

Traducción del manuscrito enviado para su publicación al Journal of Applied Ecology el 4 de julio de 2019, aceptado el 7 de octubre del mismo año.

El guanaco como chivo expiatorio del sobrepastoreo por ganado en Patagonia Sur

Andrea Marino^{a*}, Victoria Rodríguez^a, Natalia Schroeder^b

a. Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

b. Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

*Andrea Marino

IPEEC-CONICET

Bvd. Brown 2915, - Puerto Madryn, Chubut, Argentina

marino@cenpat-conicet.gob.ar

Resumen

1. En un artículo recientemente publicado en el Journal of Applied Ecology, Oliva et al. concluyen que las existencias ganaderas actuales están ajustadas a la capacidad de carga de los pastizales Patagónicos luego de décadas de reducción de carga, pero que la sobrepoblación de guanacos estaría alterando ese equilibrio. Los autores sostienen que, a menos que el número de guanacos sea controlado, sus poblaciones reducirán el forraje disponible para el ganado y afectarán negativamente a los pastizales. Consideramos que el análisis de cargas presentado en dicho artículo es errado y amerita revisión, y que las conclusiones presentadas carecen de sustento empírico.

2. Cuando la distribución espacial de los herbívoros es contemplada en el análisis propuesto por Oliva et al., las existencias ganaderas exceden ampliamente la capacidad de carga de los pastizales bajo pastoreo, indicando que el sobrepastoreo por animales domésticos aún continúa.

3. La evidencia teórica y empírica sobre regulación por productividad primaria (bottom-up) y exclusión competitiva contradice la supuesta sobrepoblación de guanacos y la hipotética reducción de forraje para el ganado.

4. Aún si se redujeran las poblaciones de guanacos, la degradación de los pastizales y la merma en la producción ganadera no se revertirían ya que sus principales causas, la sobrecarga ganadera y distribución heterogénea del pastoreo, continúan operando.

5. Síntesis y aplicaciones: Los modelos sobre-simplificados con escasa visión ecológica pueden derivar en conclusiones erróneas y decisiones de manejo equivocadas. La inferencia incorrecta de que las existencias ganaderas Patagónicas están ajustadas a la capacidad de carga aportaría a la consolidación del actual sobrepastoreo por ganado al restar incentivos para la mejora de las prácticas de manejo. En cuanto al guanaco, una especie conflictiva en un contexto desfavorable, la cosecha orientada a una reducción poblacional sin un fundamento claro amenaza la viabilidad de sus poblaciones y las iniciativas genuinas de diversificación productiva. Si se pretende estimar la capacidad de carga conjunta en sistemas con múltiples herbívoros, identificar los verdaderos factores

responsables de los procesos de degradación y optimizar el uso sustentable de los pastizales Patagónicos, es indispensable contemplar los procesos ecológicos relevantes, como los relativos a la partición de nicho, la exclusión competitiva y la regulación poblacional de los herbívoros involucrados.

Introducción

Recientemente, se publicó un artículo titulado “Remotely-sensed primary productivity shows that domestic and native herbivores combined are overgrazing Patagonia” en el *Journal of Applied Ecology*. En dicho artículo, Oliva et al. (2019) proponen un método para estimar la capacidad de carga (CC) de los pastizales patagónicos y comparan las estimaciones resultantes con las existencias ganaderas y de guanacos disponibles en distintos reportes. Los autores concluyen que luego de décadas de ajuste de cargas ganaderas, la presión de pastoreo ha llegado a un equilibrio con la CC pero, en las provincias de Chubut y Santa Cruz las poblaciones de guanacos habrían alterado ese balance en las últimas dos décadas. Finalmente, los autores afirman que, a menos que los números de guanacos se controlen, reducirán el forraje para el ganado, incrementarán la mortalidad de herbívoros y degradarán los pastizales. Compartimos con los autores la preocupación por la degradación de los pastizales Patagónicos pero consideramos que el análisis de cargas de herbívoros presentado es incorrecto, y que las especulaciones sobre el supuesto impacto del guanaco contradicen la teoría ecológica y la evidencia empírica disponible. El objetivo de este artículo es mostrar que la información disponible sobre distribución espacial desmiente el supuesto básico sobre el que se apoya el modelo de Oliva et al, el cual asume que cada especie tiene acceso exclusivo al forraje disponible estimado. Asumiendo que la estimación de forraje consumible realizada por estos autores es confiable, cuando la distribución espacial de guanacos y ganado es contemplada en el análisis, el escenario resultante es substancialmente distinto al indicado originalmente, cuestionando seriamente las conclusiones proclamadas. En este artículo, presentamos un breve resumen de la evidencia disponible que desafía las afirmaciones de Oliva et al.

respecto de los roles respectivos del guanaco y de la ganadería en la crisis actual. Finalmente, sugerimos una serie de aspectos ecológicos que deberían tenerse en cuenta para mejorar el desempeño de los estimadores de CC en sistemas con múltiples herbívoros.

Existencias ganaderas y forraje: lejos del equilibrio

Según la Tabla 3 y el equivalente en Unidades Animal (UA) utilizado en Oliva et al. (2019), en 2015 la Provincia de Chubut era capaz de soportar 644.000 UA y Santa Cruz 474.000 UA. Las existencias ganaderas reportadas para ese año fueron 744.210 (referidas a 208.328 km²) en Chubut y 448.620 UA (referidas a 222.636 km²) en Santa Cruz. De acuerdo a estos números, los autores concluyen que la cantidad de herbívoros domésticos estaría levemente por encima (Chubut) o por debajo (Santa Cruz) de la CC estimada, habiendo alcanzado un equilibrio con los recursos forrajeros luego de seis décadas de sobrepastoreo y ajuste de carga forzado. Pero ahora los guanacos estarían alterando ese balance.

Sin embargo, como Oliva et al. mencionan previamente, las existencias ganaderas en Chubut y Santa Cruz declinaron a fines del siglo pasado y muchos productores abandonaron sus campos. Para el año 2015, al menos 30.000 km² en Chubut (Carcamo, Llanos & Muñoz 2016) y más de 100.000 km² en Santa Cruz correspondían a establecimientos abandonados (Oliva *et al.* 2017). Esta última provincia además tiene 2.764 km² de estepas en áreas protegidas sin ganado (<https://sib.gob.ar>). Este hecho refuta el supuesto básico sobre el cual se sostiene el modelo presentado por Oliva et al. respecto a que cada herbívoro tiene acceso exclusivo al forraje, y cuestiona la validez de las conclusiones presentadas. Por ejemplo, respecto a Santa Cruz, la gran mayoría de los 100.000 km² del área abandonada (aproximadamente 400 establecimientos) se encuentra ubicada en el Distrito Central (Andrade 2012), permitiendo estimar el exceso real de carga ganadera según los métodos propuestos en el artículo. La CC reportada para Santa Cruz para el año 2015 fue 474.000 UA. Sin embargo, restando el forraje consumible correspondiente a los 102.764 km² del Distrito Central que se encuentran libres de ganado

y que producen 67 kg MS.ha⁻¹ (215.160 UA convertidos a unidades de CC), deja solo 258.840 UA disponibles para el resto del área a la cual el ganado tiene acceso (119.872 km²). Consecuentemente, si en 2015 las existencias ganaderas totales en Santa Cruz eran 448.620 UA, teniendo en cuenta el área efectivamente ocupada por el ganado y utilizando el método propuesto por Oliva et al., nuestro análisis muestra un exceso de ganado del 73% (Tabla 1). Consecuentemente el sobrepastoreo doméstico no sólo continua presente, sino que estaría operando a niveles insustentables.

Tabla 1: Áreas con y sin ganado, capacidad de carga (CC), existencias ganaderas y sobrepastoreo doméstico correspondiente a Santa Cruz y Chubut en 2015, basado en los valores reportados por Oliva et al. 2019. Sobrepastoreo doméstico= 100*(existencias ganaderas-CC)/CC.

Provincia		Área (km ²)	CC (UA)	Existencias ganaderas(UA)	Sobrepastoreo doméstico (%)
Santa Cruz	Área con ganado	119.872	258.840	448.620	73
	Área sin ganado	102.764	215.160		
	Área total	222.636	474.000	448.620	
Chubut	Área con ganado	179.031	582.660	744.210	28
	Área sin ganado *	29.297	61.340		
	Área total	208.328	644.000	744.210	

*Para calcular este área consideramos solo el 50% del área correspondiente a campos sub-ocupados según lo propuesto por Cárcamo et al. (2016).

El mismo procedimiento puede aplicarse a la provincia de Chubut (Tabla 1) que ya se mostraba con sobrecarga ganadera en el análisis original. El resultado muestra un incremento en el sobrepastoreo por ganado de 15 a 28%. Entonces, no se observa un balance entre las existencias ganaderas y los recursos forrajeros como afirman los autores sino una combinación de áreas degradadas que fueron abandonadas y áreas que todavía se encuentran bajo una intensa presión de pastoreo por ganado, presumiblemente

sufriendo el mismo proceso de degradación. La magnitud de las diferencias entre nuestros resultados y los de Oliva et al. amerita una revisión detallada de las relaciones entre los números de herbívoros y la disponibilidad de forraje a escalas espaciales pertinentes para realizar diagnósticos acertados y derivar recomendaciones de manejo debidamente fundamentadas.

Distribución espacial, heterogeneidad del pastoreo doméstico y acceso al forraje

Respecto a los guanacos, asumir que tienen el mismo acceso al forraje que el ganado contradice la vasta evidencia empírica disponible. El enfoque de Oliva et al. omite conceptos ecológicos esenciales como la exclusión competitiva y la partición de nicho, y los principios básicos que rigen las interacciones entre ungulados domésticos y silvestres, así como el potencial para la competencia. El Principio de Exclusión Competitiva sostiene que “si dos especies competidoras coexisten, lo hacen como resultado de la diferenciación de nicho. Si dicha diferenciación no ocurre o es impedida por el ambiente, entonces una especie va a eliminar o excluir a la otra” (Begon, Townsend & Harper 2006). Los guanacos fueron los herbívoros dominantes en los ecosistemas áridos sudamericanos, con una población estimada en 30-50 millones de individuos antes de la colonización europea (Raedeke 1979). Luego de que el ganado ovino fuera introducido masivamente en Patagonia, las poblaciones de guanacos declinaron drásticamente debido a la competencia directa, la degradación del hábitat y la caza excesiva. La reducción poblacional fue tan intensa que en 1993 CITES exigió a las autoridades argentinas el cese de la cosecha comercial. Los guanacos persistieron en hábitats marginales o áreas protegidas. Desde entonces se ha documentado una gran cantidad de evidencia sobre la exclusión competitiva del guanaco por parte del ganado. A escala regional o de paisaje, la relación inversa entre las densidades de guanacos y de ovinos ha sido reportada en numerosos estudios, con los ovinos ocupando las áreas más productivas y los guanacos desplazados a hábitats marginales (Baldi, Albon & Elston 2001; Pedrana *et al.* 2010). Según el relevamiento de abundancia (Bay Gavuzzo *et al.* 2015) citado por Oliva et al., la densidad poblacional en el Distrito Central de Santa Cruz era de 6,62 guanacos.km⁻² donde, como se mencionó previamente, 102.764 km² están libres de ganado. Entonces, al

menos 680.298 guanacos, 50% de los 1.359.000 guanacos estimados para Santa Cruz estarían ocupando los campos abandonados. La proporción de la población de guanacos de Santa Cruz ocupando la zona sin ganado asciende al 74% si se consideran las estimaciones revisadas por pares de Travaini et al. (2015). Entonces, en lugar de tener cada herbívoro un acceso exclusivo al forraje como asumieron los autores, existe un claro condicionamiento de la distribución espacial de cada especie y por lo tanto de su acceso al forraje total consumible.

Los estudios realizados a escalas espaciales menores tampoco apoyan la hipótesis de que la población de guanacos restante (luego de dar cuenta de la que ocupa los campos abandonados) utilice el forraje destinado al ganado. Además de la sobreestimación generalizada de la CC por parte de los productores patagónicos (Golluscio, Deregibus & Paruelo 1998), el pastoreo heterogéneo resultante de las preferencias dietarias o de hábitat por parte del ganado o de sus restricciones fisiológicas, ha sido señalado como una de las principales causas de la degradación de los pastizales y de las pérdidas en la producción ganadera (Tanaka *et al.* 2007). En Patagonia la división de la tierra a finales del siglo XIX, y la disposición de los cuadros internos, se basó en principios geométricos en lugar de en consideraciones ecológicas, y la heterogeneidad del paisaje fue ignorada durante el proceso (Ormaechea *et al.* 2019). Debido a la concentración del ganado en los sitios preferidos, los cuadros suelen presentar una combinación de áreas intensamente pastoreadas y generalmente degradadas, y áreas sub-utilizadas (Valentine 1947; Cingolani *et al.* 2008). La distribución de las aguadas y el tamaño de los cuadros son típicos determinantes de la heterogeneidad del pastoreo doméstico (Oñatibia & Aguiar 2018). Los sitios sub-utilizados resultan menos impactados y han sido identificados como refugios para la fauna silvestre, particularmente para aquellas especies cuyos hábitats han sido modificados por el pastoreo doméstico o que son superadas competitivamente por el ganado (Saba *et al.* 1995; Fuhlendorf & Engle 2001). Consistentemente, al evaluar la distribución espacial de los guanacos en establecimientos ganaderos, éstos se ubicaron mayormente en áreas alejadas de las aguadas donde la presencia de ovinos es poco frecuente (Saba *et al.* 1995; Rodríguez, Marino & Schroeder 2018), o restringiendo su

distribución en presencia de ganado a áreas evitadas por los herbívoros domésticos, como lomas altas (Iranzo *et al.* 2013) o áreas alejadas de los puestos rurales (Schroeder *et al.* 2013). Adicionalmente, el tamaño del cuadro fue el mejor predictor de la abundancia de guanacos en Península Valdés, con tasas de encuentro crecientes en los cuadros más grandes (Nabte *et al.* 2013), de acuerdo a lo esperado según el efecto de refugio mencionado previamente. Estos resultados, consistentes a distintas escalas espaciales, apoyan la idea de que el guanaco sólo puede aprovechar el forraje que queda fuera del alcance del ganado. En áreas en las que la diferenciación de nicho es restringida por las características del ambiente y el nicho efectivo del ganado se solapa completamente con el nicho fundamental del guanaco, los guanacos están virtualmente ausentes, como fue confirmado en las estepas gramíneas ubicadas al Sur de Península Valdés (Baldi, Campagna & Saba 1997; Nabte *et al.* 2013). Raedeke (1979) llegó a la misma conclusión en Tierra del Fuego hace 40 años, incluyendo otras dimensiones del nicho. Además, la “liberación ecológica” (Begon, Townsend & Harper 2006) luego de la remoción del ganado fue también documentada, confirmado la exclusión competitiva del guanaco desde un enfoque de procesos (Burgi *et al.* 2012).

De acuerdo con el proceso de exclusión competitiva descrito, que parece haber modulado la abundancia y distribución de los guanacos desde la introducción del ganado, parece improbable que las poblaciones de guanacos comiencen a crecer hasta reducir el forraje disponible para éste ya que no parecen capaces de superar competitivamente a los herbívoros domésticos. Tiene más sentido hipotetizar que, como son capaces de sobrevivir con forraje de baja calidad y habitar áreas degradadas que ya no pueden sostener la ganadería extensiva, las poblaciones de guanaco han crecido durante los últimos años reocupando las áreas vacantes luego del cese de la actividad ganadera. Al pasar por alto la partición de nicho se desperdicia la oportunidad de optimizar la utilización del pastizal implementando esquemas de producción diversificados, incluyendo herbívoros domésticos y silvestres, aprovechando sus respectivas adaptaciones.

Regulación poblacional y riesgo de sobrepastoreo por guanacos

La (discutible) falta de depredadores emerge de manera recurrente cuando el sector ganadero demanda la reducción de la supuesta sobrepoblación de guanacos, incluso argumentando que ninguna especie de herbívoro puede regularse sin depredación. Esta declaración desconoce 60 años de debate sobre la importancia relativa de los depredadores y la productividad primaria en la regulación de las poblaciones de herbívoros (Kay 1998). Actualmente, se acepta que los procesos basados en la productividad primaria o bottom-up son la regla básica, sobre todo para los herbívoros más grandes, mientras que las especies menores pueden estar reguladas por productividad primaria, por depredación, o por una combinación de ambas (Hopcraft, Olf & Sinclair 2010). El depredador natural del guanaco es el puma (*Puma concolor*) que es un felino solitario y territorial, con una dieta generalista y con una capacidad limitada de regular poblaciones de presas de media o alta densidad (Hornocker 1970), incluyendo a los guanacos (Novaro & Walker 2005). Entonces, desde la perspectiva de las características del depredador, es improbable que la estepa Patagónica haya evolucionado bajo una regulación del tipo top-down.

Errington (1956) postuló que, comparado con el rol básico de la territorialidad, la depredación representa un fenómeno secundario en la regulación de la población de la presa. En contraste con especies no territoriales que a veces pueden sobre-poblar un área por largos períodos de tiempo y dañar el ambiente, los guanacos presentan un sistema territorial notorio, ligado a su inusual sistema de apareamiento, la poliginia por defensa recursos (Franklin 1983). Bajo condiciones de dispersión regulares, como las que operan a través de la mayor parte de la Patagonia, las relaciones entre la cantidad y calidad de forraje y el comportamiento territorial resultan en una limitación de la densidad poblacional por debajo de los valores predichos por la disponibilidad de alimento (Franklin 1983; Marino, Rodríguez & Pazos 2016).

Entonces, bajo la hipótesis de regulación top-down, las poblaciones de guanacos sin manejo extractivo ni depredación significativa crecerían excesivamente, sobrepastoreando los pastizales, lo que en última instancia provocaría el colapso de sus

poblaciones. Una hipótesis alternativa, consistente con el conocimiento disponible, es que la dinámica entre guanacos y vegetación evolucionó bajo un proceso bottom-up mediado por territorialidad, en el que la interacción entre la disponibilidad de forraje y los rasgos comportamentales resultan en un ajuste activo de la densidad poblacional promoviendo un pastoreo relativamente moderado y homogéneo, independientemente de la presión de depredación. La limitación de la densidad por debajo de la CC resultante de la defensa de recursos debilita la predicción de Oliva et al. respecto de que los guanacos sin manejo extractivo sobrepasarían la CC en los años secos y resalta la necesidad de respaldar esta afirmación con evidencia directa de sobrepastoreo por guanacos.

Entre los numerosos ejemplos con sustento empírico que apoyan la alternativa de regulación bottom-up cabe mencionar un estudio realizado en un área protegida localizada en Chubut donde se observó que, luego de una recuperación substancial de la vegetación a partir de la remoción del ganado y a pesar del crecimiento de la población de guanacos alcanzando la mayor densidad de la zona, no se encontró ninguna evidencia compatible con un deterioro de la vegetación en más de 10 años de monitoreo (Pazos, Rodríguez & Blanco 2017). En este sitio la población de guanacos está estabilizada por debajo de la CC evaluada in situ por cosecha de forraje (Marino, Rodríguez & Pazos 2016). Otros estudios han reportado estados de la vegetación contrastantes dentro de un mismo cuadro, con sitios sobre-pastoreados usados intensamente por ganado ovino en áreas cercanas a las aguadas mientras que los sitios utilizados por los guanacos permanecieron bien conservados (Saba *et al.* 1995). También, es pertinente resaltar que en el Distrito Central de Santa Cruz, que concentra los establecimientos abandonados y con el 50-74% de la población de guanacos de la provincia, y donde el proceso de degradación progresiva sugerido por Oliva et al. debería ser evidente, se observa una tendencia nula o ligeramente positiva en los índices verdes durante el periodo 2000-2014 (Gaitán, Bran & Azcona 2015). Por el contrario, a la fecha no estamos al tanto de trabajos científicos revisados y publicados donde los guanacos hayan sido encontrados responsables de la degradación de la vegetación.

Por las razones expuestas, los argumentos teóricos y empíricos desmienten la idea de regulación por depredación en favor de una regulación por productividad primaria mediada por la defensa territorial de los recursos forrajeros. Sobre la base de las características anti-herbivoría de la vegetación, actualmente se considera que los guanacos han sido una fuerte presión de selección para las plantas de la estepa Patagónica, apoyando definitivamente la alternativa de regulación por productividad primaria y resaltando el rol de sus vastas poblaciones en la co-evolución de los guanacos y la vegetación (Lauenroth 1998; Adler *et al.* 2004). Por lo tanto parece improbable que el pastoreo por guanacos se convierta repentinamente en una amenaza para la integridad de los pastizales Patagónicos.

Implicancias para el manejo y la conservación

La estimación de la CC en los sistemas con múltiples herbívoros es un asunto complejo y difícilmente puedan incluirse todos los aspectos relevantes en un abordaje aplicado, pero para poder realizar predicciones confiables, los supuestos de los modelos utilizados deben ser coherentes con el conocimiento empírico. A pesar de que Oliva *et al.* reconocen varias de las cuestiones resaltadas en esta nota en la sección de discusión del artículo original, los autores omiten dichos aspectos en el planteo inicial, asumen un escenario irreal y aun así derivan recomendaciones de manejo sin advertir sobre las limitaciones de su análisis. Los métodos sobre- simplificados que omiten aspectos ecológicos esenciales pueden derivar en conclusiones erróneas con implicancias decisivas en términos de políticas de manejo, como que las cargas de ganado están ajustadas mientras que los guanacos amenazan al equilibrio ecosistémico. En lugar de utilizar combinaciones lineales de abundancias y peso corporal, un enfoque de mínima para estimar la CC conjunta debería incluir además la distribución espacial de cada especie y sus condicionantes, contemplando explícitamente la segregación espacial, las preferencias dietarias y cualquier variación estacional relevante en las variables de interés. Pero sobre todo, cualquier método propuesto debería estar respaldado por una validación de campo directa de los índices de cosecha y umbrales de sobrepastoreo previo a derivar recomendaciones de manejo extractivo sobre una especie nativa conflictiva bajo una

premisa teórica de exceso poblacional. Oliva et al. sostienen que la cosecha comercial garantizaría la conservación de la especie pero la historia de explotación de las poblaciones de guanaco en Argentina pone en duda dicha generalización. Los planes de manejo inminentes orientados a reducir rápidamente los números de guanacos, los intentos del gobierno de desarrollar nuevos mercados para sus productos, la incapacidad para controlar la caza ilegal y la debilidad institucional de la Argentina reavivan el riesgo de sobreexplotación sobre las poblaciones recientemente recuperadas y amenazan a los intentos genuinos de diversificación productiva basados en esquila en silvestría o cosecha sustentable. Es por esto que las recomendaciones sobre la necesidad de cosecha para control poblacional deben estar sólidamente justificadas.

Como se mencionó anteriormente, la evidencia teórica y empírica contradice la idea de que las poblaciones de guanaco amenacen la integridad de los pastizales o la producción ganadera. Sin embargo, aún si los guanacos fueran erradicados, a menos que las prácticas ganaderas cambien, los factores que provocan la degradación y las pérdidas de producción (i.e. pastoreo heterogéneo y sobrecarga ganadera) continuarían operando. Los gobiernos de Santa Cruz y de la Nación Argentina han desplegado grandes esfuerzos económicos y políticos durante los últimos años en intentos de reformar el marco legal actual y permitir la reducción del número de guanacos, en lugar de promover una mejora en los esquemas de manejo ganadero. Un estudio sobre las percepciones de los ganaderos santacruceños reveló que aunque el 75% detectaba problemas de pastoreo heterogéneo en sus cuadros, no parecían considerarlo lo suficientemente importante como para tomar medidas al respecto; y que el sistema ganadero extensivo en Patagonia Sur continua bajo un esquema de mínima intervención sobre el paisaje, al igual que en sus comienzos (Ormaechea *et al.* 2019), con productores que raramente logran percibir los efectos nocivos de sus propias prácticas de manejo (Andrade 2012). Como sugiere Ormaechea et al. (2019), a menos que las instituciones de transferencia de tecnología comiencen a ayudar a los productores y tomadores de decisiones a evaluar correctamente la importancia relativa de los factores que afectan negativamente a la producción, es

improbable que se logre superar la actual crisis ganadera y revertir los procesos de degradación que afectan a los pastizales patagónicos.

Referencias

- Adler, P., Milchunas, D., Lauenroth, W., Sala, O. & Burke, I. (2004) Functional Traits of Graminoids in Semi-Arid Steppes: A Test of Grazing Histories. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 653-666.
- Andrade, L. (2012) Producción y ambiente en la Meseta Central de Santa Cruz, Patagonia austral en Argentina: desencadenantes e impacto de la desertificación. *Ambiente y Desarrollo XVI*, **30**, 73-92.
- 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.
- Bay Gavuzzo, A., Gaspero, P., Bernardos, J., Pedrana, J., de Lamo, D. & Von Thungen, J. (2015) Distribución y densidad de guanacos (*Lama guanicoe*) en la Patagonia. Informe de relevamiento 2014-2015. Ediciones INTA.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th edn. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Burgi, M., Marino, A., Rodríguez, V., Pazos, G. & Baldi, R. (2012) Response of guanacos to changes in land management in Península Valdés, Argentine Patagonia. Conservation implications. *Oryx*, **46**, 99-105.
- Carcamo, M., Llanos, E. & Muñoz, M. (2016) Problemática de los campos desocupados; y la incidencia de la predación del ganado ovino y caprino en la meseta central de la provincia del Chubut XVIII Jornadas Nacionales de Extensión Rural y X del Mercosur. Universidad Nacional del Comahue, Cinco Saltos.
https://drive.google.com/file/d/0B0E4Si_YfAFHVzF1RjhRUEJYSGc/view.
- Cingolani, A., Noy Meir, I., Renison, D. & Cabido, M. (2008) La ganadería extensiva, es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? . *Ecología Austral*, **18**, 253-271.
- Errington, P.L. (1956) Factors limiting higher vertebrate populations. *Science*, **124**, 304-307.
- Franklin, W.L. (1983) Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. *American Society of Mammalogy, Special publication* **7**, 573-628.
- Fuhlendorf, S.D. & Engle, D.M. (2001) Restoring heterogeneity on rangelands: Ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *BioScience*, **51**, 625-632.
- Gaitán, J., Bran, D. & Azcona, C. (2015) Tendencia del NDVI en el período 2000-2014 como indicador de la degradación de tierras en Argentina: ventajas y limitaciones. *Agriscientia*, **32**, 83-93.
- Golluscio, R.A., Deregibus, V.A. & Paruelo, J.M. (1998) Sustainability and range Management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, **8**, 265-284.
- Hopcraft, J.G., Olf, H. & Sinclair, A.R. (2010) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends Ecol. Evol.*, **2**, 119-128.
- Hornocker, M.G. (1970) An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs*, **21**.

- Iranzo, E.I., Traba, J., Acebes, P., González, B.A., Mata, C., Estades, C.F. & Malo, J.E. (2013) Niche Segregation between Wild and Domestic Herbivores in Chilean Patagonia. *Plos ONE*, **8**, e59326. .
- Kay, C.E. (1998) Are Ecosystems Structured from the Top-Down or Bottom-Up: A New Look at an Old Debate. *Wildlife Society Bulletin*, **26**, 484-498.
- Lauenroth, W. (1998) Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecologia Austral*, **8**, 211-215.
- Marino, A., Rodríguez, V. & Pazos, G. (2016) Resource-defense polygyny and self-limitation of population density in free-ranging guanacos. *Behavioral Ecology*, **27** 757-765.
- Nabte, M., Marino, A., Rodríguez, V., Monjeau, A. & Saba, S. (2013) Range management affects native ungulate populations in Península Valdés, a World Natural Heritage. *PlosONE*, **8**, e55655. doi:55610.51371/journal.pone.0055655.
- Novaro, A.J. & Walker, S.R. (2005) Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in the Patagonian Steppe. *Large carnivores and biodiversity conservation* (eds J.C. Ray, K.H. Redford, R.S. Steneck & J. Berger), pp. 267-287. Island Press.
- Oliva, G., García, G., Ferante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P. & Gaitan, J. (2017) Estado de los Recursos Naturales Renovables de la Patagonia Sur Extra-andina. pp. 66. INTA Centro Regional Patagonia Sur. <http://ciencia.chubut.gov.ar/wp-content/uploads/2019/03/Estado-de-los-Recursos-Naturales-Renovables-en-Patag.-Sur-Extrandina.pdf>.
- Oñatibia, G.R. & Aguiar, M.R. (2018) Paddock Size Mediates the Heterogeneity of Grazing Impacts on Vegetation. *Rangeland Ecology and Management*, **71**, 470-480.
- Ormaechea, S.G., Peri, P.L., Cipriotti, P.A. & Distel, R.A. (2019) El cuadro de pastoreo en los sistemas extensivos de Patagonia Sur. Percepción y manejo de la heterogeneidad. *Ecologia Austral*, **29**, 166-176.
- Pazos, G.E., Rodríguez, M.V. & Blanco, P.D. (2017) Vegetación terrestre: descripción, monitoreo y relación con los herbívoros. *Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés: 10 años conservando el patrimonio natural y cultural de la Península Valdés, Patagonia Argentina* (eds D.E. Udrizar-Sauthier, G.E. Pazos & A. Arias). Fundación Vida Silvestre Argentina- CONICET.
- Pedrana, J., Bustamante, J., Travaini, A. & Rodriguez, A. (2010) Factors influencing guanaco distribution in southern Argentine Patagonia and implications for its sustainable use. *Biodiversity and Conservation*, **On line**.
- Raedeke, K.J. (1979) Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. PhD, University of Washington.
- Rodríguez, M.V., Marino, A. & Schroeder, N. (2018) Guanaco and livestock grazing distribution. An ecological approach for estimates of total receptivity and stocking rates in mixed grazing. *XXVIII Reunión Argentina de Ecología*. Mar del Plata.
- Saba, S., Perez, D., Cejuela, E., Quiroga, V. & Toyos, A. (1995) La piosfera ovina en el extremo austral del desierto del monte. *Naturalia patagónica*, **3**, 153-174.
- Schroeder, N.M., Ovejero, R., Moreno, P.G., Gregorio, P., Taraborelli, P., Matteucci, S.D. & Carmanchahi, P.D. (2013) Including species interactions in resource selection of guanacos and livestock in Northern Patagonia. *Journal of Zoology*, **291**, 213-225.
- Tanaka, J.A., Rimbey, N.R., Torell, L.A., Taylor, D., Bailey, D., DelCurto, T., Walburger, K. & Welling, B. (2007) Grazing Distribution: The Quest for the Silver Bullet. *Rangelands*, **29**, 38-46.
- Valentine, K. (1947) Distance from Water as a Factor in Grazing Capacity of Rangeland. *Journal of Forestry*, **45**, 749-754.