

Referencias

American Veterinary Medical Association (AVMA) (2012). Emergency, preparedness and response. 402 pp.

Department of Environment and Conservation (DEC) (2009). Standard Operating Procedure: First aid for animals. Perth, Australia. 17 pp.

Fowler M (2008). Restrain and Handling of Wild and Domestic Animals. 2nd Edition, Blackwell Publishing, USA.

Guillén Solano F, Ramirez Carvajal S (2004). Opciones de Manejo para Fauna Silvestre en Cautiverio. Disponible en línea: http://colegiobiologos.com/wp-content/uploads/2011/06/manejo_fauna_cautiverio.pdf. Consultada 28 Agosto 2012.

Mata C, Malo J, Galaz JL Cadorzo C, Lagunas H (2016). A three-step approach to minimise the impact of a mining site on vicuña (*Vicugna*

vicugna) and to restore landscape connectivity. Environ Sci Pollut Re. 23: 13626-13636.

Rey A, Novaro AJ, Guichón ML (2012). Guanaco (*Lama guanicoe*) mortality by entanglement in wire fences. Journal for Nature Conservation 20: 28-283.

Traffic Injury Resea Rch Foundation (2012). Wildlife-vehicle collisions in Canada: a review of the literature and a compendium of existing data sources. Traffic Injury Research Foundation Copyright © 2012. ISBN: 978-1-926857-33-6

Varela N, Brieva C, Parra S, Barragan K (2005). Rehabilitación de Fauna Silvestre. Curso Teórico-Práctico. Unidad de Rescate y Rehabilitación de Fauna Silvestre (URRAS). Asociación de Médicos Veterinarios de Vida Silvestre, Colombia, Bogotá. 94 pp.

Ecología del estrés: Integrando patrones y procesos fisiológicos, comportamentales y ecológicos en guanacos. ¿Qué sabemos? ¿Qué nos falta?

Ramiro Ovejero *

Resumen

La ecología del estrés busca integrar los mecanismos fisiológicos y conductuales, involucrados en la respuesta de los organismos a los desafíos del paisaje, como a rasgos de la historia de vida. El principal objetivo de esta revisión es brindar una síntesis sobre nuestro conocimiento de los mecanismos fisiológicos que utilizan los guanacos para enfrentar a los desafíos ambientales, el cual tiene como fin último desarrollar un marco conceptual mecanístico que permita integrar patrones y procesos a niveles



fisiológico, individual, social y poblacional, y aplicarlo para entender las respuestas de los guanacos a la dinámica del paisaje y de las actividades humanas y así promover un uso sustentable de este recurso.

Abstract

The ecology of stress is a part of the functional underpinning of ecology and integrate our understanding of the physiological and behavioral mechanisms, involved in the response of species to landscape challenges, as well as features of life history. In this review, I provide a synthesis on our knowledge of the physiological mechanisms used by

* Laboratorio de Interacciones Ecológicas (LIE), IADIZA, CCT CONICET MENDOZA. E-mail: rovejero@mendoza-conicet.gob.ar

guanacos to cope environmental challenges, which has the ultimate goal of developing a mechanistic conceptual framework that allows the integration of patterns and processes at individual/population physiological levels and apply it to understand the responses of guanacos in landscape dynamics and human activities, to promote a sustainable use of this resource.

Introducción

La selección natural da forma a los rasgos fenotípicos que permiten a los organismos responder de manera adecuada a las características del paisaje que habitan (Bozinovic 2002, Illius y Gordon 1987, Nespolo et al 2003). En este sentido, los factores extrínsecos e intrínsecos dan forma a las estrategias ecológicas, fisiológicas y comportamentales que aumenten la probabilidad de reproducción y supervivencia (Fortin et al. 2005, Fryxell 1991, Roff 1992, Zera y Harshman 2001). Los factores extrínsecos son los procesos ambientales y ecológicos que crean fuerzas de selección que actúan sobre los procesos intrínsecos, mientras que los factores intrínsecos incluyen recursos de asignación y compensación entre rasgos de historia de vida (por ej., crecimiento, reproducción) delimitados por la variación genética y la historia evolutiva de un organismo. Uno de nuestros mayores desafíos como ecólogos es entender cómo estos factores limitan el presupuesto energético de un organismo (McNab 2002, Weiner 1992).

El estudio de los ejes Hipotalamo-Pituitaria-Adrenal (HPA) y Hipotalamo-Pituitaria-Gonadal (HPG) son la mejor “lupa” que tenemos para “observar” los mecanismos funcionales que se involucran para enfrentar los desafíos (o “estímulos estresantes”) en la historia de vida de las especies. Esto es porque los Glucocorticoides (GCS/cortisol/corticosterona) determinan el 10% de la expresión genica de genes que participan en el control del metabolismo, el crecimiento, la reproducción y la distribución de los recursos energéticos (Le et al. 2005). Es decir que las hormonas (centro regulador) juegan un rol importante en la regulación de la homeostasis interna de los individuos, como así también en la comunicación e integración de la información necesaria para la regulación de los atributos inherentes de su historia de vida (Nelson 2000, Goodson y Bass 2001). La cuantificación de los niveles de GCs (componentes claves del eje HPA) son utilizadas como indicadores del bienestar animal (individual/poblacional) bajo un determinado escenario (en

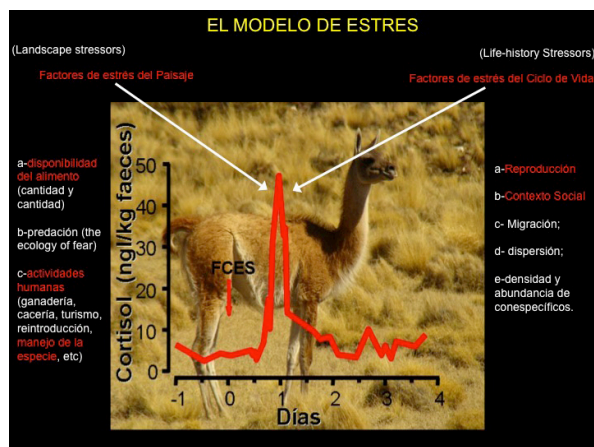
“equilibrio”), brindándonos herramientas útiles para entender los procesos ecológicos y evolutivos que puedan ser aplicables a la conservación y al manejo de poblaciones (Cavigelli 1998, Kenagy y Place 2000, Boonstra et al. 2001, Möstl y Palme 2002, Romero 2002, Romero 2004, Sands y Creel 2004, Soto-Gamboa et al. 2005, Romero 2006, Romero et al. 2008, Busch y Hayward 2009, Sheriff et al. 2011).

Generar el conocimiento de los mecanismos ecofisiológicos, y mecanismos endocrinos en particular, es clave para entender cómo surgen las variaciones del ciclo de vida. Entre los mecanismos fisiológicos el estrés es una medida de la respuesta fisiológica y comportamental de los individuos frente a cambios en el medio ambiente (Boonstra 2013). Existen diversos factores de estrés que varían en intensidad y duración de acuerdo a su naturaleza, por ejemplo: 1) Factores ambientales: tales como las temperaturas extremas, cambios en la disponibilidad del recurso forrajero, son percibidos como factores de estrés; 2) Factores de origen psicológico: como la falta de alimento (inanición) o agua (deshidratación); 3) Factores de origen psicológico: como las peleas para establecer territorios, la dominancia/subordinación en aquellos animales sociales o bien aquellas situaciones en que se pierde el control sobre la misma; 4) Factores de estrés causados por las actividades humanas, como por ejemplo: cacería, turismo, traslado de especies o reintroducciones y aprovechamiento de especies silvestres.

Las actividades humanas tienen una variedad de efectos directos e indirectos sobre las poblaciones silvestres, de manera tal que los tomadores de decisiones (Direcciones de recursos naturales nacionales y provinciales), como aquellos que manejan fauna silvestre tienen que poder identificar y cuantificar estos efectos, como así también proponer medidas de mitigación de los mismos. Frente a este panorama, biólogos de áreas de distintas especialidades han desarrollado técnicas para cuantificar y categorizar los efectos de las actividades humanas en los animales. En la actualidad existen una amplia variedad de técnicas para medir la intensidad de las actividades humanas (extracción de petróleo, minería, cacería, ganadería, turismo, etc). Entre las variables a medir están el éxito reproductivo, distancia de escape, concentración de glucocorticoides, viabilidad poblacional, frecuencia cardiaca, sistema inmune, entre otras (Bonacic y Macdonald 2003, McNab 2002, Ovejero y Carmanchahi 2007,

Ovejero et al. 2013, Romero y Wikelski 2002, Tarrow y Blumstein 2007, Teixeira et al. 2007, Zapata et al. 2004).

La ecología del estrés busca comprender e integrar los mecanismos fisiológicos y conductuales, involucrados en la respuesta de individuos, poblaciones y especies, a factores como la dinámica del paisaje (clima, alimento, refugio), el riesgo de depredación, la sociabilidad, la reproducción y las actividades humanas (Boonstra 2013, Ricklefs y Wikelski 2002, Wingfield y Romero 2001). La mayoría de las plantas y animales que habitan en climas templados están expuestos a grandes fluctuaciones estacionales en el clima, la disponibilidad y la calidad del forraje y presentan fuerte estacionalidad en su sociabilidad (en el caso de animales) y la reproducción. En consecuencia, exhiben cambios estacionales en su fisiología y comportamiento que les permiten adaptarse a dichas fluctuaciones (Bailey et al. 1996, Boonstra et al. 2007, Clinchy et al. 2013, Creel et al. 2013, Kitaysky et al. 2007, Ovejero y Carmanchahi 2012, Reeder y Kramer 2005, Romero 2002, Wingfield y Romero 2001).



La vida de un individuo en términos generales es un largo camino repleto de desafíos a los cuales deben enfrentarse para sobrevivir y reproducirse. Metafóricamente hablando los individuos que dejan una progenie exitosa son aquellos que perdurarán en el “Juego Darwiniano de la Vida”. Para lograr este gran objetivo, todos los seres vivos se encuentran en un equilibrio energético dinámico (alostasis), donde cualquier perturbación en dicho equilibrio requiere de un gasto extra de energía para restablecer el punto inicial. Dado a que todos los aspectos de la biología de los organismos llevan asociado un

costo energético, los individuos deben balancear los procesos de adquisición, transformación, absorción y asignación (atributos que presentarán una fuerte presión selectiva) de energía para ponderar la supervivencia y su éxito reproductivo (Tomasi y Horton 1993). Comprender los mecanismos que intervienen entre los procesos proximales y las causas últimas que limitan el presupuesto energético es el foco de la Ecología del Estrés (McNab 2002, Weiner 1992).

En mamíferos la energía total de un individuo está destinada a cubrir las necesidades básicas de crecimiento, producción de calor, reproducción, etc. (Nelson 2000, Becker 2002, Bacigalupe y Bozinovic 2002). Es común encontrar en la literatura autores (Creel 2001, Romero 2002, Palme et al. 2005, Reeder y Kramer 2005) que caracterizan estas demandas energéticas en factores de estrés o agentes estresantes (las cuales incrementan el gasto energético). Estos pueden generar efectos que en el corto plazo son regulados por circuitos metabólicos explosivos, mientras que los efectos a largo plazo tienen una regulación sostenida en el tiempo (Hammond y Diamond 1997), desencadenando en los individuos un tipo de respuesta (fisiológica, ecológica, conductual) en función a la variación ambiental. En términos generales podemos decir que existen 2 sistemas fundamentales en el reino animal, el Sistema Nervioso y el Sistema Endócrino, encargados de censar la variación ambiental (rol del SNC) y producir una respuesta integral frente al estímulo (Crews 1997, Sinervo y Svensson 1998).

El estrés fisiológico involucra una cascada de respuestas neurológicas, hormonales e inmunológicas que promueven la movilización de energía y facilitan respuestas comportamentales a cambios en el ambiente (Cavigelli 1999, Owen et al. 2005, Reeder y Kramer 2005, Sapolsky 1993). La respuesta inicial y rápida (*fight or flight response*), mediada por el sistema nervioso simpático, incluye la secreción de catecolaminas (epinefrina y norepinefrina) de la médula adrenal (Sapolsky et al. 2000). La respuesta secundaria y a largo plazo del estrés, comprende un incremento en la concentración circulante de glucocorticoides (cortisol-corticosterona) producidos por la corteza adrenal bajo la estimulación de ACTH de la hipófisis, cuya liberación en el torrente sanguíneo es inducida por la CRH o corticotropina y la vasopresina secretadas por el núcleo paraventricular del hipotálamo.

Glucocorticoides (GCs): Cortisol, Corticosterona, ¿Comparten la misma función? ¿Ambos participan en la respuesta fisiológica de estrés puntual en guanacos?

Los glucocorticoides (GCs, cortisol y/o corticosterona, dependiendo de la especie) son hormonas que cumplen numerosas funciones en vertebrados y son utilizadas como indicadores de estrés. En situación de homeostasis tienen efectos integrados sobre el balance energético (Boonstra 2013), el comportamiento (Hammond y Diamond 1997) y participan en la regulación de ciclos diarios de actividad (Hoffmann y Hercus 2000). Además, se encuentra bien documentado que las condiciones ambientales adversas (estresores) producen activación del eje hipotálamo-pituitaria-adrenal (HPA), aumentando la secreción de GCs por encima de los niveles basales, lo cual es crítico para mantener o restablecer la homeostasis durante el desafío ambiental o luego de éste (Boonstra 2013). Sin embargo, si los niveles de GCs se mantienen elevados por tiempos relativamente prolongados (estados de estrés crónico) se producen una serie de efectos negativos sobre la salud, incluyendo infertilidad, inhibición del crecimiento e inmunosupresión (Boonstra 2013). Se ha demostrado que en animales silvestres los niveles de GCs pueden estar relacionados negativamente con la supervivencia (Wingfield y Romero 2001), aunque la relación entre los niveles de GCs y el éxito reproductivo no es siempre clara (Hammond y Diamond 1997). Existe un importante grado de variación entre especies en la abundancia relativa del cortisol y la corticosterona en plasma, sin embargo esta relación se desconoce para los glucurónidos que se eliminan por las heces.

La mayoría de los mamíferos silvestres exhiben variaciones estacionales en los niveles plasmáticos de GCs (diferencias que deberían mantenerse en las dosajes de las heces), relacionadas con la movilización de reservas de energía y regulación de comportamientos mediados por GCs. Sin embargo, no hay un patrón claro respecto de cuando y porque los GCs fluctúan.

¿Por qué el guanaco?

Estos camélidos sudamericanos se adaptaron a paisajes (Puna, Pre-Puna, desierto del Monte, Estepa patagónica, Chaco, Altoandino) con marcadas diferencias en la fisonomía, topografía, geomorfología y condiciones climáticas contrastantes (Baldi et al.

1996). El guanaco vive en grupos todo el año, pero sólo presenta grupos sociales bien definidos (Grupo-familiar, Grupo-solteros -M/H- y solitarios) durante la época de reproducción, cuando exhiben un sistema poligínico de apareamiento (Reeder y Kramer 2005, Baldi et al. 2010, Marino y Baldi 2008).

A pesar de que se han descrito factores como disponibilidad y accesibilidad de los recursos (forraje, agua y refugios), estacionalidad en las condiciones climáticas, territorialidad, depredación e impacto de algunas actividades humanas (el manejo de la especie), que determinan mecanismos conductuales individuales y respuestas poblacionales (Baldi et al. 2010, Ovejero y Carmanchahi 2007, Ovejero et al. 2008, Puig et al. 1997, Taraborelli et al. 2011), todavía es escaso nuestro conocimiento sobre cómo estos procesos ecológicos modulan mecanismos fisiológicos y conductuales que pueden aumentar o disminuir la supervivencia o el éxito reproductivo.



¿Qué sabemos? y ¿Qué nos falta?

En general entre los factores que modulan algunos parámetros poblacionales en guanacos se reconocen: disponibilidad de recursos (espacio-agua), fenómenos climáticos, interacciones territoriales interespecíficas e intraespecíficas, calidad, oferta

y accesibilidad al forraje, como así también el impacto de las actividades antrópicas (ganadería, cacería, manejo de la especie) y la depredación. Sin embargo, sigue siendo nula o escasa la información existente sobre los efectos de factores ambientales, sociales y antrópicos, como estímulos estresantes, y la respuesta fisiológica de la especie. Por ello el desarrollo de un marco conceptual mecanístico (Fig. 1) permitiría integrar patrones y procesos a niveles fisiológico, individual, social y poblacional, y aplicarlo para entender las respuestas de los guanacos a la dinámica del paisaje y de las actividades humanas.

El principal objetivo de esta revisión es brindar una síntesis sobre nuestro conocimiento de los mecanismos fisiológicos que utilizan los guanacos para enfrentar a los desafíos ambientales, el cual tiene como fin último desarrollar un marco conceptual mecanístico que permita integrar patrones y procesos a niveles fisiológico, individual, social y poblacional, y aplicarlo para entender las respuestas de los guanacos a la dinámica del paisaje y de las actividades humanas y así promover un uso sostenible de este recurso (Fig. 1). Esta figura nos permite comprender los patrones (individual y poblacional) de uso del espacio, reproducción y sociabilidad que observamos en la naturaleza. Factores como los atributos del paisaje (recursos, topografía, clima), actividades humanas (cacería, ganadería, extractivas), interacciones sociales (inter e intraespecíficas), pueden afectar la dinámica de los mecanismos fisiológicos de los individuos. A su vez la respuesta de los mecanismos fisiológicos a esos factores determina la disponibilidad de **energía y tiempo** que los individuos asignarán a diferentes comportamientos, tales como la adquisición y defensa de recursos,

sociabilidad, evitar a los depredadores o bien a las actividades humanas, exploración del paisaje y así sucesivamente. Estos comportamientos implican diferentes estrategias de uso del espacio, sociabilidad y reproducción que adoptan los individuos para maximizar el presupuesto disponible de energía y tiempo. Por último, la asignación de ese presupuesto a diferentes comportamientos también afectará a la supervivencia individual y de esta manera a la dinámica poblacional. TMB: Tasa Metabólica Basal, HPA: Hipotálamo-Pituitaria-Adrena, HPG: Hipotálamo-Pituitaria-Gonada

Resultados hasta la fecha

Se ha encontrado una marcada variación estacional en la actividad en los ejes Hipotálamo-pituitaria adrenal (HPA) y Hipotálamo-pituitaria-gónada (HPG) en función a los perfiles hormonales de cortisol y testosterona analizados en los individuos de *Lama guanicoe* de la Reserva La Payunia (Fig. 2). El perfil hormonal observado para el cortisol, varía entre 11,22 ng/gr a 19,82 ng/gr en los meses Marzo a Agosto, correspondiente a la etapa no-reproductiva de la especie, y entre 17,24 ng/gr a 33.6 ng/gr en los meses de Septiembre a Febrero, correspondiente a la etapa reproductiva de la especie.

Nuestros resultados sugieren que la sociabilidad y el periodo reproductivo son escenarios de estrés para guanacos. Estos escenarios traerían costos asociados, tales como el aumento de la tasa metabólica y el gasto de energía debido a estrategias de defensa-reproducción machos territoriales / hembras, jerarquías de dominancia social, la reproducción y la mayor exposición a los depredadores durante la temporada reproductiva. A partir de los

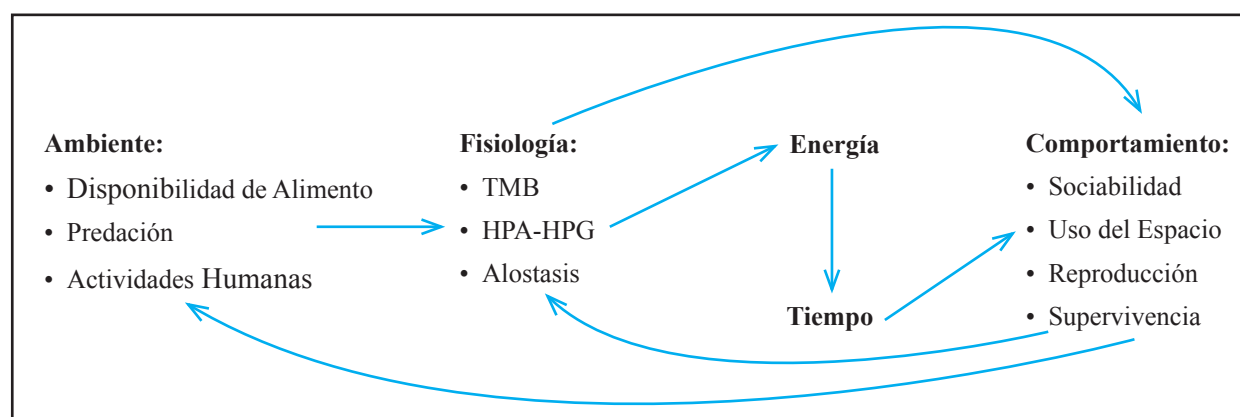


Figura 1. Esquema conceptual para el desarrollo de vínculos entre factores ambientales, mecanismos fisiológicos y conductuales.

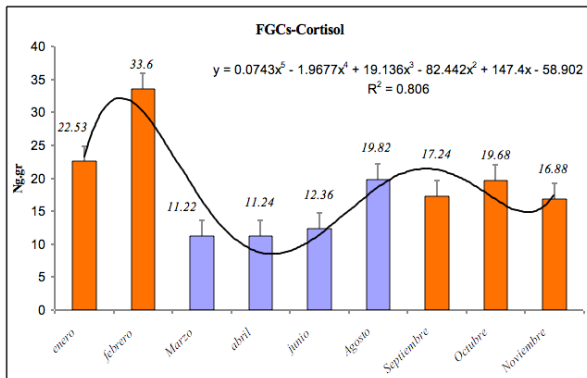


Figura 2. Variabilidad del perfil de Cortisol basal observado en guanacos a lo largo del año. Las barras de color naranja indican los valores medios para los meses incluidos en periodo reproductivo. Las barras de color celeste indican los valores medios para los meses incluidos en el periodo no-reproductivo. FGCS: Glucocorticoides fecales.

resultados, observamos diferentes patrones de actividad hormonal en función al sistema de apareamiento y a las estrategias de reproducción (defensa territorial y la defensa de hembras) que los machos de guanaco (de una población migratoria) adoptan durante la temporada de reproducción (Ovejero y Carmanchahi 2012). Nuestros resultados ponen de manifiesto el rol funcional de los mecanismos fisiológicos involucrados en la respuesta de estrés durante el período reproductivo, los cuales preparan a los individuos para maximizar las posibilidades

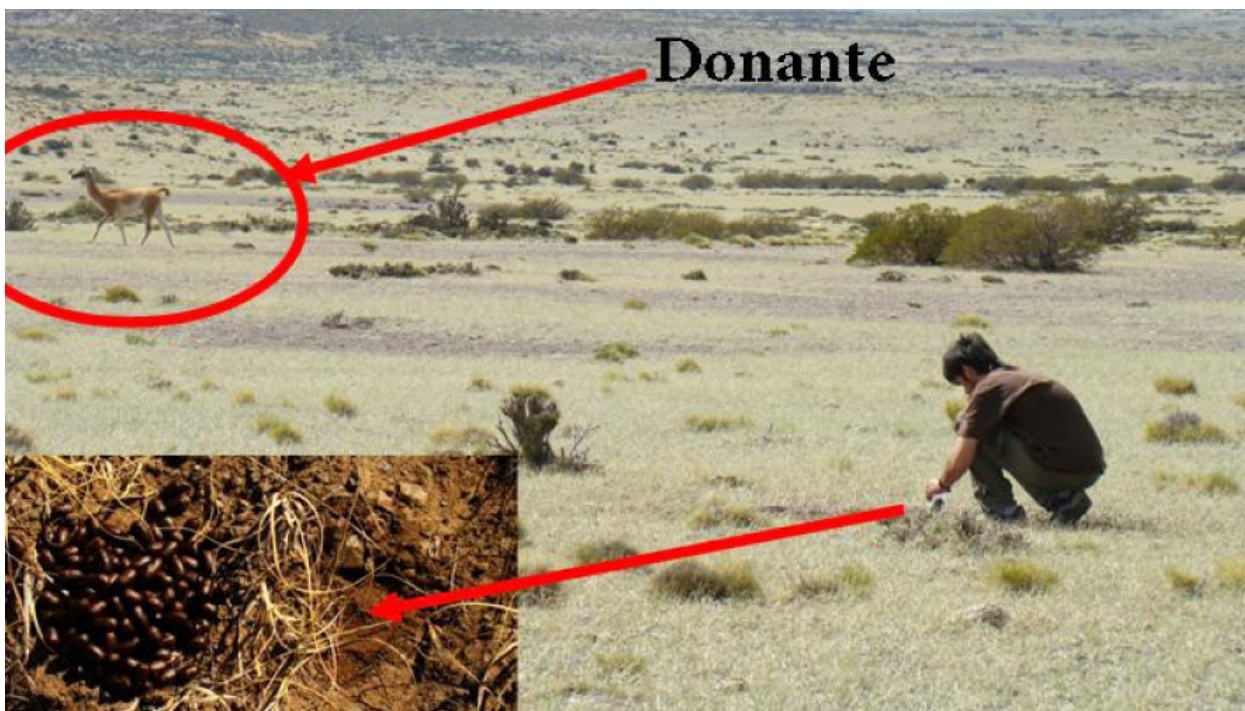
de reproducirse.

Se observa también una disminución notoria en el patrón de actividad hormonal durante la estación no reproductiva. Este resultado inesperado podría deberse a que individuos tienen que hacer frente a otra fase crítica de la migración otoñal en este momento, por lo que esperábamos que todos los recursos (en términos de energía) estaría disponible para maximizar las posibilidades de éxito de supervivencia durante el viaje de migración.

¿Las actividades de Manejo como el arreo y la esquila son agentes de estrés para los guanacos?

Las actividades de manejo (arreo, restricción física, esquila y liberación) en general son agentes de estrés para los guanacos, esto se puede visualizar mediante el incremento de los niveles en suero de cortisol observado en función del tiempo de manipulación (tiempo de arreo + esquila + toma de muestras) en los 3 sitios de estudio. Es decir, se encontró una correlación positiva entre los Ng/ml de cortisol en sangre y el tiempo de retención total ($t = 13,3414$, $df = 167$, $p\text{-value} < 0.001$, $\text{cor.test/Pearson} = 0,7182839$).

Como se esperaba, los Glucocorticoides respondieron (Fig. 3) al estímulo generado por las actividades de manejo como la manipulación, esquila y liberación. Sin embargo, un resultado no esperado



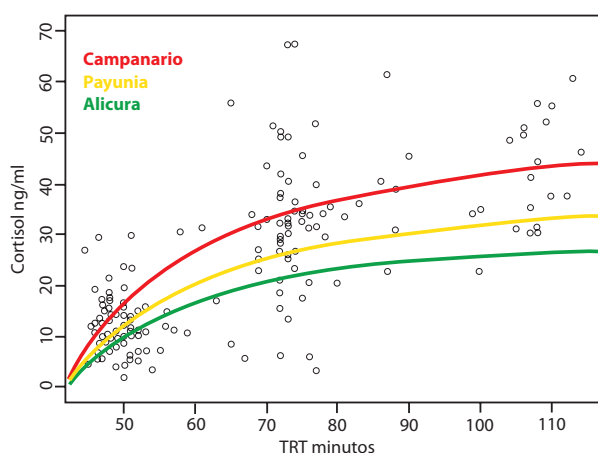


Figura 3. Relación positiva entre el tiempo de retención total (TRT minutos) y la hormona Cortisol (Ng/mL). Considerando los sitios (Alicurá, Campanario, Payunia) por separado.

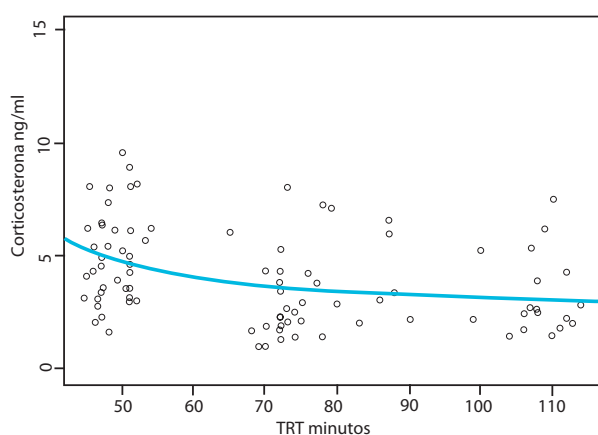


Figura 4. Respuesta de la Corticosterona (Ng/mL) en función del tiempo total de manipulación. Se observa un decremento de la actividad hormonal a medida que aumenta el tiempo de manipulación.

fue la respuesta diferencial que mostraron el cortisol y la corticosterona (Fig. 4). Este resultado es particularmente interesante teniendo en cuenta que varios factores estresantes se encontraban operando en estos individuos, es decir que todos estos individuos estaban bajo la misma intensidad de perturbación, debido a que todos fueron arreados x caballos, encerrados en corrales y esquilados. Como las determinaciones de los niveles de cortisol y la corticosterona se realizaron utilizando las mismas muestras de suero, nuestros datos muestran que estos animales aumentaron sus concentraciones de cortisol en plasma, manteniendo sus niveles de corticosterona “estables”. Esto sugiere que, en condiciones naturales, ambas hormonas (roles



funcionales diferentes) están afectadas de manera diferente por los estímulos ambientales, o que están sometidos a una regulación diferente de su secreción endógena. En consecuencia a estos resultados nos preguntamos ¿Cuáles sería el rol funcional de la corticosterona en estos ungulados silvestres?

Existe evidencia que demuestra como los GCs también pueden funcionar como mineralocorticoides, aumentando la absorción de Na⁺ en diferentes porciones de los túbulos renales y el intestino (Agarwal y Mirshahi 1999), sin embargo estos roles funcionales fueron pocas veces considerados en los estudios sobre la fisiología del eje HPA de especies silvestres. Rosenmann y Morrison (1963), realizaron pruebas experimentales en la respuesta fisiológica al calor y la deshidratación en guanaco y llegaron a la conclusión de que la capacidad del camello y el burro para resistir la deshidratación (Schmidt-Nielsen et al. 1956, Charnot 1960) podría ser compartida por el guanaco. De manera tal que podríamos sugerir que el posible rol funcional de la corticosterona en guanacos silvestres podría ser el balance hídrico.

Recomendaciones para el uso sustentable y conservación de guanacos silvestres

En los últimos 20 años se vienen promoviendo en el cono sur proyectos de manejo en camélidos sudamericanos, bajo la premisa de integrar la conservación y el desarrollo económico-social. Estos proyectos se han basado en el incentivo económico del uso de camélidos (Bonacic y Macdonald 2003), y con el objetivo de combinar la conservación de la biodiversidad y el desarrollo de las poblaciones rurales marginales. El manejo de guanacos y vicuñas para obtener fibra de buena calidad, puede convertirse en un producto buscado por los mercados de

exterior, debiendo asegurar que no perjudique a las poblaciones silvestres (Bonacic y Macdonald 2003, Franklin 1983). De manera tal que la esquila *in vivo* de guanacos silvestres puede jugar un rol importante para la conservación de la especie y sus ambientes. Dado el amplio rango de distribución de estos camélidos, el uso tiene el potencial para generar un importante incentivo económico a nivel regional e incentivar el desarrollo de las zonas áridas y semiáridas de Argentina, dada su abundante población.

En base a estos resultados, recomendamos no realizar capturas simultáneas o movilización de gran número de animales, como así también realizar arreos cortos reduciendo el tiempo de retención y maximizar el bienestar animal (ver Carmanchahi et al. 2012).

¿Qué nos falta?

Si bien a largo de estos años avanzamos en describir e identificar algunos de los mecanismos que son utilizados por guanacos para hacer frente a los desafíos del medioambiente y a aquellos propios de la historia de vida de la especie, todavía quedan muchas preguntas, tales como: a) ¿Cuál es la respuesta hormonal frente a estos cambios y cómo ésta ayuda en las respuestas futuras? b) ¿Cuáles son las consecuencias fisiológicas en el largo plazo de la respuesta al estrés? c) ¿Es posible considerar a la regulación hormonal como un rasgo adaptativo?

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias a Pablo Carmanchahi, Gustavo Somoza, Graciela Jahn, Ricardo Ojeda, Carina García, Agustina Novillo, Pablo Gregorio, Natalia Schroeder, Paula Taraborelli, Pablo Moreno, Mauro, Eugenia Marcotti, a todos los integrantes de la Cooperativa Payún Matru, Lucas Aros, Martín Palma, María José Bolgeri, Anibal Soto, Fabián Guiñazú, Leo Orozco, al IADIZA (CCT-CONICET-MENDOZA), la DRNR-MENDOZA, la Rufford Small Grant Foundation (RSGF#120608), The Scientific Research Society/Sigma-Xi, Programa-FONDECYT-CONICYT (proyecto 3140237), FONDECYT (#11060132-MSG). También quisiera agradecer a Beatriz Zapata por sus comentarios que ayudaron a mejorar el artículo y al Comité Editorial del GECS News por su paciencia.

Bibliografía

- Agarwal MK, Mirshahi M (1999). General overview of mineralocorticoid hormone action, *Pharmacol. Therapeut.* 84: 273-326.
- Bacigalupe L, Bozinovic F (2002). Design, limitations and sustained metabolic rate: lessons from small mammals. *J. Experimental Biol.* 205: 2963-2970.
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *J. Range Mgmt.* 49: 386-400.
- Baldi R, Novaro A, Funes M, Walker S, Ferrando P, Failla M, Carmanchahi P (2010). Guanaco management in Patagonian rangelands: a conservation opportunity on the brink of collapse. Pp. 266-290. In: *Wild Rangelands: Conserving Wildlife While Maintaining Livestock in Semi-Arid Ecosystem.*
- Becker JB (2002). *Behavioral endocrinology*, 2nd ed. Massachusetts Institute of Technology. 749 pp.
- Bonacic C, Macdonald DW (2003). The physiological impact of wool-harvesting procedures in vicunas (*Vicugna vicugna*). *Anim. Welf.* 12: 387-402.
- Boonstra R (2013). Reality as the leading cause of stress: rethinking the impact of chronic stress in nature. *Func. Ecol.* 27: 11-23.
- Boonstra R, Barker JM, Castillo J, Fletcher QE (2007). The role of the stress axis in life-history adaptations of rodents. Pp:139-149. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (eds. J.O. Wolff & P.W. Sherman).
- Bozinovic F (2002). Physiological ecology and evolution. Theory and study cases in vertebrates. *Edic. Univ. Catad ch.* Pp. 531.
- Carmanchahi PD, Marull C, Uhart M, Funes M, Rago V, Taraborelli P, Ovejero R, Lichtenstein G (2012). Protocolo de Buenas Prácticas de Manejo de Guanacos (*Lama guanicoe*) Silvestres. Documentos-GECS. 16 pp.
- Cavigelli S (1999). Behavioural pattern associated with fecal cortisol level in free-ranging female ringtailed lemurs, *Lemur catta*. *Animal Behaviour* 57: 935-944.

- Charnot Y (1960). Repercussion de la deshydratation sur la biochimie et l'endocrinologie du dromadaire. Tray. Inst. Sci. Cherif., Ser. Zool. (Tangiers) 20: 1-168.
- Clinchy N, Sheriff MJ, Zanette LY (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Func. Ecol.* 27: 56-65.
- Creel S (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol. Evol.* 16: 491-497.
- Creel S, Dantzer B, Goymann W, Rubenstein DR (2013). The ecology of stress: effects of the social environment. *Func. Ecol.* 27: 66-80.
- Crews D (1997). Species diversity and the evolution of behavioral controlling mechanisms. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 807: 1-21.
- Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS (2005). Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecol.* 86: 1320-1330.
- Franklin W (1983). Constraining socioecologies of South America's Wild Camelids: the vicuna and guanaco. Pp: 573-629.
- Fryxell JM (1991). Forage quality and aggregation by large herbivores. *Am. Naturst.* 138: 478-498.
- Hammond KA, Diamond JM (1997). Maximal sustained energy budgets in humans and animals. *Nature* 386: 457-462.
- Hoffmann AA, Hercus MJ (2000). Environmental stress as an evolutionary force. *Biosci.* 50: 217-226.
- Illius AW, Gordon IJ (1987). The allometry of food intake in grazing ruminants. *J Anim Ecol* 56: 989-999.
- Kitaysky AS, Piatt JF, Wingfield JC (2007). Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 352: 245-258.
- Marino A, Baldi R (2008). Vigilance patterns of territorial guanacos (*Lama guanicoe*): the role of reproductive interests and predation risk. *Ethol.* 114: 413-423.
- McNab BK (2002). *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell Univ Press, Ithaca, NY.
- Nelson R (2000). *An introduction to behavioural endocrinology*. Sinauer, Sunderland, Mass. 300 pp.
- Nespolo RF, Bacigalupe LD, Bozinovic F. (2003). Heritability of energetics in a wild mammal, the leaf eared-mouse (*Phyllotis darwini*). *Evol.* 57: 1679-1688.
- Ovejero R et al. (2008). Sustainable use of wild guanacos: searching stress variables to improve the animal-wellbeing. *Proceedings XXII Arg. Mamm. Cong.*
- Ovejero R, Novillo A, Soto-Gamboa M, Mosca Torres M, Cuello P, Gregorio P, Jahn G, Carmanchahi P. (2013). Do cortisol and corticosterone play the same role in coping with stressors? Measuring glucocorticoid serum in free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*). *J. Exp. Zool.* 319A: 539-547.
- Ovejero R, Carmanchahi P (2007). Physiological stress responses to handling in wild guanacos: acute or chronic stress? *Proceedings XXI Arg. Mamm. Cong.*
- Ovejero R, Carmanchahi P (2012). Stress in nature? Integrating physiology, ecology and natural history of guanacos (*Lama guanicoe*). *Proceedings 2nd Latin-American Mammalian Congress.*
- Owen D, Marcus HA, Matthews SG (2005). Maternal adversity, glucocorticoids and programming of neuroendocrine function and behaviour. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29: 209-226.
- Palme R, Rettenbacher S, Touma C, El-Bahr SM, Möstl E (2005). Stress hormones in mammals and birds: Comparative aspects regarding metabolism, excretion, and noninvasive measurement in fecal samples. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1040: 162-171.
- Puig S, Videla F, Cona M (1997). Diet and abundance of the guanaco (*Lama guanicoe*, Muller 1776) in four habitats of northern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.* 36: 343-357.
- Reeder D, Kramer K (2005). Stress in free-ranging mammals: integrating physiology, ecology and natural history. *J Mamm* 86: 225-235.
- Ricklefs R, Wikelski M (2002). The physiology/life-history nexus. *Trend Ecol. & Evol.* 17: 462-468.
- Roff DA (1992). *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Pp. 300.
- Romero LM (2002). Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *Gen. Comp. Endo.* 128: 1-24.

- Romero LM, Wikelski M (2002). Exposure to tourism reduces stress-induced corticosterone levels in Galápagos marine iguanas. *Biol. Cons.* 108: 371-374.
- Rosenmann AM, Morrison P (1963). Physiological response to heat and dehydration in the guanaco. *Physiol. Zool.* 36: 45-51.
- Sapolsky RM (1993). Neuroendocrinology of the stress-response. Pp. 287-324. In: (eds. JB Baker, SM Breedlove, D Crew) *Behavioral Endocrinology*. MIT Press: Cambridge, MA.
- Sapolsky RM, Romero LM, Munck AU (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* 21: 55-89.
- Schmidt-Nielsen B, Schmidt-Nielsen K, Houpt TR, Jarnum SA (1956). Water balance of the camel. *Amer. Jour. Physiol.* 185: 185-194.
- Sinervo B, Svensson E (1998). Mechanistic and selective causes of life history trade-off and plasticity. *Oikos* 83: 432-442.
- Taraborelli P, Ovejero R, Schroeder N, Gregorio P, Moreno P, Carmanchahi P (2011). Behavioural and physiological stress responses to handling in wild guanacos. *J. Nat. Cons.* 19: 352-362.
- Tarlow EM, Blumstein DT (2007). Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 102: 429-451.
- Teixeira CP, Schetini de Azevedo C, Mendl M, Cipreste CF, Young RJ (2007). Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Anim. Behav.* 73: 1-13.
- Tomasi TE, Horton TH (1993). Mammalian energetics. *Interdisciplinary views of metabolism and reproduction* (eds: Tomasi & Horton). Ithaca, NY, Comstock. 355 pp.
- Weiner J (1992). Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *Trends Ecol. Evol.* 7: 384-388.
- Wingfield JC, Romero LM (2001). Adrenocortical responses to stress and their modulation in free-living vertebrates. Pp. 211-236. In: McEwen BS (ed). *Hand of Phys, sec 7: The endocrine system. Coping with the environment: neural and endocrine mechanisms*. Oxf. Uni. Press.
- Zapata B, Gimpel J, Bonacic C, González B, Riveros JL, Ramirez A, Bas F, Macdonald D. (2004). The effect of transport on cortisol, glucose, heart rate, leukocytes and weight in captive-reared guanacos (*Lama guanicoe*). *Animal Welfare* 13: 439-444.
- Zera AJ, Harshman LG (2001). The physiology of life history trade-offs in animals. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 32: 95-126.

Aclaración:

Alostasis: mecanismos fisiológicos encargados de mantener el equilibrio (homeostasis) frente a diferentes estímulos externos o internos. En otras palabras son todos los ajustes fisiológicos diarios y estacionales (estados alostáticos) que mantienen parámetros fisiológicos.