

Ecología nutricional de la vicuña (*Vicugna vicugna*):

Un caso de estudio
en la Reserva
Laguna Blanca,
Catamarca

Verónica Benítez, Mariela Borgnia y Marcelo H. Cassini

Universidad Nacional de Luján. Departamento de Cs. Básicas. CC 221 (6700) Luján. Buenos Aires, Argentina.
biovero@yahoo.com

Foto: B. Vialá

Resumen

En este capítulo se analizan algunos aspectos de la ecología alimentaria de las vicuñas en su ambiente natural y bajo libre pastoreo. Se describe una investigación realizada en la puna seca catamarqueña con el objetivo general de aportar nuevos conocimientos al estudio de la dieta y al uso de indicadores de calidad nutricional en mamíferos herbívoros silvestres, tomando como modelo a esta especie en su ambiente típico. Los resultados muestran que a fines de la estación húmeda las estepas ofrecen una vegetación de mejor calidad que las vegas y representan un recurso de importancia para las vicuñas durante esta época del año. Las vicuñas obtuvieron en las estepas una dieta con una mayor concentración de proteínas que en las vegas, lo que indica que estos animales aprovechan, al menos en parte, la vegetación esteparia. Pero en general las especies vegetales citadas en la bibliografía como altamente consumidas por la vicuña no son las que presentaron la mayor concentración de proteínas en nuestros análisis de laboratorio, por lo que resulta factible que otros factores actúen en la selección de la dieta de esta especie. En comparación con otros herbívoros de la zona, la vicuña obtuvo una dieta de calidad similar o superior en cuanto a contenido de proteínas, si bien son necesarios estudios comparativos sobre digestibilidad entre la vicuña y otras especies para obtener resultados concluyentes al respecto.



Abstract

This chapter describes several aspects of the feeding ecology of vicuñas in their natural environment and with free access to grazing. The study was carried out in the dry puna of Catamarca, Argentina, with the general objective of generating new knowledge about dietary studies, and the use of indicators of nutritional quality in wild herbivorous mammals using the vicuña as a model species in its typical habitat. The results show that at the end of the rainy season, the steppe vegetation is in better condition than the wetlands, and represents an important resource for the vicuñas at this time. Vicuñas grazing the steppe are able to obtain a higher protein intake, indicating that they are able to make use of the steppe vegetation. The vegetation species cited in the literature as being the most consumed by vicuñas are not the same species as those found to have the highest protein concentration according to our laboratory analysis. It is possible that other factors influence diet selection. Compared with other herbivores in the zone, the vicuña has a diet that is similar or superior in terms of protein content. Comparative studies are necessary on digestibility for this to be conclusive.

Un herbívoro en la Puna

El manejo de la fauna silvestre en sus tres aspectos de conservación, uso sostenido y control requiere de un claro conocimiento de la alimentación y nutrición de las poblaciones naturales (Robbins, 1983). La comprensión de aspectos ecológicos de las especies como su dieta en el ambiente y la calidad del mismo contribuyen a su conservación y manejo.

En este capítulo se analizan aspectos de las estrategias alimentarias de las vicuñas en su ambiente natural de la puna o altiplano sudamericano, semi-desierto hostil para la vida silvestre. En este, los animales deben desarrollar adaptaciones para sobrevivir en un clima seco y frío. Entre otras habilidades, deben ser eficientes en la obtención de la energía necesaria para soportar la rigurosidad del clima en un ambiente que ofrece pocos recursos alimentarios.

El alimento de los herbívoros, aún en ambientes más benignos, se caracteriza por una baja oferta de nutrientes, tanto en variedad como en cantidad, en comparación con animales con otro tipo de dieta, como en el caso de los carnívoros (Crawley, 1983). En los desiertos, los herbívoros deben desarrollar estrategias todavía más eficientes de aprovechamiento de los recursos alimentarios, ya que la oferta de vegetación de calidad es normalmente muy pobre. Estas estrategias son tanto fisiológicas (desarrollo de un sistema digestivo que optimice el procesamiento de los alimentos) como conductuales (habilidad en la selección de los sitios de alimentación y en la selección de los componentes de la dieta).

En la puna o altiplano se reconocen dos grandes categorías de ambientes, que corresponden a dos tipos de áreas de alimentación de los camélidos: ambientes de estepa y de vega o bofedal. La cobertura vegetal de la estepa es pobre, en su mayoría dominada por gramíneas dispuestas en matas, o por arbustos resinosos y espinosos de bajo porte (Cabrera, 1957). Las vegas (en otros países andinos denominados bofedales) son sitios asociados a ríos y lagunas, con una humedad edáfica mayor que otros ambientes de la puna. Esto hace que sean sectores que presentan una alta cobertura vegetal, con predominio de hierbas

pequeñas en rosetas y cojín, y graminoides de zonas húmedas (Fairbairn et al., 2001). Además, la puna es una región con una muy marcada estacionalidad en las precipitaciones. Llueve entre los meses de noviembre-marzo, por lo que existe un largo período de seca. Los dos tipos de ambientes responden en forma diferente a esta estacionalidad. Las vegas, por estar asociadas a cuerpos de agua, logran mantener una calidad de la vegetación relativamente constante a lo largo del año, ya que existe un aporte subterráneo de agua. Las estepas, en cambio, sufren marcadamente la falta de agua, y su vegetación está adaptada a reproducirse en el período más benigno. Es por eso, que tanto la fructificación de las gramíneas como la brotación de los arbustos de la estepa ocurre en el verano y el otoño (Flores et al., 1985).

Los animales herbívoros de la Puna, como la vicuña, deben responder eficientemente a estas variaciones espaciales y temporales en la oferta de recursos para poder cubrir sus requisitos de manutención y reproducción.

Esta revisión analiza la importancia relativa de vegas y estepas como fuentes de recursos alimentarios para la vicuña. Las vegas han sido postuladas como hábitats con un alto uso por parte de los ungulados que habitan la puna, a causa de que ofrecen una fuente de agua y alimento de alta calidad disponible durante todo el año (Villalba, 2003; Vilá y Cassini 1993; Cajal y Amaya, 1985; Reiner y Bryant, 1986; Ménard, 1984, Franklin, 1982). En base a estos estudios, se espera que las vicuñas sean más frecuentemente observadas en las vegas que en otros ambientes y que su dieta esté compuesta principalmente por especies vegetales características de estos sitios. Sin embargo, existe una hipótesis alternativa que propone que las estepas mejoran su calidad forrajera en verano y otoño (período de lluvias) y por lo tanto las vicuñas tendrían una estrategia mixta, modificando su respuesta a lo largo del año, y entre años lluviosos y no lluviosos, aprovechando los períodos en los que la vegetación esteparia ofrece alimento de mejor calidad nutricional. Las vicuñas serían los ungulados mejor preparados para adoptar esta estrategia mixta ya que tienen adaptaciones para un mejor aprovechamiento de la vegetación esteparia. Bajo esta hipó-

tesis se espera que la vegetación de estepa domine la dieta de verano y otoño mientras que en invierno y primavera (períodos secos) esté compuesta principalmente por vegetación de vega.

Qué plantas comen las vicuñas

La mayoría los estudios realizados hasta la fecha se refieren a la composición taxonómica de la dieta de las vicuñas (Ménard, 1984; Arriaga et al., 1989; Cajal, 1989; Aguilar et al., 1995), pero poco ha sido lo realizado en función de la composición química (Cajal, 1989; Aguilar et al., 1995).

Los pastos naturales constituyen en cuanto a preferencia, la fuente más importante de nutrientes en la alimentación de los camélidos, incluyendo las vicuñas (San Martín, 1991). Wheeler (1991) y Aguilar et al. (1995) mencionan a la vicuña como una especie pastoreadora, principalmente de gramíneas perennes, o como ramoneadora de pequeños arbustos (Franklin, 1983; Pujalte y Reca, 1985; Cajal 1989).

Los primeros datos sobre la dieta de la vicuña se obtuvieron a partir de observaciones directas, realizadas en Perú, indicando que los principales componentes serían especies vegetales del grupo de las gramíneas, del género *Deyeuxia*, *Festuca*, *Poa* y *Stipa* (Koford, 1957). Posteriormente Franklin (1983) aporta datos referidos a la palatabilidad de algunas plantas para las vicuñas y la calidad ambiental por medio de un estudio de productividad. Ménard (1984) incorporó el análisis microhistológico para describir el régimen alimentario de las poblaciones de vicuñas en el mismo sitio, en un período de sequía. En respuesta a las condiciones del ambiente, las vicuñas tendrían un régimen alimentario muy diverso, utilizando al máximo los recursos del medio. En dicho trabajo se presentaron además los primeros datos respecto de la calidad de dieta, indicando que las vicuñas consumirían aquellas partes de las plantas más ricas en nutrientes.

Cajal (1989) estudió la dieta de vicuñas y guanacos simpátricos en la reserva de San Guiller-

mo (San Juan, Argentina), y encontró que, a diferencia de los guanacos, las vicuñas no tendrían dietas tan diversas: estarían basadas principalmente en hierbas y pastos cortos, resultando el género *Stipa* el constituyente principal de la dieta, seguido por las especies vegetales del género *Oxychloe* (presente solo en vegas de elevada altura) y del género *Nassella*; se destacan además cactáceas, *Maihueniopsis* y arbustos del género *Adesmia* y *Verbena*.

Por su parte, Aguilar et al. (1995), en un estudio realizado en Abra Pampa, Jujuy, estimó la composición botánica de la dieta de la vicuña durante dos épocas del año en un ambiente de vega. El estudio se realizó en épocas donde la fenología y disponibilidad de la vegetación producían cambios significativos en la selectividad de la dieta. Las vicuñas sólo se alimentaron de monocotiledóneas (principalmente gramíneas) en ambas estaciones, y no se alimentaron de otras especies vegetales nutritivas presentes en la vega.

Respecto a la fisiología, las vicuñas son *Artiodactilos Tilópodos* rumiantes, pero a diferencia de los demás ungulados miembros del *Suborden Ruminantia* (como *Bóvidos* y *Cérvidos*), poseen tres compartimentos estomacales en lugar de cuatro. Además, la concentración de microorganismos es mayor en camélidos comparado con otros rumiantes (Jouany, 2000). Esto les confiere características especiales a su fisiología digestiva que les permite nutrirse en áreas donde el alimento es poco disponible y los nutrientes son diluidos por carbohidratos estructurales que dificultan su digestión (San Martín y Bryant, 1989). Con respecto a la digestibilidad, se han realizado varios estudios con camélidos domésticos, pero poco ha sido lo realizado con vicuñas. Dichos estudios indican que los camélidos muestran muchas diferencias con otros rumiantes del orden *Artiodactyla* siendo muchos los factores (pH ruminal, eficiencia en el reciclado de nitrógeno, la alta concentración de ácidos grasos volátiles en los primeros dos estómagos) que determinan la habilidad para digerir forrajes de elevado contenido de fibra (López et al., 1998). Los camélidos muestran adaptaciones fisiológicas al forraje de ambientes secos, en especial pastos. En comparación con los ovinos, poseen

una alta eficiencia para digerir plantas con metabolismo C4, plantas con un alto contenido de pared celular y baja concentración de nitrógeno (Sponheimer et al., 2003). Estudios basados en evidencia zoo-arqueológica y datos basados en taxonomía molecular indican que las alpacas derivarían de las vicuñas, y que la domesticación de guanacos dió origen a las llamas (Wheeler, 1995). Por lo tanto es esperable encontrar mayores similitudes en cuanto a comportamiento de forrajeo entre los ancestros silvestres y sus variantes domésticas (entre vicuñas y alpacas y entre guanacos y llamas) .

Interacciones tróficas entre vicuñas y otros ungulados

En muchos sectores de la puna, principalmente en aquellos con gran acceso a fuentes de agua, las vicuñas comparten el territorio con los animales domésticos de los pobladores locales. Por lo tanto, sumado a las limitaciones de carácter natural, las vicuñas también deben enfrentarse al problema de la competencia con animales domésticos, tanto camélidos (llamas) como introducidos (vacas, ovejas, cabras, burros y caballos). Debido a la pobreza del ambiente, los pobladores locales desarrollan estrategias de pastoreo de su ganado orientadas a aprovechar al máximo la oferta forrajera del lugar (Sotomayor, 1990). El sobrepastoreo es común en la puna (Braun Wilke et al., 1999; Céspedes et al., 2003; Alzérreca et al., 2003; Escalier et al., 2003; Bautista et al., 2003), y afecta la disponibilidad de vegetación rica en calidad para los animales silvestres.

En comparación con otros ungulados, los camélidos son pastoreadores de bajo impacto ambiental (Baied y Wheeler, 1993); la estructura y forma de sus labios hendidos y de sus dientes les permiten ser altamente selectivos en cuanto a las partes de las plantas que consumen, pudiendo cortar en vez de arrancar, permitiendo el pronto rebrote, lo que, al igual que la estructura digitigrada con almohadillas plantares de sus patas, resultan factores poco impactantes en términos del suelo y de la vegetación (Vilá, 1999).

La presencia de ganado doméstico puede afectar la distribución de las vicuñas por un efecto directo de reducción de la cantidad o calidad de alimento disponible, o por efectos indirectos, producto de la perturbación provocada por la presencia de personas o perros (Arzamendia y Vilá, 2003; Villalba, 2003). Franklin, (1983) sugiere que las vicuñas realizan un ajuste del tamaño del grupo familiar para compensar la presencia de domésticos, ya que el número de vicuñas que utilizan los territorios de alimentación está relacionado con el tamaño del territorio y el contenido de alimento total dentro de él. Otros trabajos evidencian una distribución negativa entre ruminantes domésticos y vicuñas (Borgnia, com. pers).

Cómo se estudia la calidad de la dieta de los herbívoros

La calidad nutricional de un alimento está determinada por los tipos y cantidades de nutrientes que contiene, mientras que la calidad de la dieta está dada por la habilidad del animal para digerir y utilizar esos nutrientes (Haufler y Servello, 1996). En los herbívoros, son muchos los factores que condicionan la calidad de la dieta: la ingestión de alimento (búsqueda, defensas estructurales de las plantas), la accesibilidad a los nutrientes (digestibilidad, contenido de fibra, concentración de agentes complejantes) y la concentración de compuestos secundarios en las plantas (Nagy y Haufler, 1980). Por ejemplo, todas las especies vegetales declinan en contenido de nutrientes a medida que avanza su estado fenológico y, además, los nutrientes no se distribuyen en forma equitativa en todas las partes de la misma planta (Florez et al., 1985). De esta manera, establecer la calidad de la dieta de un animal es un trabajo difícil y complejo, y no existe un índice general que refleje dicha combinación de variables (Crawley, 1983).

Actualmente existen diversas técnicas a fin de obtener muestras para evaluar la calidad de la dieta en animales silvestres y domésticos. Dependiendo de las condiciones de trabajo se puede optar por una u otra herramienta, teniendo en cuenta las ventajas y limitaciones de cada una de ellas. Debido a que tanto la fistu-

lación esofágica como la determinación de nitrógeno ruminal no son una alternativa posible en el caso del estudio de una población silvestre en su ambiente natural, el análisis de la calidad de la dieta requiere de otras medidas directas (observaciones) o indirectas (análisis fecal), en forma simultánea con determinaciones de los atributos nutritivos de los componentes de la misma (Leslie y Starkey, 1985). Dado que las características químicas del material fecal pueden relacionarse con la cantidad y calidad del alimento ingerido, y debido a que la obtención de muestras fecales es relativamente simple y poco costosa, el estudio de la calidad de la dieta a través del análisis de las heces es claramente ventajoso en comparación con la fistulación o las muestras de rumen, que en algunos casos implican el sacrificio de los animales (Holechek et al., 1982). La tabla 1 resume las ventajas y desventajas de utilizar las heces para realizar estudios de dieta.

Como el nitrógeno es el componente esencial de las proteínas, elementos de alto valor nutricional, el contenido de nitrógeno en las heces es el indicador de calidad de dieta más frecuentemente usado (Leslie y Starkey, 1985, Hodgman et al., 1996); y ha sido utilizado para evaluar la calidad proteica de las dietas de numerosas especies de rumiantes, tanto de animales silvestres de libre pastoreo como de domésticos (Arman et al., 1975; Holloway et al., 1981; Leslie y Starkey, 1985, 1987; Irwin et al., 1993; Hodgman et al., 1996; Blanchard et al., 2003), así como también de especies no rumiantes (Branch y Sosa, 1994; Guichón et al., 2003). El uso de este componente como índice está basado en dos evidencias: (1) el nitrógeno fecal se correlaciona positivamente con el nitrógeno de la dieta y (2) la digestibilidad de la

materia seca se correlaciona positivamente con el contenido de nitrógeno del alimento (Robbins, 1983). Varios investigadores han encontrado altas correlaciones entre la proteína dietaria y el nitrógeno fecal (Mubanga et al., 1985; Leslie y Starkey, 1985; Wofford et al., 1985). Otros indicadores químicos de calidad son la concentración de fibra y lignina, en una correlación negativa. Las paredes celulares vegetales están compuestas principalmente por celulosa y hemicelulosa, con cantidades variables de lignina (Nagy y Haufler, 1980). Debido a que la lignina forma una compleja estructura con la celulosa, influye sobre la digestibilidad de la planta y la accesibilidad a los nutrientes (Bach Knudsen, 2001). Cuanto mayor es el contenido de lignina menor es la digestibilidad de la hemicelulosa y celulosa, aún para los rumiantes (Robbins, 1983).

Para concluir, el nitrógeno fecal así como otros indicadores de la calidad de la dieta deben analizarse con precaución ya que varía debido a las diferencias en la selección de dieta, anatomía y ecofisiología de los diferentes herbívoros, y a lo complejo de las relaciones entre los constituyentes fecales (provenientes o no del alimento ingerido). Sin embargo, este parámetro tiene un alto valor potencial como herramienta para el manejo animal y para investigar los procesos de selección de dieta en los herbívoros.

A continuación se expone un estudio de calidad de dieta de vicuñas en la puna seca catamarqueña. El objetivo general de este trabajo es aportar nuevos conocimientos al estudio de la dieta de la vicuña y al uso de indicadores de calidad nutricional en mamíferos herbívoros silvestres, tomando como modelo a esta especie en su ambiente típico: la puna.

Tabla 1. Resumen de las principales ventajas y desventajas del uso de heces para estudios de dieta.

Ventajas	Desventajas
<ul style="list-style-type: none"> ■ Es relativamente fácil y económico. ■ Provee un tamaño muestral mayor que otros métodos. ■ No requiere la manipulación de animales. ■ Existe relación entre la mayoría de los componentes fecales y los mismos en el alimento ingerido. 	<ul style="list-style-type: none"> ■ En casos de baja ocurrencia dificultad de coleccionar un número suficiente de muestras frescas. ■ Según el sitio de recolección, rápida descomposición de las heces. ■ Efectos ambientales o de actividad de insectos o microbios pueden afectar la composición química de las muestras.

Estudio de calidad de dieta en vicuñas

Benitez (2005) realizó un estudio de calidad de dieta en la Reserva de Laguna Blanca, Catamarca. En dicho trabajo se analizó la composición química de la dieta de vicuñas bajo libre pastoreo en sitios de vega y estepa, así como la calidad de la vegetación en ambos ambientes, al final de una estación húmeda. Se pusieron a prueba las dos hipótesis antes mencionadas. Es decir, si las vegas son el ambiente más importante a lo largo de todo el año, se esperaba encontrar que la dieta de las vicuñas que se alimentaban en las vegas tuviera una mejor calidad de dieta que las que se alimentaban en la estepa. En cambio, si la vegetación de estepa representa un recurso estacional aprovechable por la vicuña, se esperaba el patrón opuesto. También se comparó la composición química de la dieta de las

vicuñas con las de las dos especies más abundantes de ungulados domésticos en el lugar: las ovejas y los burros. Se puso a prueba la hipótesis de que las vicuñas obtienen mejor calidad de dieta que los animales domésticos que comparten los mismos recursos, debido a que tendrían adaptaciones de su fisiología digestiva para el mejor aprovechamiento de la vegetación puneña.

Se seleccionaron cuatro vegas y cinco sitios de estepa dentro del área de estudio (Figura 1). En cada una de las vegas se recolectaron muestras de heces frescas de vicuñas, animales domésticos (ovejas) y asilvestrados (burros). La toma de muestras se realizó a finales del mes de mayo del año 2002.

Para estimar la calidad nutritiva de la vegetación de las vegas y de las estepas se realizó una cosecha por especie en dichos ambientes. También se determinó la disponibilidad de la

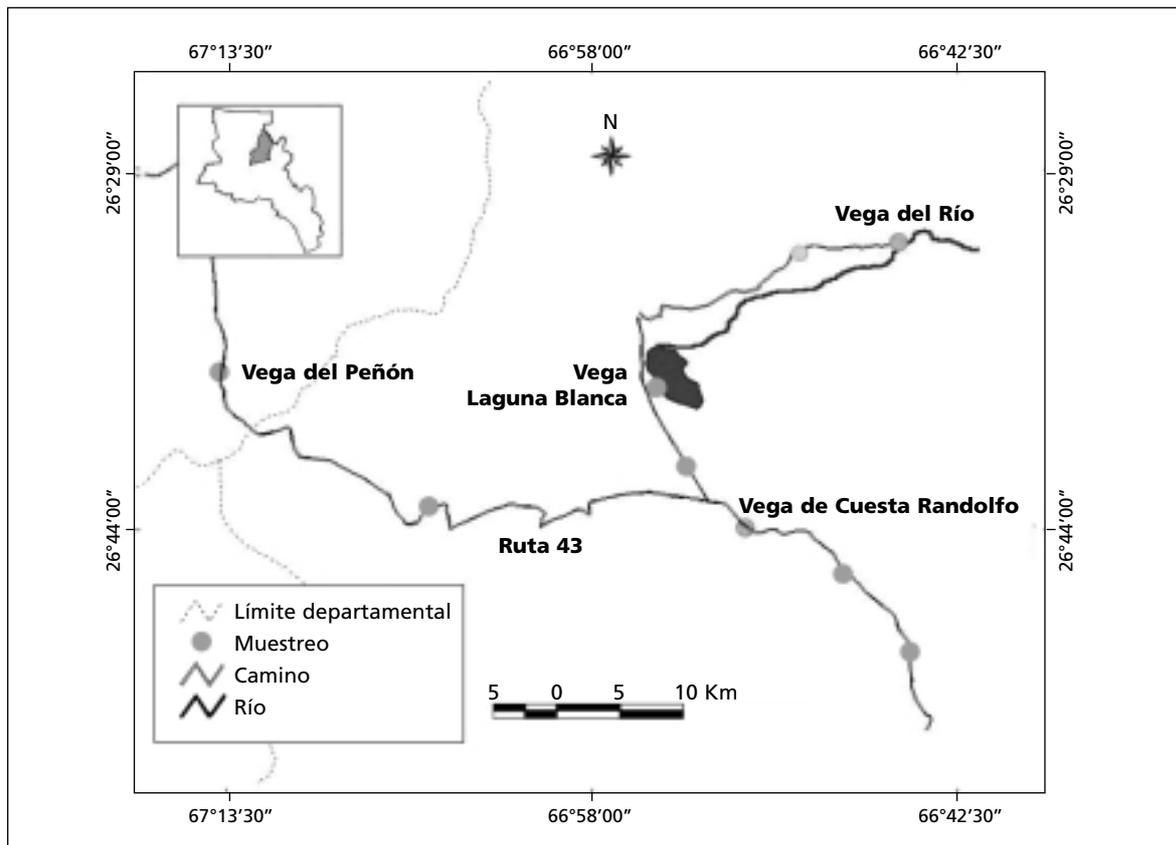


Figura 1. Mapa del área de estudio. Se indican los sitios de vega y estepa muestreados en la Reserva de Laguna Blanca, Catamarca.

vegetación (como % de cobertura) en los sitios de muestreo. La cantidad de nitrógeno presente en las muestras de heces y vegetación se determinó utilizando la técnica de Kjeldahl (AOAC, 1980). Para evaluar la cantidad de fibra y lignina presente en las muestras de heces y vegetación se utilizó el análisis

de Van Soest (Van Soest, 1967; Goering y Van Soest 1970; Van Soest et al., 1991).

Los resultados en cuanto a contenido nutricional y porcentajes de consumo obtenidos para las especies vegetales halladas en Laguna Blanca pueden observarse en la Tabla 2.

Tabla 2. Composición química (%) y consumo (% frecuencia relativa en las heces) de las especies vegetales en la Reserva Laguna Blanca. Tipo: grupo taxonómico y forma vital, D-A (dicotiledónea, arbusto), D-H (dicotiledónea hierba), M-G (monocotiledónea, gramínea), M-G' (monocotiledónea graminoide). Amb: ambiente, E (estepa) y V (vega).

Especie	Tipo	Amb	Consumo	Proteína	Fibra neutra	Fibra ácida	Lignina
<i>Acantholippia salsoloides</i>	D-A	E	5,4	7,4	55,7	37,5	16,8
<i>Adesmia horrida</i>	D-A	E	2,8	6,2	47,5	44,4	20,5
<i>Atriplex aff. argentinensis</i>	D-A	E	0,0	6,5	35,3	18,2	9,7
<i>Ephedra breana</i>	D-A	E	0,1	4,9	53,6	52,0	17,6
<i>Fabiana densa</i>	D-A	E	0,1	8,4	39,0	31,9	13,9
<i>Gochnatia glutinosa</i>	D-A	E	0,1	9,0	-	-	-
<i>Junellia seriphioides</i>	D-A	E	0,0	4,3	47,1	41,8	-
<i>Parastrephia sp.</i>	D-A	V	8,0	7,0	32,9	28,9	17,0
<i>Senecio filaginoides</i>	D-A	E	0,0	11,9	19,9	12,5	5,7
<i>Arenaria catamarcensis</i>	D-H	V	0,0	12,6	-	28,4	15,8
<i>Baccharis acaulis</i>	D-H	V	1,2	3,8	41,5	30,1	15,4
<i>Aristida cfr. subulata</i>	M-G	E	0,8	4,3	73,0	39,5	8,3
<i>Cortadera rudiuscula</i>	M-G	V	0,4	2,9	82,3	47,9	14,6
<i>Deyeuxia brevifolia</i>	M-G	V	2,6	5,7	72,6	40,7	16,0
<i>Distichlis humilis</i>	M-G	V	22,1	4,1	40,0	40,0	15,7
<i>Distichlis spicata</i>	M-G	V		8,1	-	35,8	10,6
<i>Festuca argentinensis</i>	M-G	V	8,2	3,8	67,6	51,9	7,7
<i>Panicum chloroleucum</i>	M-G	E	25,2	1,6	76,5	59,6	24,2
<i>Sporobolus rigens</i>	M-G	E	0,7	2,9	71,7	41,4	15,5
<i>Stipa frigida</i>	M-G	E	18,5	7,7	75,5	40,5	8,0
<i>Stipa vaginata</i>	M-G	E		3,3	75,1	43,8	10,2
<i>Eleocharis albibracteata</i>	M-G'	V	0,1	9,9	68,7	39,9	16,9
<i>Juncus cfr. inbricatus</i>	M-G'	V	8,8	4,5	76,4	37,8	4,1
<i>Amphiscirpus nevadensis</i>	M-G'	V	0,2	2,5	61,6	35,9	12,8

Tabla 3. Composición química (% promedio) de los grupos de plantas.

Grupo	Proteína	Fibra neutra	Fibra ácida	Lignina
Dicotiledóneas	6.8	44.1	35.9	15.8
Hierbas	8.2	41.5	29.3	15.6
Arbustos	7.5	41.4	32.3	14.8
Monocotiledóneas	4.8	70.0	42.4	12.6
Gramíneas	4.4	70.5	44.1	13.1
Graminoides	5.6	68.9	37.9	11.3

De las 24 especies analizadas, solo algunas son consumidas por las vicuñas en Laguna Blanca (Borgnia, com. pers.). Los arbustos presentaron en general alta concentración de proteínas (Tabla 3) y baja de fibra en comparación con otros tipos vegetales (gramíneas, graminoides). Al contrario, las gramíneas presentaron en general baja concentración de proteínas y alta de fibra. Los valores medios de proteína de los arbustos son coincidentes con los presentados en otros trabajos (El-Shatnawi y Mohawesh, 2000; Genin et al., 1995; Aguilar et al., 1995).

Sin embargo, los arbustos son considerados como especies de bajo valor forrajero ya que la presencia de espinas o compuestos secundarios (taninos, alcaloides, resinas, etc.) los hacen poco palatables (Genin et al., 1995). La especie *A. horrida* por ejemplo es uno de los pocos arbustos consumidos por los animales en Laguna Blanca (www.unca.edu.ar/LB/Reserva_de_Biosfera.htm, Borgnia, com. personal), pero su contenido de proteína es bajo (entre un 25% a 45% menor) en comparación con el de otros arbustos, como *S. filaginoides*, *G. glutinosa* y *F. densa*. Teniendo en cuenta que la determinación de proteína bruta parece ser un estimador razonable del valor nutritivo de una planta (Somlo et al., 1985, Genin et al., 1995; San Martín y Bryant, 1989) y que los arbustos en general son poco consumidos por los camélidos (Ménard, 1984; Cajal, 1989; Bryant y Farfan 1984; Reiner y Bryant, 1986), otros factores ya especificados afectan su palatabilidad (Genin et al., 1995; Gordon 2003), y pueden ser la principal razón de su baja presencia en la dieta de la vicuña.

Las gramíneas, usualmente consideradas de alto valor forrajero (Aguilar, 1995; Genin et al., 1995; Sotomayor 1990) presentaron, al contrario, un bajo contenido de proteínas y alto de fibra. Una de las especies que más ha sido mencionada como apetecible y palatable (www.unca.edu.ar/LB/Reserva_de_Biosfera.htm) es la *Festuca ortophylla*. En este estudio se ha analizado otra especie del mismo género presente en Laguna Blanca, la cual alcanzó bajos valores en el presente trabajo. Notablemente, otra de las especies mencionada como buena forrajera, presentó el valor más bajo de proteína encontrado para este estudio (*Panicum chloroleucum*), teniendo a su vez uno de los mayores contenidos de constituyentes estructurales. Un factor que quizás explique la fuerte presencia de estas gramíneas en la dieta de la vicuña es que estas especies presentan una alta biomasa, con una baja variación anual. Las plantas de género *Stipa*, también han sido mencionadas como altamente apetecibles pudiendo alcanzar valores variables de proteína (*Stipa frigida*, 7,7%; *Stipa vaginata*: 3,3%). Por otra parte, en un estudio realizado en Jujuy (Aguilar et al., 1995) se ha mencionado que *D. humilis* es consumida por la vicuña en las vegas durante la época húmeda en una proporción considerable, pero presenta un escaso porte y volumen foliar, siendo la causa de la preferencia un alto contenido de sales (Alzérreca et al., 2003). El caso de *D. humilis* ilustra los diversos factores que pueden operar en la selección de la dieta de los camélidos. En cuanto a los graminoides, la especie *Eleocharis albibracteata*, que se la ha mencionado como una especie de vega preferida por las vicuñas

Tabla 4. Promedio de proteína (%) de los diferentes tipos de vegetación y la ponderación con respecto a la cobertura de cada especie vegetal en ambos ambientes.

	Porcentaje promedio de proteínas	Relativo a cobertura vegetal y suelo desnudo *		Relativo sólo a cobertura vegetal **	
		Prot*cob	% del total	Prot*cob	% del total
Vega					
Arbustos	7,00 ⁺⁺⁺	0,19	4,7	0,25	4,7
Hierbas	8,22 ± 6,22	0,01	0,3	0,02	0,3
Gramíneas	4,92 ± 2,04	3,76	92,9	5,01	92,9
Graminoides	5,63 ± 3,82	0,09	2,1	0,11	2,1
Total		4,05 %		5,39 %	
Estepa					
Arbustos	7,23 ± 2,29	1,68	88,6	5,10	88,65
Hierbas	3,8 ^{****}	0,02	1,0	0,06	1,0
Gramíneas	5,27 ± 3,33	0,18	9,5	0,54	9,5
Graminoides	3,51 ± 1,41	0,02	0,9	0,05	0,9
Total		1,90 %		5,75 %	
Referencias					
Prot*cob: Porcentaje promedio de cada grupo por la cobertura promedio.					
* Porcentaje de suelo desnudo: 24.85 % de suelo desnudo para las vegas y 67.08% para estepas.					
** Se recalcularon los porcentajes de cobertura teniendo en cuenta solo el porcentaje de suelo cubierto por vegetación en cada ambiente.					
+++ Corresponde al valor de una sola especie de arbusto.					
****Corresponde al valor de una sola especie de hierba.					

(Aguilar et al., 1995) presentó uno de los valores más altos de proteína; si bien en la época de muestreo casi no fue consumida cabe mencionar que es una especie que no está presente en todas las vegas de la reserva.

Para comparar la calidad nutricional de la vegetación de los ambientes de estepa y vega fue necesario considerar la disponibilidad de las distintas especies vegetales en dichos ambientes. Los datos de proteína de cada especie vegetal se ponderaron según el porcentaje de cobertura de dichas especies en ambos ambientes. Los resultados se discriminaron por forma vital y se relativizaron según el porcentaje de suelo desnudo (Tabla 4).

En las estepas el mayor aporte de proteínas lo realizan los arbustos (aproximadamente 88%), en cambio en las vegas está dado por las gramíneas (aproximadamente 92%). Si se considera el porcentaje de suelo desnudo se observa una diferencia al comparar ambos

ambientes con un mayor aporte de proteínas en las vegas, y se revierten los resultados aunque con una diferencia menor, cuando solo se considera el suelo cubierto por vegetación. Por lo tanto, si bien en la vega hay una mayor disponibilidad neta, las estepas ofrecerían una mejor calidad de dieta a las vicuñas al finalizar la época húmeda a pesar de su baja cobertura vegetal.

En cuanto al contenido químico en heces, se observa un mayor porcentaje de proteína en las fecas de vicuñas recolectadas en ambientes de estepa (Tabla 5), siendo esta diferencia significativa.

Si bien hubo variaciones en los contenidos de fibra y lignina, estas diferencias no resultaron significativas. Borgnia (com. pers.) encontró para el mismo sitio y período, una mayor proporción de arbustos en las heces de vicuñas recolectadas en ambientes de estepa (24.9%) que en vegas (8.6%). Teniendo en cuenta que

Tabla 5. Promedio de la composición química de las heces expresada en porcentaje de peso seco y valores del test de Student*.

Ambiente	n	Proteína	Fibra Neutra	Fibra ácida	Lignina
Estepa	11	8,5±0,9	63,6±8,3	49,25±6,14	29,25±6,14
Vega	20	7,3±0,7	60,6±7,7	48,71±4,61	31,88±5,34
t		-3,2			
df		28			
p		<0,001	>0,05	>0,05	>0,05

*solo se indicaron los valores significativos

los arbustos poseen un mayor contenido de proteínas, se puede concluir que las vicuñas que se alimentaron en ambientes de estepa tuvieron una dieta de mejor calidad porque se alimentaron de una mayor cantidad de arbustos. Estos resultados son concordantes con lo dicho anteriormente respecto de la oferta proteica vegetal en ambos ambientes. Hay que destacar que este estudio se realizó al final de la temporada de lluvias, momento en que los arbustos de la Puna presentan brotes tiernos con una alta concentración de proteínas (Florez, et al. 1985; Villca y Genin, 1995). Es de esperar que este patrón cambie en la época seca, cuando la calidad de la vegetación esteparia decae y las vicuñas probablemente dependan mayoritariamente de la vegetación de las vegas.

Las heces recolectadas en estepa tuvieron también una importante proporción de fibras, que seguramente fue aportada por las gramíneas consumidas por las vicuñas en ese ambiente, que alcanzó el 75% de la dieta (Borgnia, com. pers).

En resumen, las vicuñas que se alimentan en estepas hacia finales de las estación húmeda obtendrían una dieta con un mayor aporte de proteínas en comparación con las que pastorean en vegas, pero con una cuota similar en cuanto a fibras.

Otros estudios realizados con vicuñas y alpacas han sugerido que estos camélidos pueden tener un cambio en el uso de los ambientes entre la época seca y la húmeda, que estaría determinado por los cambios en la calidad de

la vegetación. Reiner y Bryant (1986), en un estudio de composición botánica y química de la dieta de alpacas realizado en Perú, indican que los animales que forrajean en las zonas esteparias durante la estación seca pueden tener deficiencia en el contenido de nutrientes. Sin embargo, durante los meses de la época de lluvias la calidad de la dieta de las alpacas que se alimentaron en zonas de estepa mostró alto porcentaje de componentes nutritivos. Asimismo, durante esa estación, la composición de la dieta de las alpacas de vegas resultó diferente en relación con la dieta de las alpacas de las estepas. Las primeras consumieron una alta proporción de gramíneas sobre gramíneas y hierbas a diferencia de las del altiplano que se alimentaron de una dieta mas homogénea y mayor proporción de gramíneas. En base a un estudio anual de composición de dieta de vicuñas, Ménard (1984) sugirió que esta especie utiliza al máximo los recursos del medio, siendo probable que modifiquen su respuesta en función de la oferta de alimento, lo que afectaría a su vez la calidad de la dieta. Villalba (2003), en un trabajo de uso de hábitat de vicuñas y alpacas realizado en Bolivia, indica que si bien ambas especies tienden a utilizar las zonas húmedas durante la época seca, existe un mayor uso de zonas de tipo estepa por parte de la vicuña en otros momentos del año. Villalba, sin embargo, atribuye este cambio en el uso del hábitat a la perturbación que sufren los animales frente a la presencia de domésticos, perros y personas, sin tener otros factores en cuenta como la disponibilidad de alimento y calidad del mismo.

Tabla 6. Promedios de cada componente químico (%) en las heces de vicuñas y otros ungulados.

Ambiente	n	Proteína	Fibra Neutra	Fibra ácida	Lignina
Burros	13	5,01± 0,64	65,46 ± 7,83	50,16 ± 6,08	24,82 ± 8,73
Ovejas	9	7,17± 1,35	60,81 ± 6,49	47,42 ± 7,48	28,41 ± 8,43
Vicuñas	18	7,32± 0,75	60,14 ± 7,67	48,35 ± 4,46	31,88 ± 5,35

Por último, se debe tener en cuenta además que las vegas ofrecen una fuente permanente de agua y que las vicuñas son bebedoras obligadas (Franklin 1983). En la época de lluvias, sin embargo, la vegetación en general presenta un mayor contenido de agua, y las lluvias permiten la aparición de charcos y lagunas temporarias que permiten la subsistencia de los animales lejos de las vegas (Sotomayor, 1990). En síntesis, los datos presentados en este estudio apoyan la hipótesis de que las vicuñas utilizarían más la estepa en la época húmeda.

Los resultados obtenidos del análisis químico de las heces de vicuñas y otros animales muestran que existen diferencias entre la composición proteica de las heces de vicuñas, burros y ovejas ($F = 7,14$; $p < 0,00001$) (Tabla 6).

Esta diferencia resultó altamente significativa entre vicuñas y burros y entre ovejas y burros (test de Tukey N desigual, $p < 0,0001$) pero no entre vicuñas y ovejas. El porcentaje de ambas fibras, resultó mayor en burros que lo encontrado para las otras dos especies, pero no se obtuvieron diferencias significativas entre estos componentes. Se hallaron diferencias significativas con respecto al porcentaje de lignina entre las tres especies de ungulados. Entre pares de medias, solo hubo diferencias significativas cuando se comparó los valores obtenidos para burros con los hallados para vicuñas ($p < 0,05$, test de Tukey).

El valor de contenido de proteína en las heces es la resultante de la interacción de 2 factores: 1) la ingesta de nitrógeno, factor que incide en forma proporcional en este parámetro y 2) la eficiencia digestiva, que está en una relación inversa con el mismo. Por lo tanto, la integración de estos dos factores (uno creciente y otro decreciente) genera que la interpretación de los resultados sea compleja.

En el caso de los burros (*Perisodáctilos*) se conoce que su capacidad digestiva es menor que la de los rumiantes. Los no rumiantes, sobre todo si el alimento es altamente celulósico, producen células bacterianas durante la fermentación que son excretadas y no son digeridas. Entonces, la explicación acerca de la menor cantidad de proteína encontrada en las heces de estos animales en comparación con las vicuñas y ovejas podría deberse a que los burros están consumiendo plantas de menor calidad. Esta explicación es coherente también con un fenómeno conocido: en general, los ungulados de mayor tamaño (en este caso el burro) son menos selectivos que los ungulados más pequeños (Gordon, 2003; Landau et al., 2000).

Las vicuñas y las ovejas mostraron similares concentraciones de proteínas en sus heces, lo que podría deberse a que: (1) consumen vegetación de calidad similar o (2) una especie consume vegetación de mejor calidad y tiene una mayor eficiencia digestiva que la otra especie, por lo tanto la proporción de nitrógeno en heces es similar.

Para poder discriminar entre estos fenómenos, se debe tener en cuenta la fisiología digestiva de estas especies (Gordon, 2003; Jouany 2000; Hofmann 1989); si bien no existen estudios de digestibilidad en vicuñas, se pueden usar tentativamente los estudios realizados con alpacas que es la especie derivada por domesticación (Wheeler, 1995). Las comparaciones entre alpacas y ovejas indicaron que a bajos o medianos valores de calidad de alimento (como los habitualmente encontrados en la vegetación de la puna), las alpacas tuvieron un mayor coeficiente de digestibilidad de proteína y de fibra (San Martín, 1991, San Martín y Bryant, 1989). Teniendo en cuenta las similitudes anatómico-fisiológicas

entre alpacas y vicuñas, valores similares en cuanto a contenido de proteína en las heces de vicuñas y ovejas no indicarían igual contenido de nutrientes en la dieta. Si las vicuñas efectivamente poseen una mayor eficiencia digestiva de las proteínas que las ovejas, valores similares de nitrógeno fecal indicarían que las vicuñas obtuvieron una dieta de mayor calidad que las ovejas.

Conclusiones

La vegetación nativa de la puna catamarqueña es la base nutricional de la fauna silvestre y del ganado doméstico. Los datos presentados en el estudio en la Reserva Laguna Blanca constituyen una primera aproximación sobre el valor nutritivo de las pasturas del área. Si bien se analizan muestras de vegetación provenientes de una única estación del año, los resultados obtenidos permiten aproximarse a los rangos en los que se encuentran los principales nutrientes, siendo un marco de referencia para futuros estudios acerca de la composición química de los recursos vegetales.

A fines de la estación húmeda las estepas ofrecen una vegetación de mejor calidad que las vegas y si bien poseen una cobertura vegetal relativamente baja, el área que ocupan es mucho mayor que en el caso de las vegas, por lo que representan un recurso de importancia para las vicuñas durante esta época del año. Los resultados de la composición química de las plantas en Laguna Blanca son en general concordantes con los de otros estudios realizados en la puna pero las especies citadas en la bibliografía como altamente consumidas por la vicuña no son las que presentaron la mayor concentración de proteínas en nuestros análisis de laboratorio, por lo que resulta factible que otros factores actúen en la selección de la dieta de esta especie. Respecto al análisis de la composición química de las heces podemos concluir que las vicuñas obtuvieron en las estepas una dieta con una mayor concentración de proteínas, lo que indica que las vicuñas aprovechan, al menos en parte, la vegetación esteparia. Y en comparación con otros herbívoros de la zona, la vicuña obtuvo una dieta de calidad similar o algo superior en cuanto a contenido de proteínas. Son necesarios estudios comparativos sobre digestibili-

dad en la vicuña y en otras especies para obtener resultados concluyentes al respecto.

Los estudios de calidad dieta junto a los de composición botánica se vuelven relevantes para analizar el uso de los recursos alimenticios por parte de los herbívoros que conviven simpátricamente. Además, junto con otros factores como la distribución espacial y el uso del hábitat de los animales, debe analizarse el grado de solapamiento y competencia por las pasturas, para futuras decisiones de manejo y conservación.

En particular, existen tres escenarios posibles para las interacciones entre las vicuñas y los domésticos: a) que ocupen las mismas áreas, b) que estén segregados espacialmente o c) que estén segregados temporalmente. El escenario de las segregaciones es el más relevante desde el punto de vista de la conservación de la vicuña, ya que puede ser una evidencia de impacto negativo del ganado sobre las vicuñas. Como se mencionó anteriormente, los animales domésticos son llevados a pastorear generalmente a las vegas, por lo que analizar las decisiones de los pastores sobre el uso del ganado en este ambiente es fundamental. En Laguna Blanca, se ha observado que al menos en forma simultánea las vicuñas y los animales domésticos no comparten las vegas y a su vez, no se observan domésticos en las estepas demasiado alejadas de las vegas (Borgnia com. pers). Comprender cuáles son los factores que determinan estos patrones de distribución implica saber si los animales prefieren o no los mismos recursos alimenticios, pudiendo entonces haber una interacción directa (por desplazamientos entre animales, perturbación antrópica debido a presencia de pastores o perros) o interacción indirecta (por depleción del forraje).

Estos factores no son mutuamente excluyentes y su efecto puede estar mediado por otros factores como ser la estacionalidad, clima, lluvias y la topografía.

Las vegas, por tener normalmente una fuente constante de agua subterránea, son las comunidades vegetales más estables a lo largo del año. Por lo tanto, la importancia de las vegas como sitios de alimentación u obtención de agua puede ser mayor, por ejemplo, en época de seca y de esa manera, las hipótesis explicativas podrían variar a lo largo del año.

Agradecimientos

Al Lic. E. Frá de la Secretaría del Ambiente de la Pcia. de Catamarca por la gestión realizada para llevar adelante el estudio. A los choferes de la Secretaría del Ambiente de la Pcia. de Catamarca, Sr. Estévez MH y Sr. Centeno RA. A la Lic. B. Aued, el Guardaparque J. Cerutti, al Lic. G. Cassini y al Lic. M. Morales por su colaboración durante el trabajo de campo. A la Familia Villagra, por su hospitalidad y colaboración en la Reserva Laguna Blanca. A la Dra.

M. Arriaga y a R. Gómez Cadret (Profesional CONICET, MACN) por la identificación de especies botánicas. Al Técnico J. Sánchez (UN-Lu) por su colaboración con las determinaciones químicas. A la Dra. B. Vilá por las sugerencias y revisión de este capítulo. Este proyecto fue financiado por la Unión Europea a través del Proyecto MACS, por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de la Argentina a través del PICT99 01-06639 y por la Universidad Nacional de Luján de Argentina.

Bibliografía

- AGUILAR M. G., MARTIN G. O., NEUMANN R. Y E. P. CHAGRA
1995. Estimación de la composición botánica en la dieta de la vicuña (*Vicugna vicugna*) en la puna jujeña. *Revista Argentina de Producción Animal* 15(1): 343-346.
- ALZÉRRECA H., PRIETO G., Y J. LAURA
2003. Utilización de forraje de los bofedales y gramadales en el altiplano y altoandino de Bolivia. In *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos, 1er. Taller internacional de DECAMA* (Eds CIF,FCAY P- UMSS), Vol I, pp 415-421. Potosí, Bolivia.
- AOAC.1980.
Methods of Analysis. *Association of Official Analytical Chemists*, Washington, 1018 p.
- ARMAN P., HOPCRAFT D. Y I. MACDONALD
1975. Nutritional studies on East African herbivores. 2. Losses of nitrogen in the feces. *Br. J. Nutr.* 33:265-275.
- ARRIAGA M., LÓPEZ, M. Y J. FERNANDEZ
1989. Ingesta vegetal en camélidos de la puna jujeña. *XXII Jornadas Argentinas de Botánica*. Resumen.
- ARZAMENDIA Y. Y B. L. VILÁ
2003. Estudios de comportamiento social de vicuñas en la RB Laguna de Pozuelos, Jujuy, Argentina, como línea de base para el manejo sostenible de la especie. In *Memorias del III Congreso Mundial sobre camélidos*, Vol I, pp 187-192. Potosí, Bolivia.
- BACH KNUDSEN K.
2001. The nutritional significance of dietary fiber analysis. *Animal Feed Science and Technology* 90:3-20.
- BAUTISTA J., ESCALIER G., MAMANI, P., COPA S. Y W. MARIN
2003. Productividad de bofedales según carga animal para dos épocas en Ulla Ulla. In *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos*, Vol I, pp 457-460. Potosí, Bolivia.
- BAIED C. A. Y J. C. WHEELER
1993. Evolution of high Andean puna ecosystems: environment, climate, and culture change over the last 12,000 years in the central Andes. *Mountain Research and Development*.13(2): 145-156.

- BENITEZ V.
2005. Tesis de Licenciatura "Calidad de dieta de la vicuña (*Vicugna vicugna*) en la Reserva de Laguna Blanca, Catamarca". Departamento de Ciencias Básicas. Universidad Nacional de Luján. Buenos Aires, Argentina.
- BLANCHARD P., FESTA-BIANCHET M., GAILLARD, J. M. Y J. T. JORGENSON
2003. A test of long-term fecal nitrogen monitoring to evaluate nutritional status in bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 67(3) : 477-484.
- BRANCH L. C. Y R. A. SOSA
1994. Foraging behavior of the plains vizcacha, *Lagostomus maximus* (Rodentia: Chinchillidae), in semi-arid scrub of Central Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3: 96-99.
- BRAUN WILKE R. H., PICHETTI, L. P. E. Y B. S. VILLAFÁÑE
1999. Pasturas montanas de Jujuy. *Fac. Cs. Agrarias. Univ. Nac. de Jujuy, Argentina.*
- BRYANT F. C. Y R. D. FARFAN
1984. Dry season forage selection by alpaca (*Lama pacos*) in Southern Peru. *Journal of Range Management* 37: 330-333.
- CABRERA A. L.
1957. La vegetación de la Puna Argentina. En: *Revistas de Investigaciones Agrícolas*, Tomo XI, N° 4.
- CAJAL J. L. Y J. N. AMAYA (Eds.)
1985. Estado actual de las investigaciones sobre camélidos en la República argentina. SECYT, Programa Nacional de Recursos Naturales Renovables, Buenos Aires.
- CAJAL J. L.
1989. Uso de hábitat por vicuñas y guanacos en la Reserva de Biósfera San Guillermo. *Vida Silvestre Neotropical* 2(1): 21-31.
- CÉSPEDES J., ALZÉRRECA H, PRIETO G. Y J. LAURA
2003. Intercambio ingreso/carga animal en bofedales de Ulla Ulla. In *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos, 1er. Taller internacional de DECAMA* (Eds CIF,FCAY P- UMSS), Vol I, pp 461-466. Potosí, Bolivia.
- CRAWLEY M. J.
1983. Herbivory. The dynamics of Animal-Plant Interactions. *Studies in Ecology* vol. 10. (ed por, D. J. Anderson, Greig-Smith, P. y F Pitelka). pp: 180-209.
- EL-SHATNAWI M. J., Y Y. M. MOHAWESH
2000. Seasonal chemical composition of saltbush in semiarid grasslands of Jordan. *J. Range. Manage.* 53 : 211-214.
- ESCALIER G., PARI E., COPA S. Y W. MARIN
2003. Evaluación de las características físico-químicas de suelos y agua de bofedales de dos comunidades de la provincia Franz Tamayo del departamento de la Paz. In *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos*, Vol I, pp 491-494. Potosí, Bolivia.
- FAIRBAIRN J., PRESTON D., PANIAGUA N., MAAS G., YEVARA M. Y S. BECK
2001. Pastoreo y cambios ambientales en el altiplano de Tarija. En: *Historia, Ambiente y Sociedad en Tarija, Bolivia*. (ed. por D. Preston, N. Paniagua, y S. Beck). Editorial Instituto de Ecología.
- FLOREZ A., MALPARTIDA E., BRIANT F. C. Y E. P. WIGGERS
1985. Nutrition content and phenology of cool-season grasses of Peru. *Grass and Forage science* 40 : 365-369.
- FRANKLIN W. L.
1982. Biology, ecology and relationship to man of the South American Camelids. In: *Mammalian biology in South America*. (ed. Por M.A. Mares y H.H. Genoways). Pp 457-489. Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publication 6, University of Pittsburgh, Linesville.

- FRANKLIN W.
1983. Contrasting Sociologies of South America's Wild Camelids: the Vicuña and the Guanaco. *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. (ed por J.F. Eisenberg y D.G. Kleiman), pp. 573-629. Special Publication of American Society of Mammalogists 7.
- GENIN D., ABASTO P. Y M. TICHIT
1995. Composición química y degradabilidad de forrajes nativos. II. Comportamiento alimenticio. En: Rev. *WAIRA PAMPA. Un sistema pastoril camélidos-ovinos del altiplano árido boliviano*. Ed. ORSTOM. CONPAC-Oruro-IBTA. p 131-142.
- GOERING H. K. Y P. J. VAN SOEST
1970. Forage fiber analysis (apparatus, reagent, procedures and some applications). *Agric. Handbook*, USDA, 379 p.
- GORDON I. J.
2003. Browsing and grazing ruminants: are they different beast?. *Forest Ecology and Management* 181:13-23.
- GUICHÓN M. L., BENITEZ V. V., ABBA, A., BORGIA, M. Y M. H. CASSINI
2003 Foraging behaviour of coypus *Myocastor coypus*: why do coypus consume aquatic plants? *Acta Oecologica* 24:241-246.
- HAUFLER J. B. Y F. A. SERVELLO.
1996. Techniques for wildlife nutritional analyses. In : *Reserch and management techniques for wildlife and habitat*. (ed. por A. T. Bookhout) pp 307-318. Fifth edition revised. Maryland.
- HODGMAN T. P., DAVITT, B. B. Y J. R. NELSON
1996. Monitoring mule deer diet quality and intake with fecal indices. *J. Range. Manage.* 49 : 215-222.
- HOFMANN R. R.
1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- HOLECHEK J. L., VAVRA M. Y D. ARTHUN
1982. Relationships between performance, intake, diet nutritive quality and fecal nutritive quality of cattle on mountain range. *J. Range. Manage.* 35: 741-744.
- HOLLOWAY J. W., ESTELL R. E. Y W. T. BUTTS JR.
1981. Relationships between fecal components and forage consumption and digestibility. *J. Anim. Sci.* 52 : 836 :848.
- IRWIN L. L., COOK J. G., MCWHIRTER D. E., SMITH S. G. Y E. B. ARNETT
1993. Assessing winter dietary quality in bighorn sheep via fecal nitrogen. *J. of Wild Manage* 57:413-421.
- JOUANY J. P.
2000. La digestion chez les camélidés comparaison avec les ruminants. *INRA Prod. Anim.* 13 (3): 165-176.
- KOFORD C. B.
1957. The vicuña and the puna. *Ecological Monographs.* 27 (2): 153-219.
- LANDAU S., PEREVOLOTSKY A., BONFIL D., BARKAI D. Y N. SILANIKOVE
2000. Utilization of low quality resources by small ruminants in Mediterranean agro-pastoral systems: the case of browse and aftermath cereal stubble. *Liv. Pro. Sci.* 64: 39-49.
- LESLIE D. M. Y E. E. STARKEY
1985. Fecal indices to dietary of cervids in old-growth forests. *Journal of Wildlife Management.* 49:142-146.

- LESLIE D. M. Y E. E. STARKEY
1987. Fecal indices to dietary quality a reply. *Journal of Wildlife Management*. 51:321-325
- LÓPEZ A., MAIZTEGUI J. Y R. CABRERA
1998. Voluntary intake and digestibility of forages with different nutritional quality in alpacas (*Lama pacos*). *Small Ruminant Research* 29: 295-301
- MÈNARD N.
1984. Le régime alimentaire des vigognes (*Lama vicugna*) pendant une période de sècheresse. *Mammalia* 48 (4): 529-539.
- MUBANGA G., HOLECHEK J. L., VALDEZ R. Y S. D. SCHMNITZ
1985. Relationships between diet and fecal nutritive quality in male deer. *Southwestern Natur.* 30:573-578
- NAGY J. G. Y J. B. HAUFLER
1980. Nutrición de los animales silvestres. En: *Manual de Técnicas de Gestión de vida silvestre* (ed por R. Rodríguez), pp. 135-147. 4ª Edición.
- PUJALTE J. C., A. A. RECA
1985. Vicuñas y guanacos, distribución y ambientes. Pp.25-49, En: *Estado actual de las investigaciones sobre camélidos en la República Argentina*. . Eds: J. Amaya y Cajal, J.L. Programa Nacional de recursos renovables, Secretaría de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires, 338 p.
- Reiner R. y F. C. Bryant
1986. Botanical composition and nutritional quality of alpaca diets in two andean rangeland communities. *J. Range. Manage.* 39 : 424-427.
- ROBBINS C. T.
1983. Wildlife feeding and nutrition. *Academic Press*, New york, NY, 343 p.
- SAN MARTIN F.
1991. Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos. Alimentación y Nutrición. (ed. por Saúl Fernandez Baca). Santiago, Chile. pp.215-261
- SAN MARTIN F. Y F. C. BRYANT
1989. Nutrition of domesticated south american llamas and alpacas. *Small Ruminant Research* 2: 191-216
- SOMLO, R., DURAÑONA C. Y R. ORTIZ
1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Rev. Arg. Prod. Anim.* Vol5 9-10: 589-605
- SOTOMAYOR M.
1990. Tecnología campesina en el pastoreo Altoandino. Proyecto alpacas. *INIAA-CORPUNO*. Puno. Perú. 141 p.
- SPONHEIMER M., ROBINSON T., ROEDER B., HAMMER J., AYLIFFE L., PASSEY B., CERLING T., DEARING D. Y J. EHLERINGER
2003. Digestion and passage rates of grass hays by llamas, alpacas, goats, rabbits, and horses. *Small Ruminant Research* 48: 149-154.
- VAN SOEST J. P.
1967. Development of a comprehensive system of feed analysis and its application to forages. *J. Anim. Sci.* 26:119
- VAN SOEST P. J., ROBERTSON, J. B. Y B.A. LEWIS
1991. *Journal of Dairy Science* 74: 3583-3597.
- VILÁ B. L Y M. H. CASSINI
1993. Summer and autumn activity patterns in the vicuña. *Studies on Neotropical and Environment* 28(4): 251-258

- VILÁ B. L.
1999. La importancia de la etología en la conservación y manejo de las vicuñas. *Etología*, 7: 63-68.
- VILLCA Z. Y D. GENIN
1995. Uso de los recursos forrajeros por llamas y ovinos. I. Comportamiento alimenticio. En: Rev. WAIRA PAMPA. Un sistema pastoril camélidos-ovinos del altiplano árido boliviano. Ed. ORSTOM. CONPAC-Oruro-IBTA. p 117-130.
- VILLALBA L.
2003. Uso de hábitat e interacciones entre la vicuña y la alpaca en la reserva nacional de fauna Ulla Ulla, Bolivia. En *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos, 1er. Taller internacioal de DECAMA* (Eds CIF,FCAY P- UMSS), Vol I, pp 205-210. Potosí, Bolivia
- WHEELER J. C.
1991. Origen, evolución y status actual. En: Fernández-Baca S (ed) *Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos*: 11-48. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile.
- WHEELER J. C.
1995. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biol J Linn Soc.* 54 (3) p. 271-298.
- WOFFORD H., HOLECHEK J. L., GALYEAN M.L., WALLACE J. D. Y M. CARDENAS
1985. Evaluation of fecal indices to predict cattle diet quality. *J. Range. Manage.* 38 : 450-454.
- www.unca.edu.ar/LBI/Reserva_de_Biosfera.htm.