

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

Dinámica poblacional de la vicuña (*Vicugna vicugna*): La denso-dependencia, precipitación y la distribución especial

ALLISON K. SHAW*, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET

Center for Advanced Studies in Ecology and Biodiversity (CASEB) and Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile (AKS and PAM)

Instituto de Ecología y Biodiversidad, Casilla 653, Santiago, Chile (PAM)

Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile (JLG)

Present Address: Department of Ecology and Evolutionary Biology, 106A Guyot Hall, Princeton University, Princeton, NJ, 08544, USA (AKS)

* Autor correspondiente: akshaw@princeton.edu

RESUMEN

La vicuña (*Vicugna vicugna*) es un camélido sudamericano que llegó a estar en riesgo de extinción debido a la presión de caza en el altiplano de los Andes centrales. Luego del inicio de los esfuerzos por conservar la especie, sus poblaciones se recuperaron hasta quedar fuera de peligro en la clasificación de IUCN. En la presente publicación se presenta un análisis de 31 años de datos de censo de vicuñas en una zona del norte de Chile para investigar la influencia de varios factores sobre la dinámica poblacional de ésta especie. La dinámica poblacional durante los primeros 15 años está dominada por el fuerte crecimiento de la población como consecuencia de su recuperación de la caza excesiva. En los siguientes 15 años las dinámicas son dominadas por las fluctuaciones en torno a la capacidad de carga de la zona. En este trabajo encontramos que el mayor modelo que explica la dinámica observada es un modelo logístico que toma en cuenta cómo los cambios en la precipitación y la productividad primaria conducen a fluctuaciones en la capacidad de carga, lo que sugiere que los recursos que limitan el tamaño de la población de vicuñas no son constantes, sino que cambian con el tiempo. También se observa que la distribución espacial de las vicuñas cambia a través del tiempo en relación a la oferta de alimentación existente en los bofedales, que corresponde a la oferta más nutritiva de la zona. Finalmente, este trabajo demuestra la importancia de contar con bases de datos de largo plazo para entender los factores que afectan la dinámica de estas poblaciones y sugiere que una mayor comprensión se podría lograr si se registrara la ubicación de los individuos, en relación al tipo de hábitat, durante el censo.

Palabras clave: capacidad de carga, denso-dependencia, modelo logístico, precipitación, productividad primaria, *Vicugna vicugna*, vicuña

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

ABSTRACT

The vicuña (*Vicugna vicugna*) is a South American camelid that has been hunted to near extinction. Following the establishment of conservation programs, vicuñas have successfully recovered to their current “least concern” IUCN status. We analyze a 31-year vicuña census dataset from Northern Chile in order to investigate the influence of various factors on vicuña population dynamics. During the first 15 years, population dynamics are driven by a strong growth as the population recovers from over-hunting, and during the last 15 years dynamics are dominated by fluctuations around carrying capacity. We find that the best fit of the census data is a logistic growth model that takes into account how changes in rainfall and primary productivity lead to fluctuations in carrying capacity, suggesting that the resources limiting vicuña population size are not constant but change over time. We also find that the spatial distribution of vicuñas changes over time with respect to the nutrient-rich bofedales (Andean peatlands). Our study demonstrates the importance of collecting and analyzing long-term census data, and suggests that further insight could be gained if vicuña location with respect to habitat type were recorded during the census.

Key words: carrying capacity, density-dependence, logistic model, primary productivity, rainfall, *Vicugna vicugna*, vicuña

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

INTRODUCCIÓN

La vicuña (*Vicugna vicugna*) es un miembro de la familia Camélidos y se encuentra en el altiplano o puna, los ecosistemas de América del Sur (Koford 1957). La caza excesiva de vicuñas por su valiosa lana hizo que la población a disminuir fuertemente, pasando de la numeración de los millones en el 1500 a miles sólo a mediados de 1900 (Torres 1992). En 1969 Perú y Bolivia firmaron un acuerdo para programas nacionales de conservación de la vicuña, que Argentina y Chile se unieron en 1979 (Madariaga y Galaz 2005). Estos programas han sido eficaces y vicuñas se clasifican actualmente como "preocupación menor" en la Lista Roja de la IUCN (IUCN 2009).

En Chile, el Corporacion Nacional Forestal (CONAF), estableció el Parque Nacional Lauca, en la provincia de Parinacota en el norte de Chile e inició un censo anual de vicuña para proteger y contar con vicuñas en la zona (Galaz 2005). De acuerdo con esta base de datos del censo, hay 14.455 vicuñas en Chile (en 2007), frente a 2.176 en 1975, cuando el censo se realizó por primera vez. Este conjunto de datos es el registro más largo de censos de vicuñas que existe, y presenta una oportunidad única para examinar a largo plazo la dinámica de poblaciones de vicuña y determinar qué factores influyen en las poblaciones de vicuñas.

La dinámica poblacional de vicuñas durante los primeros 15 años del censo se caracterizaron por un crecimiento constante que la población se recuperó de la caza excesiva y se acercó a su capacidad de carga (Bonacic et al. 2002; Cattán y Glade 1989). El número de vicuñas durante el período transcurrido desde el punto de recuperación era más variables y por lo tanto probable que sea impulsado por los factores que influyen en las poblaciones de vicuñas cerca de la capacidad de carga. Dado que se cree que las poblaciones de ungulados se ciernen naturalmente en aproximadamente su capacidad de carga (McCullough 1999), postulamos que las fluctuaciones en el tamaño de población de vicuñas en los últimos 15 años se debieron a fluctuaciones en la capacidad de carga. Es probable que la capacidad de carga de un herbívoro dependa de la cantidad de forraje disponible, que a su vez depende de la lluvia (Coe et al. 1976; Mansson et al. 2007).

El objetivo de nuestro estudio fue investigar la influencia de diversos factores en la dinámica de la población de vicuñas. Para probar el efecto de la precipitación, como mediada por

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

31 el forraje, sobre el tamaño de las poblaciones de vicuña, nos ajustamos varios modelos a los
32 datos de vicuña, con y sin dependencia de la precipitación. Se encontró que un modelo logístico
33 con una dependencia de la precipitación ajustarse a los datos del censo de vicuñas bastante bien,
34 lo que sugiere que los recursos que limitan el tamaño de la población de vicuñas no son
35 constantes sino que cambian con el tiempo, y que estas fluctuaciones en el tiempo puede ser
36 explicado principalmente por las fluctuaciones en las precipitaciones. También nos fijamos en
37 los efectos de la distribución del hábitat y los animales domésticos en los patrones espaciales de
38 vicuñas en todos los sectores del censo.

39

40

MATERIALES Y MÉTODOS

41 Las poblaciones de vicuñas fueron contados por los censos anuales en el norte de Chile, a
42 partir de 1975. El área del censo era una región de aproximadamente 5.415 km² dentro de las
43 regiones Arica/Parinacota y Tarapacá en el norte de Chile (Fig. 1), que contiene
44 aproximadamente el 97% del total de las vicuñas en Chile. Esta región es parte de la puna que se

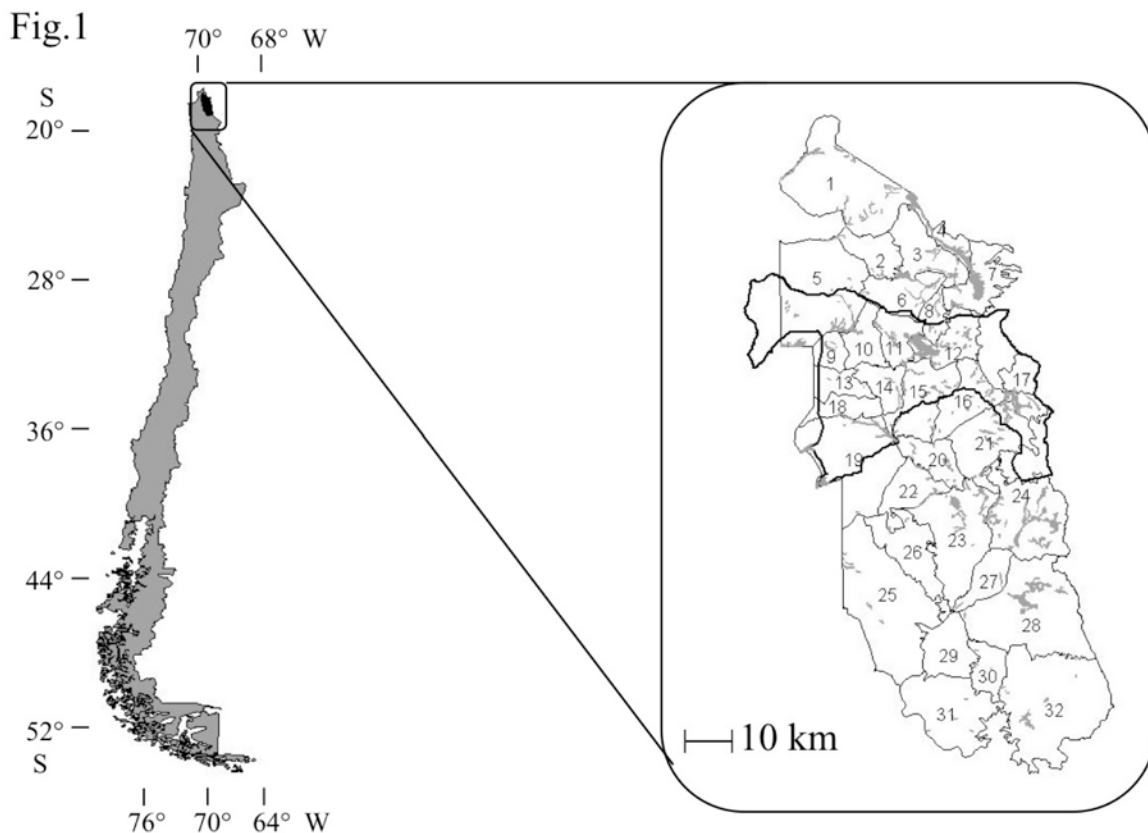


Fig. 1.—Ubicación del sitio de estudio dentro de Chile (izquierda), y los sectores *de censo* 32 (derecha). La mayor parte del Parque Nacional Lauca (delineado en negro, a la derecha) está incluido en el censo de la región. La distribución espacial de los bofedales, las más ricas en nutrientes áreas, se muestra en gris (derecha).

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

45 encuentran en la cordillera de los Andes a unos 3.800 a 4.500 metros sobre el nivel del mar. La
46 puna es un ecosistema árido de pastizales se caracteriza por condiciones climáticas extremas:
47 escasas precipitaciones (150-500 mm anuales), bajas temperaturas todo el año (un promedio de
48 0°C en verano y -10°C en invierno) con las fluctuaciones diarias de hasta 25°C y radiación solar
49 muy intensa (Castellaro 2005). Dado que hay poca lluvia fuera de la temporada de diciembre a
50 febrero, las únicas fuentes de agua presente todo el año las son las zonas húmedas permanentes,
51 cerca de arroyos y lagos, llamados bofedales o vegas (Castellaro 2005; Renaudeau d'Arc-et-al.
52 2000). Estas áreas están dominadas por las especies *Oxichloe andina* y *Werneria pigmaea*, y
53 contribuyen la mayor parte del forraje disponible en la region; un estudio de la productividad de
54 la puna encontró que bofedales contribuyó el 40% de la productividad primaria del ecosistema, a
55 pesar de que sólo se compone 5% del área de estudio (CONAF-FIA Internal Report 2002). Las
56 vicuñas pastorearon la mayor parte de su tiempo (Vila y Cassini 1993), y mucho de esto tiempo
57 pasan en los bofedales o moviendo entre estas áreas y sus áreas de dormir (Renaudeau d'Arc et
58 al. 2000).

59 Un censo total de vicuñas en la región fue hecho por los guardaparques de CONAF cada
60 año en octubre, utilizando un protocolo estándar (Cattan y Glade 1989; Rodríguez y Núñez
61 1987) y en cumplimiento con las directrices aprobadas por la Sociedad Americana de
62 Mastozoología (Sikes et al. 2011). La región del censo se dividió en 32 sectores diferentes (Fig.
63 1), que se definieron con límites naturales, tales como pendientes pronunciadas, ríos y caminos, y
64 varían en tamaño desde aproximadamente 40 a 400 km². El equipo de guardaparques, que
65 consta de aproximadamente 6 personas, caminó transectos fijos dentro de cada sector, cada uno
66 separados por unos 3 km (Galaz, 1998; Torres 1992). Los transectos fueron elegidos en base a la
67 topografía de la región para asegurar que todas las áreas eran visibles a los censistas a lo largo de
68 sus transectos. Transectos cercanos se hicieron al mismo tiempo para reducir el número de
69 vicuñas que se perdieron o que se contaron más de una vez. Los guardaparques usan binoculares
70 para contar y clasificar todas las vicuñas observables dentro de cada sector. Las vicuñas fueron
71 clasificadas por tipo - los grupos familiares (1 macho, varias hembras, y crías), tropas de machos
72 solteros, y los animales solitarios (Galaz 2005). Los datos del censo fueron recogidos desde 1975
73 hasta 2006, y los totales fueron reportados por la clase sexo y edad (machos, hembras, crías,
74 tropas de machos solteros, y los individuos solitarios) para cada uno de los 32 sectores (Fig. 2).

75 No hicieron el censo en los años 1994, 1997, 1998 o 2000, y un censo parcial (sólo la mitad de
76 los sectores) se hicieron en 1993 y 1996, debido a limitaciones presupuestarias dentro de
77 CONAF para esos años. Hemos omitido los datos de los censos parciales de los años de nuestro
78 análisis, en lugar de estimar el recuento total de estos años, lo que habría llevado a sobreajuste
79 del modelo.

80 Para determinar qué factores influyen la dinámica poblacional de vicuñas, se recogieron
81 datos sobre algunas variables ambientales. Se obtuvieron los datos mensuales de precipitación
82 (en mm) de 10 estaciones en toda la región del censo. Los datos disponibles eran de períodos de
83 tiempo diferentes para cada estación, desde 1961 hasta 2006. Se calculó la precipitación anual
84 para cada año t como la suma de las precipitaciones mensuales a partir de junio en el año $t-1$
85 hasta mayo en el año t . Siguiendo, se calculó la precipitación anual para la región como el
86 promedio de la precipitación anual en todas las estaciones con datos disponibles en cada año

Fig. 2

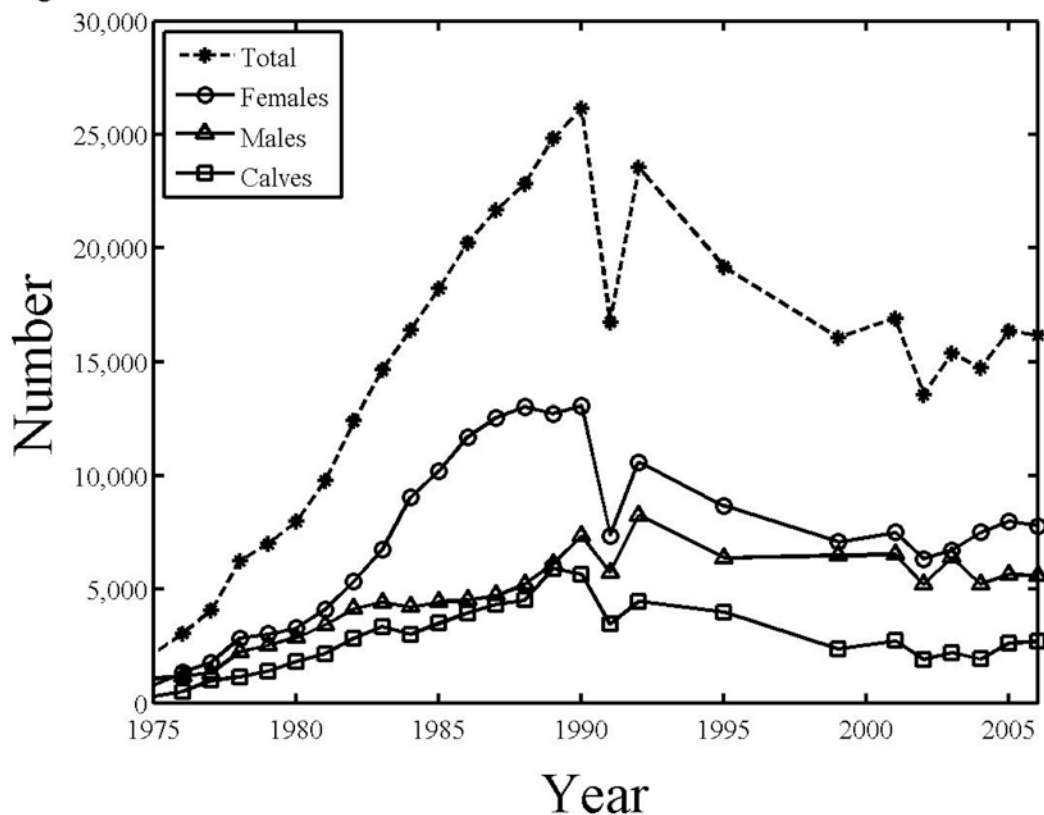


Fig. 2.—Número de vicuñas censadas, sumado en todos los sectores del censo, desde 1975 a 2006 – el número total de animales y por sexo y clase: hembras, machos (tanto tropas de machos solteros y los machos de grupos familiares), y crías. Animales solitarios, que constituyen menos del 1% del total, no se muestran por separado, sino que se incluyen en el recuento total.

87 (Fig. 3). Desde las estaciones de lluvias no se distribuyen en toda la región del censo completo,
88 pero sólo encuentra en la parte mas al norte, no incorporemos las tendencias espaciales de las
89 precipitaciones en nuestro análisis.

90 Para probar la importancia del efecto de precipitación, mediada por efectos de alimentos,
91 sobre la capacidad de carga, nos ajustamos a 3 tipos de modelos (logístico discreto, Ricker,
92 Beverton-Holt) a los datos del censo (Tabla 1). Estos modelos fueron elegidos ya que son
93 diferentes versiones discretas del modelo logístico (el modelo más simple de crecimiento de la
94 población con denso-dependencia; Pastor 2008), que han sido usados para modelar la dinámica
95 poblacional con denso-dependencia en los grandes mamíferos, así como en otras especies (por
96 ejemplo, Brook y Bradshaw 2006; Chamaille-Jammes et al. 2008; Pascual et al. 1997). Para cada
97 modelo, hicimos una versión con una capacidad de carga constante y otros con la capacidad de
98 carga dependiente de la precipitación. Los modelos fueron equipados con mínimos cuadrados no
99 lineales, utilizando la caja de herramientas de ajuste de curva en MATLAB, que imprime SSE

Fig. 3

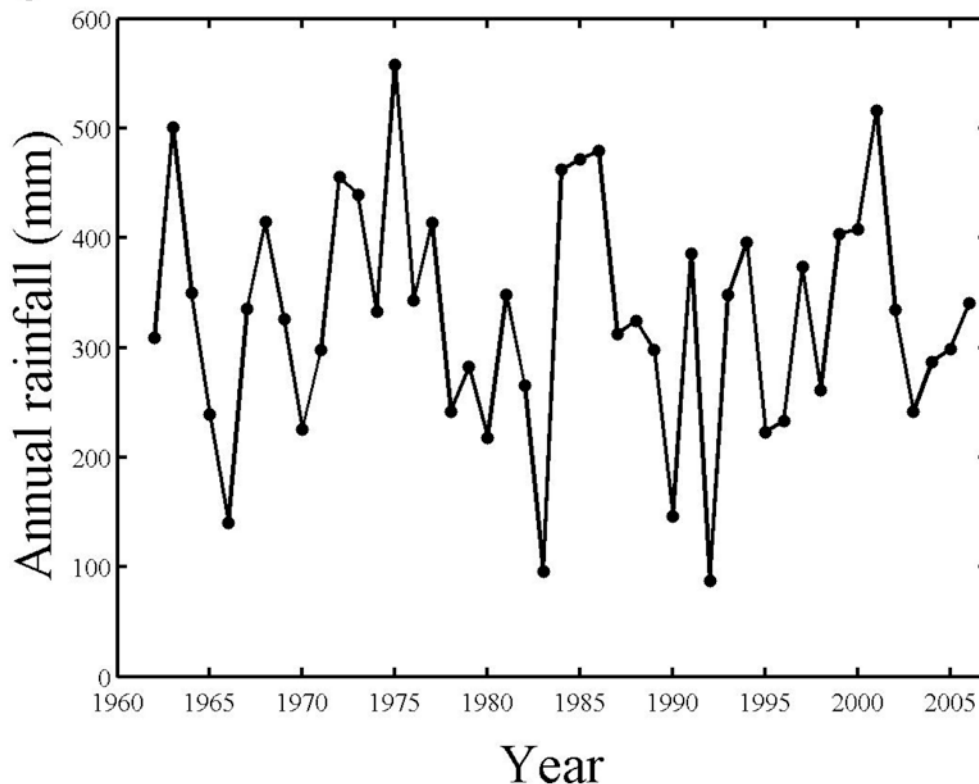


Fig. 3.—La precipitación anual (en mm) – el promedio a través de las estaciones que tenían datos de cada año.

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

100 (suma de cuadrados debido a un error) y r^2 como la bondad de ajuste métricas. A continuación,
 101 evaluaron la adecuación de cada modelo mediante el cálculo de AIC_C (criterio de Akaike
 102 información, corregido por tamaño de la muestra) de la SSE (Symonds y Moussalli 2010). En
 103 cada modelo, $N(t)$ representa el número de vicuñas en un momento t , N_0 es el número inicial de
 104 individuos en la población, y K y r son constantes ajustados. Cada uno de estos modelos predicen
 105 que cuando el número de individuos, $N(t)$, es pequeño (es decir, lejos de la capacidad de carga,
 106 K), el tamaño de la población debería aumentar rápidamente, con la tasa de crecimiento, r .
 107 Cuando la población se aproxima a su capacidad de carga natural, la tasa de crecimiento se
 108 desacelera hasta que llega a cero y el tamaño de la población se vuelve constante en el tiempo.
 109 En las versiones de los modelos con dependencia de la precipitación, la capacidad de carga tomó
 110 la forma

$$111 \quad K = K(t) = K_0 + \frac{\alpha}{T} \sum_{n=1}^T p(t-n) \quad (1)$$

112 donde K_0 , α , y T son constantes empotrados y $p(t)$ es la precipitación (lluvia). Así, la capacidad
 113 de carga en cada tiempo, $K(t)$, es la suma de una capacidad básica de carga, K_0 , mas alguna
 114 fluctuación, que es una función del promedio de la precipitación durante los T años anteriores.
 115 La longitud del desfase temporal entre los cambios en las precipitaciones y los cambios en la
 116 dinámica de los herbívoros varía entre las diferentes especies y sistemas, pero se piensa que es
 117 del orden de años a décadas (Caughley y Gunn 1993; Mansson et al. 2007; Ogotu y Owen-Smith
 118 2005; Ogotu et al. 2008). Por lo tanto, se ajustó el modelo con diferentes desfases temporales
 119 (valores de T), que van de 1 a 15 años (el valor máximo posible dentro de los datos disponibles
 120 de precipitación).

121 También se obtuvieron datos sobre los patrones espaciales de vegetación en la región de
 122 estudio, centrándose en los bofedales, las zonas más ricas en nutrientes de la puna. Hemos
 123 trazado la distribución de los bofedales en la región de estudio, utilizando ArcView GIS 3.2 (Fig.
 124 1), y se calcula el área total bofedal para cada sector censal. Bofedales se distribuyeron de

Tabla 1.—Lista de los modelos alternativos que se adaptan al tamaño de población de vicuñas.

Modelo	Ecuación
Logístico discreto	$N(t+1) = N(t) [1 + r (1-N(t)/K)]$
Ricker	$N(t+1) = N(t) \exp[r (1-N(t)/K)]$
Beverton-Holt	$N(t+1) = r N(t) / [1 + N(t)/K]$

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

125 manera desigual en todos los sectores e integrado por entre el 0% y el 20% de la superficie de
126 cada sector. Postulemos de que la distribución espacial de las vicuñas se relaciona con la
127 distribución de los bofedales ya que vicuñas pasan mucho de su tiempo pastoreando en estas
128 áreas (Renaudeau d'Arc et al. 2000). Bofedales también sirven como zonas de alimentación para
129 los animales domésticos de la región, y por lo tanto probable influye su distribución, también.
130 Para explorar los patrones espaciales de ambas vicuñas y animales domésticos (principalmente
131 llamas y alpacas), se calculó la correlación entre el número promedio de cada tipo de animal y el
132 área bofedal en cada sector. Aunque es poco probable que la ubicación de los bofedales cambie a
133 través de varias décadas, puede ser que el tamaño de los bofedales varia de año en año. Sin
134 embargo, ya que sólo teníamos estimaciones del tamaño de un solo año, no se incorporan área
135 bofedal en nuestro análisis temporal de los datos de vicuña. Para explorar el patrón temporal de
136 la distribución de la vicuña con respecto a la ubicación de los bofedales, graficamos la fracción
137 de la población de vicuñas en los sectores de la "máxima calidad" (aquellos con la mayor área de
138 bofedales) en el tiempo. Parece que había un cambio claro en la fracción de vicuñas en estos
139 sectores cerca a 1991, por lo que probamos para una diferencia con el pueba no-paramétrico de
140 Mann-Whitney.

141 Los datos sobre el número de animales domésticos presente en la región del estudio se
142 obtuvieron del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) de Chile. En el año 2000, el SAG empezó a
143 requerir una declaración anual de auto-reporte de la cantidad y tipo de ganado en cada hogar. Se
144 utilizó ArcView para agrupar los datos por sectores del censo de vicuñas. Para determinar la
145 distribución espacial de los animales domésticos se calculó el número promedio de cada sector a
146 través de los años para que habían datos disponibles (2000-2001 y 2003-2006). Para facilitar la
147 comparación con los animales domésticos, se calculó el promedio del número de vicuñas en cada
148 sector a través del mismo período de tiempo, cuando hicimos la relación con el área bofedal.
149 Dado que datos del número de los animales domésticos a largo plazo en el tiempo no estaban
150 disponibles, no se incorporan los animales domésticos en nuestro análisis temporal de los datos
151 de vicuña.

152 Otros factores posibles que podrían influir la dinámica poblacional de vicuñas son la
153 depredación por pumas (Donadio et al. 2010) y la mortalidad por la enfermedad (Galaz 2005).

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

154 Sin embargo, dado que no existe datos acerca de cómo cualquiera de estos factores afectan a las
155 poblaciones de vicuña en el área de estudio, no se incluyeron en nuestro análisis.

156

157 RESULTADOS

158 Por lo general, los 3 tipos de modelos (logístico discreto, Ricker, y Beverton-Holt) tenían
159 ajuste igualmente bien a los datos del censo de vicuñas. La versión con el mejor ajuste (con el
160 valor AIC_C más baja) de cada tipo de modelo fue uno con la capacidad de carga dependiente de
161 la precipitación en los últimos 4 años ($T = 4$, Tabla 2). Las versiones de los 3 modelos con una
162 capacidad de carga constante tenían un ajuste mucho más peor, indicado por los valores de AIC_C
163 más altas. Por ejemplo, el modelo logístico discreto con la capacidad de carga constante coincide
164 con los datos bien desde 1975 hasta 1985, pero no pudo capturar el continuo aumento de
165 población de vicuñas durante los finales de 1980, y la caída en la década de 1990 (Fig. 4, línea

Tabla 2.—Las estimaciones de los parámetros T (en años), K_0 (en número de individuos), α , y r ; el número de variables (k); valores de la información Akaike criterio (AIC_C), las diferencias en valores de AIC_C entre cada modelo y el modelo mejor clasificado (ΔAIC_C), y los valores de r^2 . Se muestran los resultados para los tres modelos con la capacidad de carga constante y los modelos con la capacidad de carga con dependencia de la precipitación con valores de ΔAIC_C menos de 6.

Modelo	T	K_0	α	r	k	AIC_C	ΔAIC_C	r^2
Modelos con la capacidad de carga constante:								
Logístico	—	18.930	—	0,5157	2	406,26	8,07	0,75
Ricker	—	18.940	—	0,4495	2	406,72	8,53	0,75
Beverton-Holt	—	29.390	—	1,645	2	407,36	9,17	0,74
Modelos con la capacidad de carga con dependencia de la precipitación:								
Logístico	2	8.000	37,48	0,5013	4	403,82	5,64	0,82
Logístico	3	8.000	36,84	0,5095	4	401,66	3,48	0,83
Logístico	4	8.000	36,76	0,5189	4	398,19	0,00	0,85
Logístico	5	8.000	36,52	0,5191	4	399,38	1,19	0,85
Logístico	6	8.000	36,36	0,5151	4	400,96	2,78	0,84
Logístico	7	8.000	36,20	0,5094	4	403,07	4,89	0,82
Ricker	2	8.000	37,30	0,4431	4	403,39	5,21	0,82
Ricker	3	8.000	36,81	0,4478	4	401,60	3,41	0,83
Ricker	4	8.000	36,75	0,4515	4	399,26	1,07	0,85
Ricker	5	8.000	36,53	0,4497	4	400,85	2,67	0,84
Ricker	6	8.000	36,35	0,4458	4	402,60	4,42	0,83
Beverton-Holt	2	8.000	75,96	1,627	4	402,35	4,17	0,83
Beverton-Holt	3	8.000	74,49	1,629	4	400,38	2,20	0,84
Beverton-Holt	4	8.043	74,44	1,628	4	398,29	0,10	0,85
Beverton-Holt	5	8.000	75,00 ⁸	1,622	4	400,46	2,27	0,84
Beverton-Holt	6	8.000	75,96	1,613	4	402,61	4,42	0,83

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

166 discontinua). El mejor ajuste de los modelos con dependencia de la precipitación fue el modelo
167 logístico discreto con $T = 4$ años (Tabla 2). Este modelo se ajustó a los datos del censo mejor que
168 el anterior modelo logístico simple, y representó el surgimiento y posterior descenso en el
169 número de vicuñas (Fig. 4, línea continua). El ajuste de los modelos con dependencia de la
170 precipitación variaron un poco dependiendo de T , el tamaño del desfase temporal, con el mejor
171 ajuste para $T = 4$ años y un ajuste peor para valores más pequeños y más grandes de T (Tabla 2,
172 el Apéndice I).

173 La densidad de vicuña varió a través de la región del censo de 50 a 1.350 vicuñas, en
174 promedio, por sector, y de 0 a 13 vicuñas por km^2 . El número de vicuñas en cada sector no
175 estaba claramente relacionado con la cantidad de área bofedal en ese sector, aunque parecía que
176 había una relación cuadrática con el mayor número de vicuñas en los sectores con zona
177 intermedia bofedal (Fig. 5A). Por otro lado, el número de animales domésticos fue
178 significativamente correlacionado positivamente con el área bofedal en cada sector (Fig. 5B; $r^2 =$

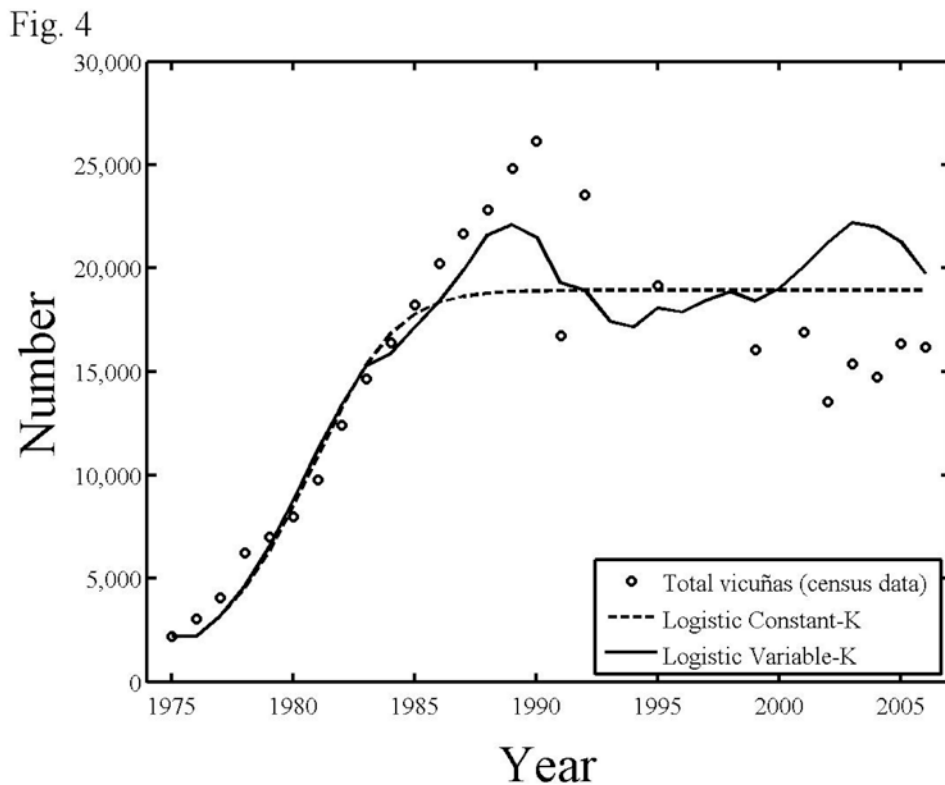


Fig. 4.—Número total de animales de los datos del censo de vicuñas (círculos), el mejor ajuste del modelo de logística simple (línea discontinua), y el mejor ajuste de los modelos con dependencia de la precipitación: el modelo logístico con $T = 4$ (línea continua).

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

179 0,67 $p < 0,01$).

180 La distribución espacial de las vicuñas en todos los sectores también ha cambiado en los
181 últimos 30 años. La fracción del número total de vicuñas que se encuentran en los sectores de la
182 ‘calidad más alta’ (definido como aquellos sectores con bofedales en más de 4% de su área; los
183 sectores número 4, 6, 7, 11, 12, 16 y 24) cambió a lo largo del tiempo; sobre todo se incrementa

Fig. 5

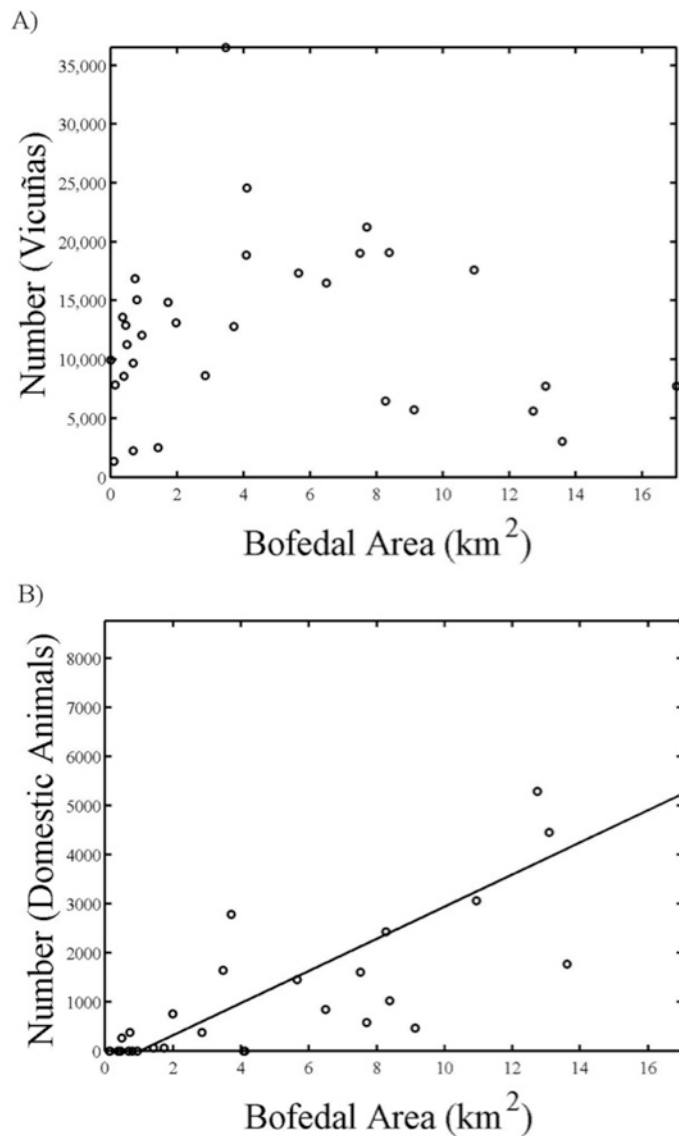


Fig. 5.—Relación entre el número promedio de animales por sector (promedio a través de los datos de 2000, 2001 y 2003-2006), y el área bofedal (en km²) por sector. A) Número de vicuñas (no hay relación clara), y B) el número de animales domésticos (correlación $r^2 = 0,6674$, $p < 0,00001$).

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

184 significativamente después de la caída de la población a partir de 1991 (diferencia significativa
185 entre 1975-1990 y 1991-2007 años, $p < 0,01$, prueba Mann-Whitney U).

186

187 DISCUSIÓN

188 Hemos demostrado que un modelo con una capacidad de carga fluctuante ajusta a los
189 datos del censo de vicuñas mejor que un modelo logístico simple. Los análisis anteriores de este
190 mismo conjunto de datos han sugerido que las vicuñas estaban siguiendo crecimiento
191 exponencial (Cattan y Glade 1989) o el crecimiento de logística simple (Bonacic et al., 2002).
192 Aunque estos estudios han sugerido que es probable que la dinámica de la vicuña depende de las
193 precipitación y la productividad primaria, la nuestra incluye a estos efectos directamente al
194 permitir que la capacidad de carga a fluctuar en función de la precipitación, lo que representa la
195 relación entre la precipitación, la productividad primaria, y la capacidad de carga de vicuñas.

196 Permitir que la capacidad de carga depende de la precipitación en un modelo de los
197 herbívoros en sistemas semi-áridas es una extensión lógica de un modelo con una capacidad de
198 carga constante, estudios en varios continentes han demostrado que la precipitación no sólo
199 afecta a la productividad primaria (África – Breman 1975, América del Norte – Lauenroth y
200 Sala, 1992; América del Sur – Yahdjian y Sala 2006), pero que sus efectos se extienden hasta el
201 nivel de los herbívoros (Australia – Caughley y Gunn 1993; África – Mills et al. 1995; América
202 del Sur – Oesterheld et al. 1992). En realidad, permitir que la capacidad de carga en modelos de
203 dinámica poblacional de ungulados puede depender de la precipitación es casi la norma para los
204 sistemas de África, como elefantes, ñus y cebras (por ejemplo, Breman 1975; Chamaillé-Jammes
205 et al. 2008; Georgiadis et al. 2003; Pascual et al. 1997), pero rara vez se ha utilizado en los
206 modelos de las poblaciones de ungulados en otros continentes.

207 Es común que la precipitación tiene un desfase temporal: la productividad primaria por sí
208 sola ha demostrado ser afectados por los últimos 1 a 2 años de lluvia en los sistemas semi-áridas
209 del Norte y América del Sur (Oesterheld et al. 2001; Yahdjian y Sala 2006), y se han encontrado
210 que las dinámicas del herbívoros se correlaciona con la precipitación con un desfase temporal de
211 años o décadas (Caughley y Gunn 1993; Mansson et al. 2007; Ogutu y Owen-Smith 2005; Ogutu
212 et al. 2008). Para explicar esto, en nuestros modelos permitimos que la capacidad de carga puede
213 depender de la precipitación media de los años anteriores, y el modelo mejor dependía de la

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

214 precipitación durante los últimos 4 años ($T = 4$). Las vicuñas comienzan a reproducirse a los 3
215 años (Galaz 2005), lo que sugiere que el mecanismo para el desfase temporal en nuestro modelo
216 puede estar relacionado con la existencia de un vínculo entre la fecundidad de vicuñas adultas y
217 la cantidad de nutrientes y agua que tenían acceso a durante su primer 3-4 años de la vida. Sin
218 embargo, se requieren estudios para probar este mecanismo potencial.

219 Hemos demostrado que nuestros modelos con dependencia de la precipitación, que
220 permiten que la capacidad de carga para varía en tiempo como una función de la precipitación,
221 son capaces de capturar la disminución del número de vicuñas durante la década de 1990. Por el
222 contrario, los modelos con la capacidad de carga constante no capturan esta caída o las
223 fluctuaciones siguientes, y en cambio, se mantienen constantes cuando población de vicuñas
224 alcanza su capacidad de carga. Sin embargo, incluso los modelos con dependencia de la
225 precipitación no explican totalmente la fuerte caída en el tamaño de la población desde 1990
226 hasta 1991. Esto puede ser debido en parte a un error en los datos del censo. En los años 1989,
227 1990 y 1991, el número de vicuñas contadas fue menor de lo esperado. Esto se supieron que fue
228 el resultado de un error metodológico en el censo y los datos se corrigió a ser mayor que el
229 número de vicuñas efectivamente contadas. Aquí, se incluye los datos del censo original de
230 1991, sin embargo los datos originales para 1989 y 1990 no están disponibles por eso hemos
231 incluido las cuentas corregidas para esos años.

232 Además, mientras que nuestro modelo predice fluctuaciones grandes en el número de
233 vicuñas durante el finales de 1990 y principios de 2000, el tamaño verdadero de la población
234 tiene fluctuaciones relativamente pequeñas durante este tiempo. Hay 2 explicaciones posibles
235 para esto. Primero, es posible que una alta densidad de vicuñas durante finales de 1980 llevó al
236 sobrepastoreo y causó daño a largo plazo para el ecosistema (Rabinovics et al. 1991), lo que
237 llevaría a un mayor retraso en la recuperación de la productividad primaria, y también y retraso
238 del número de vicuña, que de otro modo previsto. Segundo, si la configuración espacial de
239 vicuñas cambió, podría alterar la dinámica poblacional. Nuestro modelo no es explícitamente
240 espacial, y por lo tanto se supone que la distribución espacial de vicuñas no cambia, y más
241 específicamente, que las fluctuaciones en las precipitaciones tienen el mismo efecto sobre el
242 número de vicuña a través del espacio. Como los bofedales tienen agua todo el año, es probable
243 que sea más robusto a las fluctuaciones en las precipitaciones que otras zonas de la puna que

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

244 dependen de las lluvias como su única fuente de agua. Entonces, es probable que las vicuñas en
245 los sectores con diferente cantidad de área bofedal sean afectados de manera muy diferente por la
246 variación de las precipitaciones. Se demuestra, en nuestro análisis de los patrones espaciales de
247 los datos de vicuña, que la distribución espacial de vicuñas cambia de manera significativa
248 durante la década de 1990. Además, se encontró que su distribución cambia con respecto al área
249 bofedal, con vicuñas en los sectores con más bofedales después de la caída poblacional.
250 Entonces, porque la influencia de precipitación cambia sobre el espacio (dependiendo de la
251 cantidad de bofedales que hay en un sector) y la distribución de vicuñas cambia a través del
252 tiempo, la influencia de precipitación sobre el número de vicuñas cambia con el tiempo también.
253 Esto va en contra de nuestra suposición implícita de la constancia en el espacio, y probablemente
254 explica la discrepancia entre los datos del censo y de nuestro modelo. Es probable que las
255 regiones con una gran cantidad de bofedales actuar para amortiguar el efecto de las fluctuaciones
256 de las precipitaciones de vicuñas ("efecto amortiguador"; Kluyver y Tinbergen, 1953), que
257 potencialmente explica por qué el número de vicuñas es casi constante (tamponada) a partir de
258 mediados de los años 1990 en adelante, en vez de tener fluctuaciones grandes como el modelo
259 predijo. Este concepto, que la distribución espacial de los individuos puede mediar la densi-
260 dependencia, también ha sido sugerido para las vicuñas sobre la base de las observaciones de la
261 elección del hábitat individual (Arzamendia et al. 2006).

262 Aunque las vicuñas pasan gran parte de su tiempo alimentándose en los bofedales (d'Arc
263 et al. Renaudeau 2000), el número de vicuñas en un sector no era claramente relacionada con el
264 área bofedal (Fig. 5A). Hay varias explicaciones posibles para esto. Primero, como se ha
265 mencionado, como la distribución de vicuñas en todos los sectores cambió a través de 30 años,
266 esto podría haber desdibujado la relación entre vicuñas y el área bofedal. Sin embargo, esto es
267 poco probable que sea el caso, como la distribución de vicuñas en todos los sectores, sólo a partir
268 de datos del censo de 1991-2006, todavía no está significativamente relacionada con el área
269 bofedal (resultados no mostrados), lo mismo es cierto para usar sólo los datos del censo de 1975-
270 1990. Segundo, porque bofedales constituye una pequeña fracción de un sector del censo, puede
271 ser que el área bofedal en un sector no es un buen predictor del número total de vicuñas en todo
272 el sector. Una manera de probar esto sería registrar la ubicación del hábitat de vicuñas durante el
273 censo, con la predicción de que las vicuñas se encontrarían más comúnmente en los bofedales.

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

274 Sin embargo, si se hace esto, la hora del día también debe ser registrada porque se sabe que
275 vicuñas varían su uso de la hábitat-durante el día (Vilá y Cassini 1993). Tercero, es posible que
276 la presencia de animales domésticos en las zonas de bofedales limita la disponibilidad de estas
277 áreas de vicuñas (Villalba, 2003). Es probable que esto sea una posibilidad debido a que el
278 número de animales domésticos fue significativamente relacionada con el área bofedal por
279 sector. Esto significa que aquellos sectores que son los más deseables en términos de área
280 bofedal, también tendría la cantidad más alta de la competencia con los animales domésticos
281 (Fig. 5B).

282 Hemos demostrado que la población de vicuñas en Chile parece estar creciendo de
283 acuerdo a un modelo de crecimiento logístico en cual la capacidad de carga es modificado por la
284 precipitación, que actúa a través de la productividad primaria. Nuestro estudio demuestra la
285 importancia de establecer a largo plazo los esfuerzos de monitoreo, incluyendo re-análisis
286 periódico de el conjunto de datos a través del tiempo, con el fin de obtener nuevos conocimientos
287 sobre el sistema en estudio (ver también Lindenmayer et al. 2010). Es muy importante, entonces,
288 que se sigue con el censo de vicuñas en Chile, para que podemos obtener una mejor comprensión
289 de los factores que influyen en la dinámica poblacional de vicuñas. Se podría lograr una mayor
290 comprensión de los patrones espaciales y el uso de hábitat de vicuñas si el tipo de hábitat donde
291 se encuentran las vicuñas fuera notado durante el censo. Además, un estudio de seguir varias
292 vicuñas a través de muchos años, podrían ayudar a elucidate los mecanismos que resultan en la
293 demora larga entre la precipitación y los números de la población. Por último, nuestro estudio
294 contribuye a la comprensión general de la dinámica poblacional de ungulados en una escala
295 global, al traer una nueva especie sudamericana a una discusión que ha sido principalmente
296 dominado por las especies africanas.

297

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

298

AGRADECIMIENTOS

299 Agradecemos los guardaparques de CONAF que hicieron todos los censos de vicuña, y
300 especialmente W. Calle, P. Castro, J. Calle, J. Churata, L. Choque, y E. Gutierrez que
301 permitieron AKS para acompañarlos en el censo de 2006. También agradecemos C. Cardozo, J.
302 Herreros y E. Nuñez con CONAF y M. Fuentes, M. Vergara, y L. Turra con el Servicio Agrícola
303 y Ganadero por su ayuda con las logísticas y disponer datos. Finalmente, agradecemos B.
304 Gonzáles, K. Kelly, M. Lima, N. Owen-Smith, P. Shaw y D. Stanton por debates y propuestas
305 interesantes. Este trabajo es financiado en parte por una beca de Fulbright US Student
306 Fellowship (2006-07) a AKS y una National Science Foundation Graduate Research Fellowship
307 Grant con No. DGE-0646086 to AKS. PAM reconoce el apoyo de FONDAP-FONDECYT 1501-
308 0001, ICM P05-002 y PFB-023.

309

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

310

REFERENCIAS

- 311 ARZAMENDIA, Y., M. H. CASSINI, AND B. L. VILÁ. 2006. Habitat use by vicuña *Vicugna vicugna*
312 in Laguna Pozuelos Reserve, Jujuy, Argentina. *Oryx* 40:198-203.
- 313 BONACIC, C., D. W. MACDONALD, J. GALAZ, AND R. M. SIBLY. 2002. Density dependence in the
314 camelid *Vicugna vicugna*: the recovery of a protected population in Chile. *Oryx* 36:118-
315 125.
- 316 BREMAN, H. 1975. Maximum carrying capacity of Malian grasslands. Pp. 249-256 in *Evaluation*
317 *and mapping of tropical African rangelands*. International Livestock Centre for Africa,
318 Addis Abeba, Ethiopia.
- 319 BROOK, B. W., AND C. J. A. BRADSHAW. 2006. Strength of evidence for density dependence in
320 abundance time series of 1198 species. *Ecology* 87:1445-1451.
- 321 CASTELLARO, G. 2005. Manejo nutritivo de la vicuña en condiciones de pastoreo. Pp. 221-246 in
322 *Técnicas para el Manejo Productivo de la Vicuña (Vicugna vicugna* Molina, 1782) en
323 Chile (J. L. Galaz and G. González, eds.). Corporación Nacional Forestal, Santiago,
324 Chile.
- 325 CATTAN, P., AND A. GLADE. 1989. Management of the vicuña *Vicugna vicugna* in Chile: use of a
326 matrix model to assess harvest rates. *Biological Conservation* 49:131-140.
- 327 CAUGHLEY, G., AND A. GUNN. 1993. Dynamics of large herbivores in deserts: kangaroos and
328 caribou. *Oikos* 67:47-55.
- 329 CHAMAILLE-JAMMES, S., H. FRITZ, M. VALEIX, F. MURINDAGOMO, AND J. CLOBERT. 2008.
330 Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the
331 local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77:135-
332 144.
- 333 COE, M., D. CUMMING, AND J. PHILLIPSON. 1976. Biomass and production of large African
334 herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354.
- 335 CONAF-FIA INTERNAL REPORT. 2002. Informe de gestión proyecto: manejo silvestre y en
336 cautiverio de la vicuña en el altiplano de la región de Tarapaca. Corporación Nacional
337 Foresta, Fundación para la innovación Agraria. Arica, Chile, v99-0-p-020.
- 338 DONADIO, E., A. J. NOVARO, S. W. BUSKIRK, A. WURSTEN, M. S. VITALI, AND M. J.
339 MONTEVERDE. 2010. Evaluating a potentially strong trophic interaction: pumas and wild
340 camelids in protected areas of Argentina. *Journal of Zoology* 280: 33-40.
- 341 GALAZ, J. L. 1998. El manejo de la vicuña en Chile. Pp. 178 in *La conservación de la fauna*
342 *nativa Chilena: logros y perspectivas* (V. Valverde, ed.). Corporación Nacional Forestal,
343 Santiago, Chile.
- 344 GALAZ, J. L. 2005. Antecedentes de la especie. Pp. 23-37 in *Técnicas para el manejo productivo*
345 *de la Vicuña (Vicugna vicugna* Molina, 1782) en Chile (J. L. Galaz and G. González,
346 eds.). Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile.
- 347 GEORGIADIS, N., M. HACK, AND K. TURPIN. 2003. The influence of rainfall on zebra population
348 dynamics: implications for management. *Journal of Applied Ecology* 40:125-136.
- 349 IUCN (2009) *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.2. <http://www.iucnredlist.org>
350 [accessed 03 March 2010].
- 351 KLUYVER, H. N. AND L. TINBERGEN. 1953. Territory and the regulation of density in titmice.
352 *Archives Néerlandaises de Zoologie* 10:265-289.
- 353 KOFORD, C. 1957. The vicuña and the puna. *Ecological Monographs* 27:153-219.

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

- 354 LAUENROTH, W., AND O. SALA. 1992. Long-term forage production of North-America shortgrass
355 steppe. *Ecological Applications* 2:397-403.
- 356 LINDENMAYER, D., G. LIKENS, C. KREBS, AND R. HOBBS. 2010. Improved probability of detection
357 of ecological “surprises”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*
358 *States of America* 107:21957-21962.
- 359 MADARIAGA, I., AND J. L. GALAZ. 2005. Aspectos legales para el manejo productivo de la vicuña.
360 Pp. 63-69 in *Técnicas para el manejo productivo de la Vicuña (Vicugna vicugna* Molina,
361 1782) en Chile. (J. L. Galaz and G. González, eds.). Corporación Nacional Forestal,
362 Santiago, Chile.
- 363 MANSSON, L., J. RIPA, AND P. LUNDBERG. 2007. Time series modelling and trophic interactions:
364 rainfall, vegetation and ungulate dynamics. *Population Ecology* 49:287-296.
- 365 MCCULLOUGH, D. 1999. Density dependence and life-history strategies of ungulates. *Journal of*
366 *Mammalogy* 80:1130-1146.
- 367 MILLS, M., H. BIGGS, AND I. WHYTE. 1995. The relationship between rainfall, lion predation and
368 population trends in African herbivores. *Wildlife Research* 22:75-87.
- 369 OESTERHELD, M., J. LORETI, M. SEMMARTIN, AND O. SALA. 2001. Inter-annual variation in
370 primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal*
371 *of Vegetation Science* 12:137-142.
- 372 OESTERHELD, M., O. SALA, AND S. MCNAUGHTON. 1992. Effect of animal husbandry on
373 herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236.
- 374 OGUTU, J. O., AND N. OWEN-SMITH. 2005. Oscillations in large mammal populations: are they
375 related to predation or rainfall? *African Journal of Ecology* 43:332-339.
- 376 OGUTU, J. O., H.-P. PIEPHO, H. T. DUBLIN, N. BHOLA, AND R. S. REID. 2008. Rainfall influences
377 on ungulate population abundance in the Mara-Serengeti ecosystem. *Journal of Animal*
378 *Ecology* 77:814-829.
- 379 PASCUAL, M., P. KARIEVA, AND R. HILBORN. 1997. The influence of model structure on
380 conclusions about the viability and harvesting of Serengeti wildebeest. *Conservation*
381 *Biology* 11:966-976.
- 382 PASTOR, J. 2008. *Mathematical ecology of populations and ecosystems*. Wiley-Blackwell,
383 Chichester, United Kingdom.
- 384 RABINOVICS, J., A. CAPURRO, AND L. PESSINA. 1991. Vicuña use and the bioeconomics of an
385 Andean peasant community in Catamarca, Argentina. Pp. 337–358 in *Neotropical*
386 *wildlife use and conservation* (J. Robinson and K. Redford, eds.). The University of
387 Chicago Press, Chicago, Illinois.
- 388 RENAUDEAU D'ARC, N., CASSINI, M. H., AND VILÁ, B. L., 2000. Habitat use by vicuñas *Vicugna*
389 *vicugna* in the Laguna Blanca Reserve (Catamarca, Argentina). *Journal of Arid*
390 *Environments* 46:107-115.
- 391 RODRIGUEZ, R., AND R. NUÑEZ. 1987. El censo de poblaciones de vicuña. Pp. 33–56 in *Técnicas*
392 *para el Manejo de la Vicuña* (H. Torres, ed.). IUCN-PNUD, Santiago, Chile.
- 393 SIKES, R. S., W. L. GANNON, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN
394 SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2011. Guidelines of the American Society of
395 Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92:235-
396 253.

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

397 SYMONDS, M., AND A. MOUSSALLI. 2010. A brief guide to model selection, multimodel inference
398 and model averaging in behavioural ecology using Akaike's Information Criterion.
399 *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:13-21.

400 TORRES, H. 1992. South American camelids: an action plan for their conservation. IUCN/SSC
401 South American Camelids Specialist Group, Gland, Switzerland.

402 VILÁ, B., AND M. CASSINI. 1993. Summer and autumn patterns in the Vicuña. *Studies on*
403 *Neotropical Fauna and Environment* 28:251-258.

404 VILLALBA, L. 2003. Uso de hábitat e interacciones entre la vicuña y la alpaca en la reserva
405 nacional de fauna Ulla-Ulla, Bolivia. Pp. 205–210 in *Memorias del III Congreso Mundial*
406 *sobre Camélidos*, 1er. Taller internacional de DECAMA, Volume I Centro de
407 *Investigación y Forrajes La Violeta*, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias,
408 *Universidad Mayor San Simon*, eds.. Potosí, Bolivia.

409 YAHDJIAN, L., AND O. SALA. 2006. Vegetation structure constrains primary production response
410 to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology* 87:952-962.

411
412 *Enviado 11 Julio 2011. Aceptado 15 Noviembre 2011.*

413 *Editor Asociado fue Ricardo A. Ojeda.*

414

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

415
416
417
418
419
420

APÉNDICE I

Las estimaciones de los parámetros T (en años), K_0 (en número de individuos), α , y r; el número de variables (k); valores de la información Akaike criterio (AIC_c), las diferencias en valores de AIC_c entre cada modelo y el modelo mejor clasificado (ΔAIC_c), y los valores de r^2 . Se muestran los resultados para los tres modelos y todos los desfases temporales.

Modelo	T	K_0	α	r	k	AIC_c	ΔAIC_c	r^2
Modelos con la capacidad de carga constante:								
Logístico	—	18.930	—	0,5157	2	406,26	8,07	0,75
Ricker	—	18.940	—	0,4495	2	406,72	8,53	0,75
Beverton-Holt	—	29.390	—	1,645	2	407,36	9,17	0,74
Modelos con la capacidad de carga con dependencia de la precipitación:								
Logístico	1	11.580	26,55	0,4944	4	406,55	8,36	0,80
Logístico	2	8.000	37,48	0,5013	4	403,82	5,64	0,82
Logístico	3	8.000	36,84	0,5095	4	401,66	3,48	0,83
Logístico	4	8.000	36,76	0,5189	4	398,19	0,00	0,85
Logístico	5	8.000	36,52	0,5191	4	399,38	1,19	0,85
Logístico	6	8.000	36,36	0,5151	4	400,96	2,78	0,84
Logístico	7	8.000	36,20	0,5094	4	403,07	4,89	0,82
Logístico	8	8.000	35,98	0,5063	4	404,38	6,20	0,81
Logístico	9	8.000	35,62	0,5008	4	406,65	8,47	0,80
Logístico	10	8.000	35,32	0,4962	4	408,12	9,93	0,78
Logístico	11	8.000	35,02	0,4947	4	408,45	10,27	0,78
Logístico	12	8.000	34,74	0,4942	4	408,49	10,30	0,78
Logístico	13	8.059	34,36	0,4963	4	407,67	9,48	0,79
Logístico	14	8.038	34,27	0,4986	4	406,85	8,66	0,79
Logístico	15	8.000	34,32	0,5017	4	405,76	7,57	0,80
Ricker	1	10.080	31,82	0,4344	4	405,87	7,68	0,80
Ricker	2	8.000	37,30	0,4431	4	403,39	5,21	0,82
Ricker	3	8.000	36,81	0,4478	4	401,60	3,41	0,83
Ricker	4	8.000	36,75	0,4515	4	399,26	1,07	0,85
Ricker	5	8.000	36,53	0,4497	4	400,85	2,67	0,84
Ricker	6	8.000	36,35	0,4458	4	402,60	4,42	0,83
Ricker	7	8.000	36,16	0,4412	4	404,66	6,47	0,81
Ricker	8	8.000	35,92	0,4384	4	405,93	7,74	0,80
Ricker	9	8.000	35,57	0,4347	4	407,83	9,65	0,79
Ricker	10	8.000	35,27	0,4320	4	408,96	10,77	0,78
Ricker	11	8.059	34,80	0,4315	4	409,12	10,93	0,77
Ricker	12	8.071	34,50	0,4319	4	408,98	10,80	0,78
Ricker	13	8.052	34,37	0,4337	4	408,13	9,95	0,78
Ricker	14	8.000	34,40	0,4356	4	407,31	9,12	0,79
Ricker	15	8.000	34,32	0,4382	4	406,35	8,16	0,80
Beverton-Holt	1	13.550	60,77	1,620	4	405,33	7,14	0,81
Beverton-Holt	2	8.000	75,96	1,627	4	402,35	4,17	0,83

ALLISON K. SHAW, JOSÉ LUIS GALAZ, AND PABLO A. MARQUET. 2012. Population dynamics of the vicuña (*Vicugna vicugna*): density-dependence, rainfall, and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 93(3):658-666. Versión Castellano. (Versión original: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-A-257.1>).

Beverton-Holt	3	8.000	74,49	1,629	4	400,38	2,20	0,84
Beverton-Holt	4	8.043	74,44	1,628	4	398,29	0,10	0,85
Beverton-Holt	5	8.000	75,00	1,622	4	400,46	2,27	0,84
Beverton-Holt	6	8.000	75,96	1,613	4	402,61	4,42	0,83
Beverton-Holt	7	8.000	76,93	1,605	4	404,89	6,71	0,81
Beverton-Holt	8	8.000	77,36	1,599	4	406,27	8,08	0,80
Beverton-Holt	9	8.000	77,54	1,594	4	408,18	9,99	0,78
Beverton-Holt	10	8.000	77,56	1,590	4	409,19	11,00	0,77
Beverton-Holt	11	8.000	76,98	1,590	4	409,12	10,93	0,77
Beverton-Holt	12	8.071	75,90	1,592	4	408,77	10,58	0,78
Beverton-Holt	13	8.000	75,11	1,596	4	407,66	9,47	0,79
Beverton-Holt	14	8.000	74,10	1,600	4	406,67	8,49	0,80
Beverton-Holt	15	8.000	73,07	1,605	4	405,59	7,40	0,80

421