como otros autores han reconocido (por ejemplo Suárez et al. 2009, Berger y Beckmann 2010), este tipo de esfuerzos de colaboración son esenciales para minimizar los impactos ambientales y sociales de actividades extractivas de gran escala como la hidrocarburífera.

Para terminar, incluyo una serie de recomendaciones técnicas para poder replicar esta experiencia donde sea necesario y contribuir a mitigar los efectos de la caza furtiva y otros efectos indirectos de la apertura de caminos:

- 1) Las acciones de cierre de caminos de exploración indica que los montículos y zanjas (descritos en capítulo 1) son efectivos para impedir el acceso de vehículos a lo largo de líneas sísmicas, si bien el cierre se debe ser reforzado cada 2-4 años, dependiendo

de la intensidad del viento y la precipitación, para evitar que se vuelva transitable por vehículos 4X4.

2) Solicitar a las empresas responsables que además de cerrar los caminos en desuso, con la metodología sugerida, se proceda a la escarificación de al menos los primeros 100 metros de los caminos para favorecer la recuperación de la vegetación y hacer permanentes los cierres de caminos.

3) El aumento de contralor en simultáneo con las acciones de cierres parece ser clave para la reducción de la cacería. Se debe mantener y fortalecer el nivel de contralor, tanto en intensidad de patrullaje como su logística, priorizando aquellos sitios más vulnerables a la caza furtiva.

4) Trabajar en conjunto con pobladores locales para que apoyen y se beneficien con las acciones de cierre de caminos en desuso.

5) Monitorear la efectividad de los métodos de restricción de caza furtiva y a las poblaciones blanco a largo plazo para evaluar potenciales recuperaciones.

6) Generar pautas para la minimización de la apertura y exigencia de cierre de caminos generados por actividades hidrocarburíferas y otros grandes emprendimientos para que los gobiernos regionales puedan regular apropiadamente las actividades de las empresas.

BIBLIOGRAFÍA

ALLRED, B.B.W., SMITH W.K., TWIDWELL D., HAGGERTY, J. H., RUNNING S. W., NAUGLE D. E. & FUHLENDORF S. D. (2015) Ecosystem services lost to oil and gas in North America. *Science*, 348(6233), 401-402.

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

BALDI, R., CAMPAGNA, C. & SABA, S. (1997) Abundancia y distribución del guanaco (*Lama guanicoe*), en el NE del Chubut, Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4, 5–15.

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

BALDI, R. D., de LAMO, M. FAILLÁ., P. FERRANDO, M. FUNES, P. NUGENT, S. PUIG, S. RIVERA & J. VON THÜNGEN. 2006. Plan Nacional de Manejo del Guanaco. Anexo I de la Resolución 477/2006. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires. Argentina. [http:// www.medioambiente.gov.ar](http://www.medioambiente.gov.ar)

BALDI, R., WALKER, S., FERRANDO, P., FAILLA, M., & Carmanchahi, P. (2010) Guanaco Management in Patagonian Rangelands : A Conservation Opportunity on the Brink of Collapse. En Cap. 10: Johan du Toit, Richard Kock and James Deutsch (eds.) In *Wild Rangelands: Conserving Wildlife While Maintaining Livestock in Semi-Arid Ecosystems*. Wiley-Blackwell Publishing, 266-290.

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

BARRI, F., MARTELLA, M. & NAVARRO, J. (2008) Effects of hunting, egg harvest and livestock grazing intensities on density and reproductive success of lesser rhea *Rhea pennata pennata* in Patagonia: implications for conservation. *Oryx*, 42, 607–610.

BECKMANN J. P., MURRAY. K., SEIDLER R. G., BERGER J. (2012) Human-mediated shifts in animal habitat use: Sequential changes in pronghorn use of a natural gas field in Greater Yellowstone. *Biological Conservation*, 147, 222–233.

BEGON, M. TOWNSEND CR & JL HARPER (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Scientific Publications, London 759 pp.

BELSKY, A.J. & BLUMENTHAL, D.M. (1997) Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forest of the interior west. *Conservation Biology*, 11, 315-327

BENÍTEZ-LÓPEZ, A., ALKEMADE R., & VERWEIJ, P.A. (2010) The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* 143, 1307-1316.

BERGER, J. & BECKMANN, J. P. (2010) Sexual predators, energy development, and conservation in greater Yellowstone. *Conservation Biology*, 24, 891–6.

BONACIC, C. 2002, MACDONAL, D. W., GALAZ, J. & SILBY, R. M. (2002) Density dependence in the camelid *Vicugna vicugna*: the recovery of a protected population in Chile. *Oryx*, 36 (2), 118-125.

BRODIE, J.F., MUNTIFERING, J. HEARN, M., LOUITIT, B., LOUITIT, R. BRELL, B., PREEZ, P., & SMITH, D.H. (2011) Population recovery of black rhinoceros in north-west Namibia following poaching. *Animal Conservation*, 1993, 1-9.

BRUNER, A.G., GULLISON, R.E., & BALMFORD, A. (2004) Financial costs and shortfalls of managing and expanding protected area systems in developing countries. *BioScience*, 54, 1119–1126.

BUCKLAND, S.T., ANDERSON, D.R., BURNHAM, K.P., LAAKE, J.L., BORCHERS, D.L. & THOMAS, L. (2001) *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford, UK.

BUCKLAND, S. T., BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., LAAKE, J. L., BORCHERS, D. L. & STRINDBERG S. (2002) Distance Sampling. In *Encyclopedia of Environmetrics* (eds A.H. El-Shaarawi & W.W. Piegorsch), vol. 1, pp. 544–552. John Wiley and Sons, Chichester.

BURGI, M.V., MARINO, A., RODRÍGUEZ, M.V., PAZOS, G., & BALDI, R. (2011) Response of guanacos *Lama guanicoe* to changes in land management in Península Valdés, Argentine Patagonia: conservation implications. *Oryx*, 2011, 1-7. Available at: http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0030605311000214.

CARO, T. (1999) Demography and behaviour of African mammals subject to exploitation. *Biological Conservation*, 91(1) 91-97.

CARO, T. (2007) Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 22(8), 394-400.

CARO, T. (2008) Decline of large mammals in the Katavi-Rukwa ecosystem of western Tanzania. *African Zoology* 43(1), 99-116.

CAUGHLEY, G. & SINCLAIR, A.R.E. (1994) *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

CLARK LABS. 2009. IDRISI 16: Taiga Edition. Clark University, Worcester, MA, USA.

CHEHÉBAR, C., NOVARO, A., IGLESIAS, G., WALKER, S., FUNES, M., & TAMMONE M. (2013) Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia. ErreGé y Asociados imprenta.

COHEN J. (1994) The Earth is round ($p < .05$) *American Psychologist*, 49 (12), 997-1003

COURCHAMP, F.T., CLUTTON-BROCK, T.H. & GRENFELL, B.T. (1999) Inverse density dependence and Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 405–410.

DE BOER, H.Y., VAN BREUKELEN, L., HOOTSMANS, M.J.M., VAN WIEREN, S.E. (2004) Flight distance in roe deer *Capreolus capreolus* and fallowdeer *Dama dama* as related to hunting and other factors. *Wildlife Biology*, 10 35–41.

DONADIO, E. & BUSKIRK, S. (2006) Flight behavior in guanacos and vicuñas in areas with and without poaching in western Argentina. *Biological Conservation*, 127(2), 139-145.

DYER, S. J., O'NEILL, J. P., WASEL, S. M., & BOUTIN, S. (2001) Avoidance of industrial development by Woodland Caribou. *Journal of Wildlife Management*, 65 (3), 531-542.

HOFFMANN, J. P. (2004) *Generalized Linear Models: an Applied Approach*. Brigman Young University. Pearson Education Inc.

FAHRIG, L. & RYTWINSKI, T. (2009) Effects of Roads on Animal Abundance: an Empirical Review and. *Ecology and Society*, 14(1) 1-21.

FISCHER, F., LINSENMAYER, K.E. (2006) Changing social organization in an ungulate population subject to poaching and predation – the kob antelope in National Park, Côte d'Ivoire (*Kobus kob kob*) in the Comoe. *Zoology*, 285-292.

FIORI, S. M. & ZALBA, S. M. (eds.) (2000) *Plan de Manejo Reserva Provincial Auca Mahuida (Neuquén)*. Secretaría de Estado del COPADE y Consejo Federal de Inversiones, Neuquén, Argentina.

FIORI, S. M. & ZALBA, S. M. (2003) Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1261–1270.

FRANKLIN, W. L. (1983) Contrasting sociologies of South American's wild camelids: The vicuña and guanaco. En: *Advances in the Study of Mammalian Behavior* (eds J. F.

Eisember & D.G. Kleiman), 7, pp. 573–629. The American Society of Mammalogists Special Publication.

GONZALEZ, A., NOVARO A., FUNES, M., PAILACURA, O. & WALKER S. (2012) Mixed-breed guarding dogs reduce conflict between goat herders and native carnivores in Patagonia. *Human-Wildlife Interaction*, 6, 327-334.

GONZÁLEZ, A. (2004) Estimación de abundancia de guanacos (*Lama guanicoe*) en el sur de Neuquén utilizando un método calibrado de conteo aéreo. Tesis de grado presentada en el Centro Universitario Bariloche, 46 pp.

GROOM, M.J., MEFFE, G.K. & CARROLL, C.R. (2006) *Principles of conservation biology*. 3rd edn. Sinauer Associates, New York. pp. 699.

HEBBLEWHITE, M. (2011) Effects of Energy Development on ungulates. En Cap. 5. *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America*. Edited by David E Naugle, Foreword by Mark S. Boyce. Island Press Washington-Covelondon, pp. 344.

HECNAR, S.J., & M'CLOSKEY, R.T. (1998) Effects of human disturbance on five-lined skink, *Eumeces fasciatus*, abundance and distribution. *Biological Conservation* 85, 213-222.

HOBBS, R. J. (2001) Synergisms among Habitat Fragmentation, Livestock Grazing, and Biotic Invasions in Southwestern Australia. *Conservation Biology*, 15 (6) 1522-1528.

INSTITUTO ARGENTINO DEL PETROLEO Y EL GAS. (2012). Estadísticas interactivas de petróleo y gas. Buenos Aires, Argentina, <www.iapg.org.ar>. Accessed June 28, 2012.

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADISTICA Y CENSOS. 1991, 2001Y 2010. Resultados provinciales de los censos de 2001 1991 y 2010 y Censo Nacional Agropecuario CNA 2008 Buenos Aires, Argentina, <<http://www.indec.gov.ar/>>. Accessed January 27, 2011.

ISENBERG, A.C. (2000) *The Destruction of the Bison: An Environmental History, 1750–1920*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

JOBÁGY, E.G., SALA, O.E. & PARUELO, J.M. (2002) Patterns and control of primary production in the Patagonian steppe: a remote approach. *Ecology*, 83, 307–319.

JOBIN, W. (2003) Health and equity impacts of a large oil project in Africa. *Bulletin World Health Organization*, 81, 420–426.

JOHNSON, D. (2002). The importance of replication in wildlife Research. *Journal of Wildlife Management*, 66 (4), 919-932.

- JOHNSON C. J., y St-Laurent, M. H. (2011) Unifying Framework for Understanding Impacts of Human Developments on Wildlife. En Cap. 3. Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America. Edited by David E Naugle, Foreword by Mark S. Boyce. Island Press Washington-Covelo-London, pp. 344.
- KAUFFMAN, J., & PYKE, D. (2001). Range ecology, global livestock influences. In: Levin, S. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, pp. 3352.
- KAZMAIER R.T., HELLGREN, E.C., RUTHVEN III D.C., & SYNATZSKE (2001) Effects of grazing on the demography and growth of the Texas tortoise. *Conservation Biology* 15, 1091-1101.
- LAIRD, N. M. y Ware. J. H. (1982) Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics* 38: 963–974.
- LAURANCE, W.F., CROES, B.M., TCHIGMOUMBA, L., LAHM, S.A., LONSO, A., LEE, M.E. ET AL. (2006) Impacts of roads and hunting on central African rainforest mammals. *Conservation Biology*, 20, 1251–1261.
- LEÓN, R.J.C., BRAN, D., COLLANTES, M., PARUELO & SORIANO, A. (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8, 125–144.
- LOPES, M.A. & FERRARI, S.F. (2000) Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology*, 14 (6), 1658-1665.
- MACE, G.M., BALMFORD, A., (2000) Patterns and processes in contemporary mammalian extinctions. In: Entwistle, A., Dunstone, N. (Eds.), *Priorities for the Conservation of Mammalian Diversity: Has the Panda had its Day?* Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 27–52.
- MARES, M.A. & OJEDA, R.A. (1984) Faunal commercialization as a factor in South American rarefaction. *Bioscience*, 34, 580–584.
- MARINO, A. (2010) Costs and benefits of sociality differ between female guanacos living in contrasting ecological conditions. *Ethology*, 116 999–1010.
- MARINO, A. & BALDI, R. (2008) Vigilance patterns of territorial guanacos (*Lama guanicoe*): the role of reproductive interests and predation risk. *Ethology*, 114, 413–423.
- MARINO, A., PASCUAL M, & BALDI R. (2014) Ecological drivers of guanaco recruitment: variable carrying capacity and density dependence. *Oecologia*. DOI: DOI 10.1007/s00442-014-2965-z

- McCULLOUGH, D.R. (1979) *The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species*. University Michigan Press, Ann Arbor.
- McLOUGHLIN, P. D., DZUS, E., WYNES, B., & BOUTIN, S. (2003) Declines in populations of Woodland Caribou. *Journal of Wildlife Management*, 67, 755–761.
- MICHEL, M. E. (2003) *Impacto de picadas y caminos en el Area Natural Protegida Auca Mahuida*. Tesis de Maestría, Universidad del Comahue, Neuquén, Argentina.
- MORAGA, C., FUNES, M., PIZARRO, C., BRICEÑO, C., & NOVARO A. (2014) Effects of livestock on guanaco density, movements and habitat selection in a forest-grassland mosaic in Tierra del Fuego, Chile. *Oryx*, 49, 30-41.
- MURTAUGH P.A. (2007) Simplicity and complexity in ecological data analysis. *Ecology*, 88 (1), 56-62.
- NAUGLE, D. (2011) *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America*. Edited by David E Naugle, Foreword by Mark S. Boyce. Island Press Washington-Covelo-London, pp. 344.
- NELLEMANN, C. (2003) Progressive impact of piecemeal infrastructure development on wild reindeer. *Biological Conservation*, 113(2) 307-317.
- NOVARO, A. J., REDFORD, K. H., & BODMER. R. E. (2000) Effect of Hunting in 626. Source-Sink Systems in the Neotropics. *Conservation Biology* 14(3):713-721. 627.
- NOVARO, A. J., M. C. Funes, and R. S. Walker (2005) An empirical test of 630. source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 631. 42(5):910-920.
- PEDRANA J., A. Rodríguez, J. Bustamante, A. Travaini, J. I. Zanón Martínez (2009) Failure to estimate reliable guanaco sex-ratios from road-survey data. *Canadian Journal of Zoology*, 87, 886-894
- PEDRANA, J., BUSTAMANTE, J., TRAVAINI, A. & RODRÍGUEZ, A. (2010) Factors influencing guanaco distribution in southern Argentine Patagonia and implications for its sustainable use. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3499–3512.
- PERES, C. A. (2010) Overexploitation. *Conservation Biology*. (Iucn 2007), 107-130.
- PERES, C.A. & LAKE, I.R. (2003) Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology*, 17, 521–535.
- PETTORELLI, N., BRO-JØRGENSEN J., DURANT S.M., BLACKBURN T., & CARBONE C. (2009) Energy availability and density estimates in African ungulates. *The American naturalist*, 173 (5), 698-704.

- POLIS, G.A., SEARS, A.L.W., HUXEL, G.R., STRONG, D.R., & MARON, J. (2000) When is a trophic cascade a trophic cascade? *Tree*, 15(11), 473-475.
- PROSA (1988) *El Deterioro del Ambiente en la Argentina (suelo-agua-vegetación-fauna)*. FECIC, p. 497. Buenos Aires, Argentina.
- PUCHETA, E., CABIDO, M., DÍAZ S., & FUNES, G. (1998) Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19, 97-105.
- PUIG, S., FERRARIS, G., SUPERINA, F. & VIDELA, F. (2003) Distribución de densidades de guanacos (*Lama guanicoe*) en el norte de la Reserva La Payunia y su área de influencia (Mendoza, Argentina). *Multiequina*, 12, 37–48.
- PUIG, S., VIDELA F., CONA M., & ROIG V. (2008) Habitat use by guanacos (*Lama guanicoe*, Camelidae) in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43 (1), 1-9.
- RABINOWITZ, D., CAIRNS, S. & DILLON, T. (1986) Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Pp 182-204 En: ME SOULE (editor). *Conservation biology-the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- RADOVANI, N.I., FUNES, M.C., WALKER, R.S., GADER, R., & NOVARO, A.J. (2014) Guanaco *Lama guanicoe* numbers plummet in an area subject to poaching from oil-exploration trails in Patagonia. *Oryx*, 49(1), 42-50.
- RAEDEKE, K. J. (1979) *Population dynamics and socioecology of the guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile*. PhD thesis, University of Washington, Seattle.
- REMIS M. J., y KPANAU J.B. (2010) Primate and ungulate abundance in response to multi-use zoning and human extractive activities in a Central African Reserve. *African Journal of Ecology*, 49, 70-80.
- REY, A., NOVARO, A. J., SAHORES, M. & GUICHÓN, M. L. (2012) Demographic effects of live shearing on a guanaco population. *Small Ruminant Research*, 107, 92-100.
- RIVAS, L.F., NOVARO, A.J., FUNES, M.C., WALKER, R.S. (2015) Rapid Assessment of Distribution of Wildlife and Human Activities for Prioritizing Conservation Actions in a Patagonian Landscape. *PLOS one*, 1-20. DOI:10.1371/journal.pone.0127265 June.
- ROBICHAUD, W., MARSH, C.W., SOUTHAMMAKOTH, S., & KHOUNTHIKOUMMANE, S. (2001) Review of the national protected area system in Lao PDR. Lao-Swedish Forestry Programme. Department of Forestry, Vientiane.

SABA, S., DE LAMO, D. & PUIG, S. (1995) Dinámica poblacional del guanaco. pp. 71–84. In *Técnicas para el Manejo del Guanaco* (ed. S. Puig), UICN.

SARNO, R.J. (1999) Maternal expenditure in the polygynous and monomorphic guanaco: suckling behavior, reproductive effort, yearly variation, and influence on juvenile survival. *Behavioral Ecology*, 10 (1), 41-47.

SCHROEDER, N.M., MATTEUCCI, S.D., MORENO, P.G., GREGORIO, P., OVEJERO, R., TARABORELLI, P., & CARMANCHAHI, P. D. (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), 1-12.

SORENSEN, T., MCLOUGHLIN, P. D., HERVIEUX, D., DZUS, E., NOLAN, J., WYNES, B. & BOUTIN, S. (2008) Determining Sustainable Levels of Cumulative Effects for Boreal Caribou, *The Journal of Wildlife Management*, 900–90.

SUÁREZ, E., MORALES, M., CUEVA, R., UTRERAS BUCHELI, V., ZAPATA-RÍOS, G., TORAL, E. ET AL. (2009) Oil industry, wild meat trade and roads: indirect effects of oil extraction activities in a protected area in north-eastern Ecuador. *Animal Conservation*, 12, 364–373.

SKALSKI, J.R., RYDING, K. E., & MILLSAUGH, J. (2005) *Wildlife Demography: Analysis of Sex, Age, and Count Data*. Elsevier Academic Press. Burlington, USA pp. 636.

STANKOWICH, T. (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141 (9), 2159-2173.

STEINMETZ, R., CHUTIPONG, W., SEUATURIEN, N., CHIRNGSAARD, E., & KHAENGHETKARN, M. (2010) Population recovery patterns of Southeast Asian ungulates after poaching. *Biological Conservation*, 143 42-51.

SOTO, N. (2010) Distribución y abundancia de la población de guanacos (*Lama guanicoe*, Muller 1776) en el área agropecuaria de Tierra del Fuego (Chile) y su relación de carga animal con la ganadería ovina. Diploma de Estudios Avanzados. Universidad Internacional de Andalucía. Punta Arenas, Chile.

TAYLOR, A.R., & KNIGHT, R.L. (2003) Behavioral responses of wildlife to human activity: terminology and methods, *Wildlife Society Bulletin*, 31, 1263–1271.

TRAVAINI, A., ZAPATA, S.C., & BUSTAMANTE, J. (2015) Guanaco abundance and monitoring in Southern Patagonia: distance sampling reveals substantially greater numbers than previously reported. *Zoological Studies*, 54:23. DOI 10.1186/s40555-014-0097-0.

VERA, C., SILVESTRI, G., LIEBMANN, B. & GONZÁLEZ P. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letters*, 33, 2–5.

VISTNES, I., & NELLEMAN, C. (2007) The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. *Polar Biology*, 31(4), 399-407.

VORS L.S., Schaefer J. A., Pond B. A, Rodgers A.R., Patterson B.R. (2007) Woodland Caribou Extirpation and Anthropogenic Landscape Disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management*, 71(4):1249-1256. Available at: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.2193/2006-263>.

WEIR, B.J. (1974) The tuco-tuco and plains vizcacha. Symposium of the Zoological Society of London 34, 113-130.

WHITE, E.P., ERNEST S.K.M., KERKOFF A.J., & ENQUIST B.J. (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 323-330.

YOUNG, J. K. & FRANKLIN, W. L. (2004) Territorial fidelity of male guanacos in the Patagonia of southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 85, 72–78.

YACKULIC, CH. B., STRINDBERG, S., MAISELS, F. & BLAKE, S. (2011) The spatial structure of hunter access determines the local abundance of forest elephants (*Loxodonta africana cyclotis*). *Ecological Applications*, 21, 1296–1307.

ZAR, J. H. (1996) *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, N. Jersey.

ZUBILLAGA, M., SKEWES, O., RABINOVICH, J.E., & COLCHERO, F. (2014) Bayesian Inference on the Effect of Density Dependence and Weather on a Guanaco Population from Chile. *PLOS one*, 1-17.

APÉNDICE

Figura A. Distancia de acercamiento hasta escape (m) en gráficos de caja indicando mediana (raya punteada), media (raya negra) y percentiles durante el período previo (2004-5) y durante (2006-10) la restricción de caza en los diferentes sitios de muestreo.

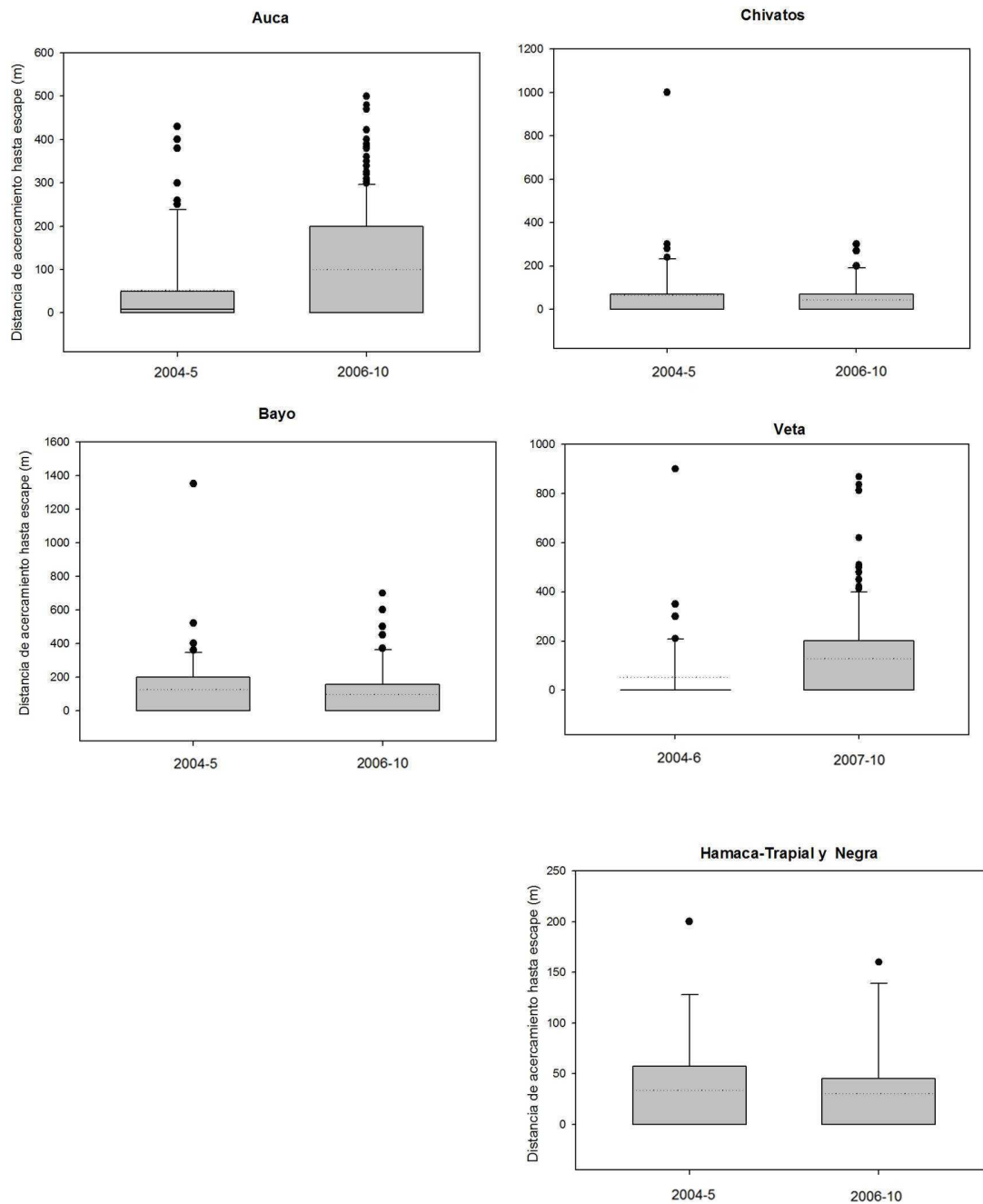


Figura B. Tamaño de grupo familiares (número de individuos por grupo) en gráficos de caja indicando la mediana (raya punteada), media (raya negra) y percentiles en los sitios de estudio en 2002-2010.

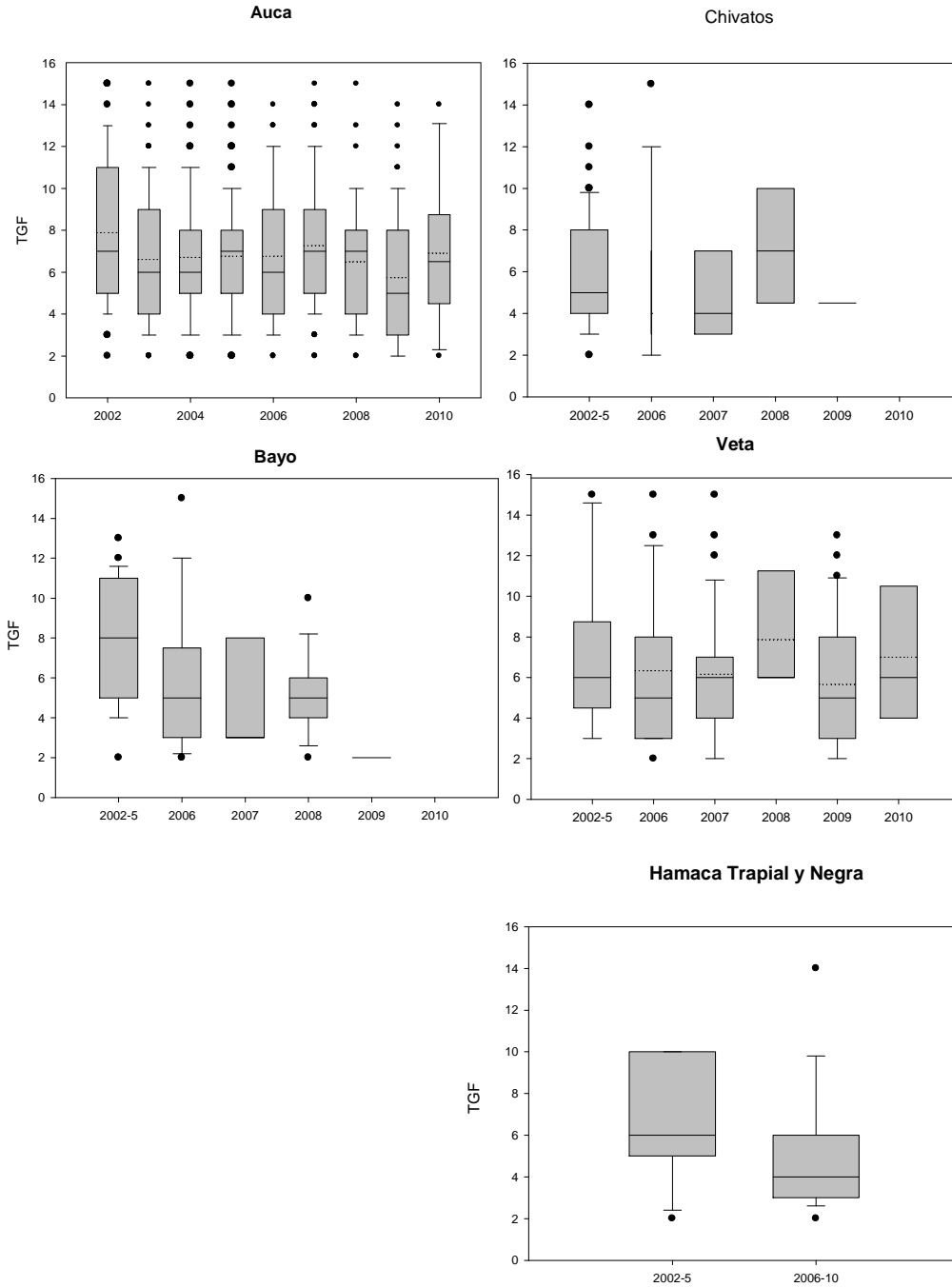


Figura C. Tamaño de grupo de solteros (número de individuos por grupo de solteros) en gráficos de caja indicando la mediana (raya punteada), media (raya negra) y percentiles en los sitios de estudio en 2002-2010.

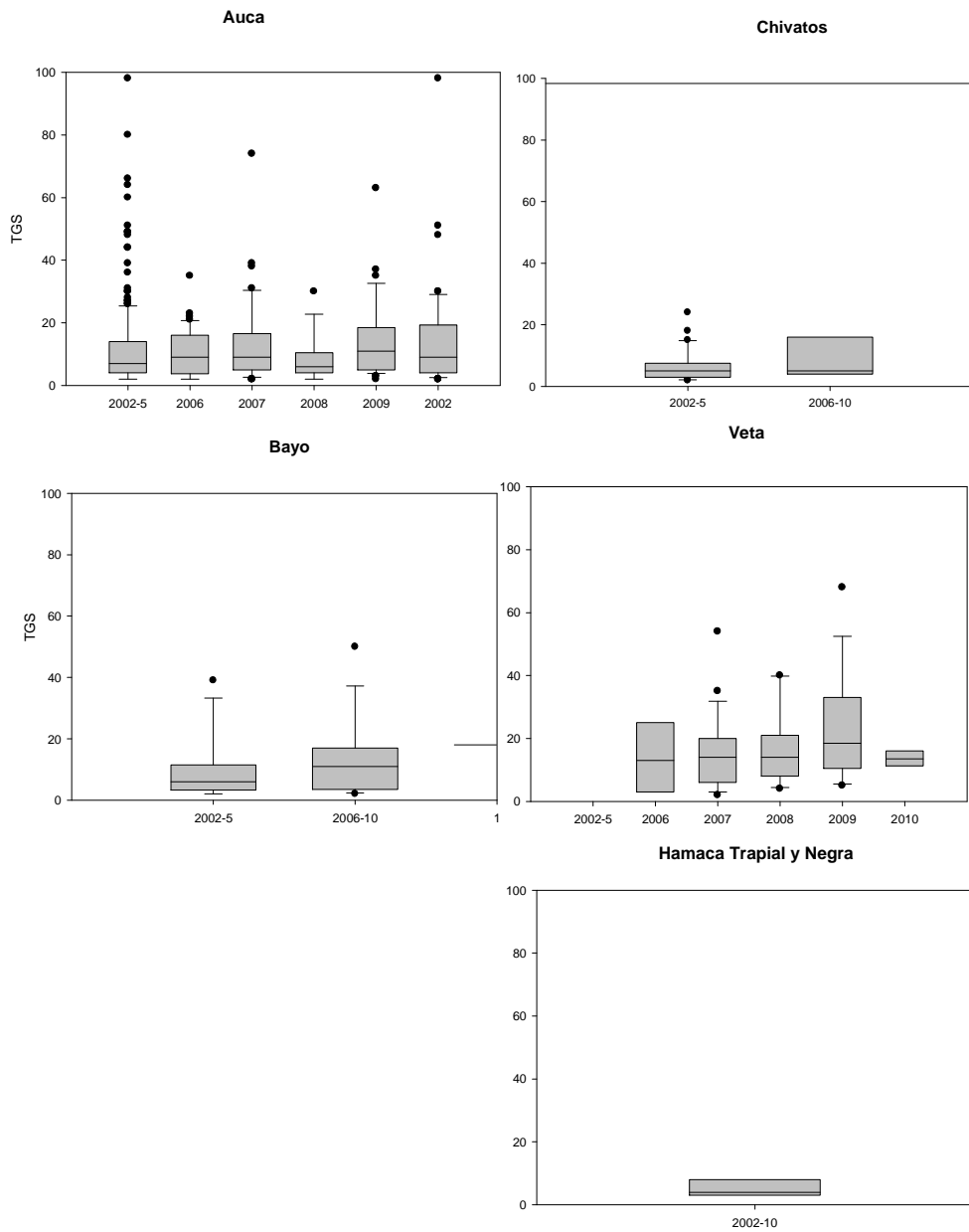
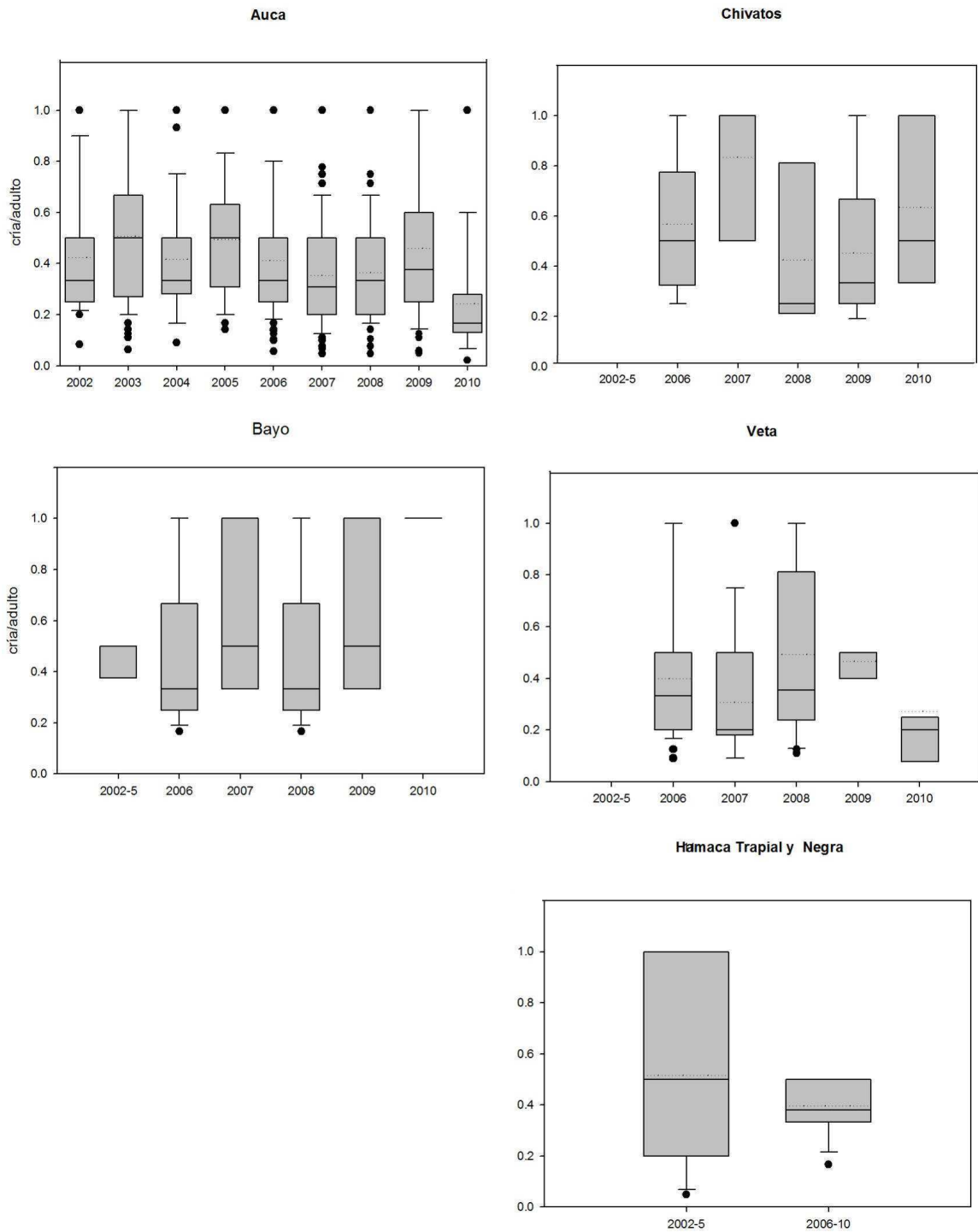


Figura D. Proporción de crías por adulto en grupos familiares presentada en gráficos de caja indicando la mediana (raya punteada), media (raya negra) y percentiles en los diferentes sitios de estudio en 2002-2010



AGRADECIMIENTOS