



Universidad de la República
Facultad de Ciencias



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

“MAMÍFEROS INVASORES EN URUGUAY, HISTORIA, PERSPECTIVAS Y CONSECUENCIAS”

Bach. Ramiro Pereira

Orientador: Dr. Matías Arim

Sección Zoología Vertebrados

Departamento de Ecología y Evolución

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Tribunal: Dr. Alvaro Soutullo y Msc. Lucía Ziegler

Mayo 2011

CONTENIDO

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN.....	3
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Especies consideradas.....	5
Estimación de distribución esperada	6
Cambios en estructura trófica.....	7
RESULTADOS	8
Mamíferos exóticos en Uruguay	8
Cambios en la estructura trófica de la biota	14
DISCUSIÓN	16
AGRADECIMIENTOS	19
LITERATURA CITADA	20
ANEXO 1- Tablas.....	31

RESUMEN

En este trabajo analizamos los principales atributos ecológicos de las especies de mamíferos invasores en Uruguay. Para cada especie presentamos datos de dieta, tamaño corporal, historia de invasión cuando es conocida, estatus de conservación y una estimación de su distribución potencial. La distribución de tamaños corporales de los principales grupos tróficos fue estimada para las especies nativas, recientemente extintas, amenazadas e introducidas. Con esta información estimamos el cambio en la estructura trófica de la biota de mamíferos del Uruguay debido a los actuales procesos de introducción y pérdida de especies. Este análisis se realizó a nivel de riqueza de especies y biomasa total por grupo trófico estimada a partir de alometrías conocidas. Para este último análisis se demostró que el cambio en biomasa es estimable solo conociendo el exponente de las alometrías entre densidad y tamaño corporal no requiriéndose conocer la constante de normalización. Asimismo evaluamos la idoneidad climática del territorio uruguayo para el establecimiento de dos especies con potencial de convertirse en invasoras. La ardilla de vientre rojo (*Callosciurus erythraeus*) estaría expandiendo su rango de distribución en Argentina y la cría del visón americano (*Mustela vison*) ha sido recientemente habilitada. Uruguay es un pequeño país sin grandes variaciones climáticas o geográficas, no obstante las estimaciones por Maxent del potencial de establecimiento de especies exóticas, predicen importantes variaciones a lo largo del territorio y entre especies invasoras. Las especies recientemente extintas tienen mayores tamaños corporales que las actuales y una mayor representación de carnívoros. Contrariamente, las especies introducidas son omnívoras (*Mus domesticus*, *Rattus norvegicus*, *Rattus rattus*, *Sus scrofa*) y herbívoras (*Lepus europaeus*, *Bubalus bubalis*, *Capra hircus*, *Axis axis*, *Dama dama*). Estos cambios en la composición de especies se ven exacerbados cuando los consideramos desde el punto de vista de la biomasa. Nuestro estudio remarca la fortaleza de la teoría ecológica para adelantarse en el estado básico de las especies y su impacto, incluso cuando la información disponible sobre éstas y los sitios de invasión es limitada.

Palabras clave: Invasión, mamíferos, Uruguay, tamaño corporal, modelos de distribución de especies, redes tróficas.

INTRODUCCIÓN

Los procesos de aislamiento geográfico e invasiones biológicas han dado forma a los patrones actuales de diversidad en todo el planeta (Brown & Sax 2004). El arribo y establecimiento de nuevas especies es un fenómeno natural que forma parte de los procesos de expansión y dispersión (Gotelli 2008). Quizá el ejemplo más conocido sea el Gran Intercambio Biótico Americano, donde ocurrió un importante flujo de especies al conectarse América del Norte y del Sur por el Istmo de Panamá (Marquet & Cofré 1999, Webb 2006). Sin embargo, la mayoría de los cambios en la biota a lo largo de la historia geológica involucraron una o pocas especies (May et al. 1995). El arribo de una única especie puede tener grandes impactos en la estructura y funcionamiento del resto de la biota (O'Dowd et al. 2003). El caso paradigmático en este sentido es la especie humana cambiando los ecosistemas a lo largo de su expansión y desarrollo y actualmente a nivel global (D'Antonio et al. 2001; Pimm et al. 1995). Las actividades humanas de transformación de hábitat son hoy la primera causa de pérdida de biodiversidad (Vitousek et al. 1997). Asimismo, han favorecido el traslado de especies con el flujo de personas y mercancías, produciendo un incremento sin precedentes en el número de eventos y cantidad de individuos involucrados en los procesos de invasión (Hulme 2009, Jaksic 1998, Ricciardi 2007, Westphal et al. 2008, Wilson et al. 2009). Los ecosistemas alterados por el hombre pueden promover las bioinvasiones debido a la introducción de especies, incrementando la disponibilidad de recursos para éstas, o la vulnerabilidad de las comunidades por la degradación del ambiente (Lockwood et al. 2007). Las interacciones entre especies también pueden afectar los procesos de invasión por facilitación (Altieri et al. 2010), degradación como consecuencia de invasiones previas (Relva et al. 2009, Simberloff & Von Holle 1999) e interacciones indirectas con el resto de la comunidad invadida (Didham et al. 2007).

Las invasiones biológicas, son consideradas la segunda causa de pérdida de biodiversidad (Chapin et al. 2000, Vitousek et al. 1997). Son además, un componente central del cambio global produciendo una homogenización de biotas a nivel mundial (D'Antonio et al. 2001, Pyke et al. 2008). Las especies invasoras suelen presentar atributos biológicos diferentes al de las biotas nativas e incluso al de las especies extintas (Mack et al. 2000). En este sentido, un aspecto poco considerado es que mientras la mayoría de las extinciones se dan entre especies de gran tamaño y niveles tróficos superiores, las invasiones tienden a

involucrar a especies de niveles tróficos inferiores (Byrnes et al. 2007). Esto produce un cambio significativo en la diversidad y estructura de las redes tróficas, ampliando su base y reduciendo su cúspide (Byrnes et al. 2007). Estos cambios pueden verse magnificados o atenuados por la identidad de las especies involucradas. Carnívoros invasores han mostrado tener efectos mayores sobre la comunidad de presas que las especies nativas (O'Dowd et al. 2003, Salo et al. 2007). Por su parte los herbívoros podrían tener un efecto dispersor, por ejemplo con endozoocoria (Davis et al. 2010) e incluso controlar invasiones vegetales por efecto de antagonismo entre invasores (La Pierre et al. 2010). Además, pueden generarse relaciones de tolerancia o resistencia entre plantas y herbívoros (Bailey & Schweitzer 2009), como también la sustitución de aquellas que son más palatables por otras menos preferidas (O'Reilly-Wapstra & Cowan 2009).

Los mamíferos representan un componente importante de la mayoría de las comunidades, determinando el flujo de nutrientes (Hopcraft et al. 2009, Rooney et al. 2008), los patrones de depredación (Sinclair et al. 2003), la composición de la estructura vegetal (Croll et al. 2005) e incluso modificando el ambiente físico (Jones et al. 1994, Wallem et al. 2007, Wright et al. 2002). A nivel ecosistémico, la introducción de mamíferos puede afectar el funcionamiento de las redes tróficas, generando efectos en cascada en la composición y abundancia de especies de depredadores, herbívoros y plantas (Croll et al. 2005, Hopcraft et al. 2009) y los ciclos de nutrientes por secuestro de carbono (Wardle et al. 2007). Los herbívoros introducidos pueden actuar como dispersores de semillas, reducir la abundancia o eliminar especies nativas, y facilitar o frenar nuevas invasiones (Davis et al. 2010, Nuñez et al. 2008). El aumento de herbívoros exóticos puede también producir un aumento en la disponibilidad de presas y la oferta alimentaria para los depredadores nativos (Carlsson et al. 2009). Los mamíferos introducidos también pueden operar como especies ingenieras (Hastings et al. 2007). Este sería el caso en Sudamérica, de las modificaciones de los sistemas hídricos por el castor (*Castor canadensis*) en Tierra del Fuego (Anderson et al. 2009, Arismendi et al. 2008) y de la vaca (*Bos taurus*) que luego de llegar al Río de la Plata se dispersó en todo el territorio alcanzando elevadas abundancias, probablemente modificando la fisonomía del paisaje en la región (Naveh et al. 2001).

Aproximadamente el 20% de las introducciones de mamíferos a nivel mundial han ocurrido en Sudamérica (Novillo & Ojeda, 2008). No obstante, el conocimiento del estado de estas invasiones es fragmentario (Baldini et al. 2008, Bonino & Soriguer 2004, Guichón et al.

2005, Jaksic & Yáñez 1983, Pérez Carusi et al. 2009), siendo fundamental evaluar los impactos en la estructura, interacciones y funcionamiento de la fauna nativa y el estatus actual o potencial de las invasiones en curso (Iriarte et al. 2005, Jaksic 1998, Jaksic et al. 2002, Novillo & Ojeda 2008, Quiroz et al. 2009). En las últimas décadas, en varios países se ha establecido una perspectiva proactiva hacia las especies invasoras (Shine et al. 2000), implementándose estrategias para reducir el riesgo de introducciones accidentales y para considerar el riesgo potencial de invasión de especies luego de la introducción con fines productivos u ornamentales (IUCN/ISSC 2000, Lodge et al. 2006, Lowe et al. 2004, Pyke et al. 2008).

Este artículo tiene tres propósitos, primero, nuclear la información disponible sobre los mamíferos exóticos presentes en Uruguay; segundo, generar hipótesis sobre la idoneidad ambiental a lo largo del territorio para las especies introducidas y por último estimar la magnitud de los cambios en la estructura trófica en la biota de mamíferos debido a los procesos de extinción e invasión que están teniendo lugar en la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies consideradas

Se recopilaron datos de las especies de mamíferos exóticos que presentan poblaciones en estado silvestre en el país y sus principales atributos biológicos. Para esto se consideraron los reportes y listas de especies invasoras provenientes de listados de fauna y guías de campo nacionales (Achaval et al. 2007, Del Pino 1988, Figueira 1894, González 2001, Sanborn 1929, Tállice 1969, Vaz Ferreira 1969, Ximénez et al. 1972), datos de las colecciones zoológicas del Museo de Historia Natural (MNHN) y de la Colección de Zoología de Vertebrados de Facultad de Ciencias (ZVCM). También se realizaron búsquedas en bases de datos internacionales de libre acceso (Museum de Oklahoma, GBIF (Global Biodiversity Information Facility); GISD (Global Invasive Species Database, IUCN/SSC), IABIN (Inter-American Biodiversity Information Network)) y en bibliografía de divulgación (Alvarez-Romero et al. 2008, Loudon & Curlewis 1988, Novillo & Ojeda 2008, Ramakrishnan et al. 1999, Raman 1997, Schmitt et al. 1997). Cuando fue posible se reconstruyó la historia de invasión y se registró si era necesario permiso de caza para el sacrificio de animales (Decreto 164/96) y su estado de conservación en la distribución original (IUCN 2010).

Únicamente se consideraron especies de mamíferos con poblaciones que persisten en estado salvaje sin ayuda del hombre. En este sentido, no se consideraron perros, gatos ni ganado doméstico. Si bien estas especies pueden ser invasores exitosos en distintas partes del planeta, no hay evidencia de la existencia de poblaciones salvajes en Uruguay. Por tanto, al depender la presencia de estas especies de acciones humanas, no es confiable la asociación entre su ocurrencia y las condiciones ambientales, restringiendo la utilidad predictiva de estimaciones de idoneidad climática. En el pasado, habrían ocurrido en el territorio poblaciones de perros salvajes que fueron controlados entre los siglos XVII y XIX (Buschiazzo 1941, Martínez Estrada 1948). Asimismo, no se estimó la idoneidad climática para la vizcacha (*Lagostomus maximus*) y el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), ya que la primera fue introducida y erradicada a comienzos del siglo XX y el segundo no cuenta con poblaciones en estado silvestre fuera de las Islas costeras (Del Pino 1988, Tállice 1969, Vaz Ferreira 1969).

Estimación de distribución esperada

Los métodos de modelación de distribución de especies (MDEs) se han convertido en una popular herramienta en ecología y conservación (Franklin 2010). En las invasiones biológicas, estos métodos permiten estimar el rango final de distribución o evaluar la vulnerabilidad para el establecimiento de poblaciones (Ficetola et al. 2007, Peterson & Robins 2003). En el presente trabajo se crearon mapas de distribución potencial en base al criterio de máxima entropía, Maxent (ver Elith & Leathwick 2009, Phillips & Dudik 2008, Phillips et al. 2004). Este método presenta la ventaja de utilizar solamente datos de presencia, de los cuales hay amplia disponibilidad on-line, y ha demostrado ser superior a otras alternativas bajo un amplio rango de circunstancias (Elith & Graham 2009, Franklin 2010, Mateo et al. en prensa, Phillips et al. 2006).

Para generar los mapas de distribución potencial, los puntos de presencia de las especies fueron recolectados de las fuentes antes mencionadas, descartando ubicaciones replicadas. Cuando las coordenadas explícitas no estaban incluidas y el número total de registros era inferior a 30 se usaron coordenadas aproximadas, en base a las localidades reportadas. Esta aproximación ha mostrado tener poca influencia en el resultado final de Maxent (Fernández et al. 2009, Graham et al. 2008). Los datos de las variables ambientales se obtuvieron de las capas ambientales 'bioclim' del sitio web WorldClim (Hijmans et al.

2005), con resolución de 30 segundos de arco ($\sim 1\text{km}^2$ por celda). Los datos de pseudo-ausencias necesarios para correr el algoritmo Maxent fueron obtenidos de estas capas a través de la generación de números aleatorios, utilizando el SIG software GRASS (Grass Development Team 2008). Aparte de descartar puntos ubicados en océanos u otros cuerpos de agua, no se aplicó ninguna restricción a las pseudo-ausencias, obteniéndose un total de 2901 muestras. Con esta metodología se estimó el mapa de idoneidad ambiental para cada una de las especies de mamíferos consideradas. Se utilizó el programa QGIS para superponer los mapas obtenidos y determinar las regiones del Uruguay con mayor amenaza de invasión.

Cambios en estructura trófica

Siguiendo a Byrnes et al (2007) se estimó el cambio en riqueza de especies para distintos grupos tróficos, herbívoros, omnívoros, insectívoros y carnívoros, de acuerdo a la información disponible. Así mismo se registraron las especies extintas y en peligro (Achaval et al. 2007, González 2001) en cada grupo trófico. Se consideraron dos escenarios de cambio en la estructura trófica de la biota de mamíferos. Primero estimando el cambio en diversidad en cada grupo trófico al incluir las especies introducidas y sustraer aquellas ya extintas. En segundo lugar se consideró la eventual desaparición de las especies con algún grado de amenaza de conservación (IUCN 2010, González 2001).

En este trabajo incorporamos una técnica para la estimación de cambios en biomasa por grupo trófico en base a relaciones alométricas. A partir de relaciones previamente reportadas se estimó el cambio esperado en abundancia a partir de los tamaños corporales de las especies incorporadas y perdidas del pool regional (Carbone & Gittleman 2002, Carbone et al. 2007, Damuth 1981). La abundancia estimada de cada especie se multiplicó por su tamaño corporal obteniendo la biomasa esperada de su población:

$$\text{Densidad } (N) = aM^b$$

$$\text{Biomasa} = N \times \text{Masa corporal } (M) = aM^b \times M = aM^{b+1}$$

La biomasa de cada grupo trófico se estimó sumando la biomasa estimada para cada una de las especies que lo componen:

$$\text{Biomasa grupo} = aM_1^{b+1} + \dots + aM_n^{b+1} = a \left[M_1^{b+1} + \dots + M_n^{b+1} \right]$$

Finalmente el cambio en biomasa se estimó como la relación entre la biomasa estimada para la fauna actual en relación a la biomasa estimada para la fauna original sin extinción ni incorporación de especies:

$$\text{Cambio} = \left(\frac{\text{actuales}}{\text{Nativas}} \right) = \left(\frac{a \cdot \left(M_{1^b} + \dots + M_{S.\text{actuales}^b} \right)}{a \cdot \left(M_{1^b} + \dots + M_{S.\text{nativas}^b} \right)} \right) = \left(\frac{\left(M_{1^b} + \dots + M_{S.\text{actuales}^b} \right)}{\left(M_{1^b} + \dots + M_{S.\text{nativas}^b} \right)} \right)$$

nótese que la estimación del cambio en biomasa de cada grupo trófico es sensible al exponente alométrico pero no al intercepto. Esto es particularmente importante dado que el exponente se conoce aceptablemente bien, pero el intercepto es sensible al sistema de estudio (Brown et al. 2004, Marquet et al. 2004).

RESULTADOS

Mamíferos exóticos en Uruguay

La lista de mamíferos invasores para Uruguay, sus principales atributos biológicos y su estatus legal se presenta en la tabla 1. En general, las especies presentaron patrones de idoneidad de hábitat no homogéneos implicando la existencia de regiones del Uruguay en donde la posibilidad de establecimiento de especies exóticas es considerablemente mayor. Específicamente, en el Sur del país se identificaron dos regiones con condiciones excepcionalmente altas para la radicación de especies exóticas en los Departamentos de Colonia y Maldonado (Fig. 1). A continuación se presentan las historias de invasión, los reportes disponibles y las estimaciones obtenidas por Maxent para este conjunto de especies.

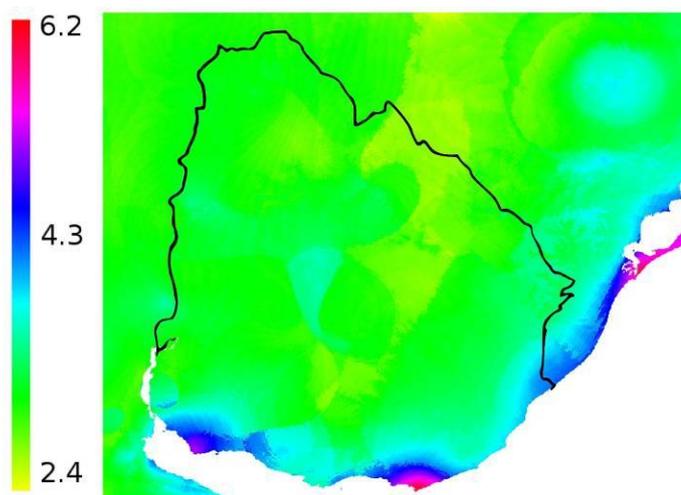


Fig 1.- Mapa acumulado de potencialidad de invasión por condiciones climáticas

Ratas y ratón del viejo mundo (*Rattus rattus*; *R. norvegicus*; *Mus domesticus* = *Mus musculus*)

Se desconoce la fecha de ingreso al país de estas especies, pero ya están presentes en las primeras listas registradas para el Uruguay (Aplin 1894, Araújo 1900, Arechavaleta 1882, Devincenzi 1935, Figueira 1894, Sanborn 1929). Son particularmente comunes en ambientes urbanos y periurbanos en todo el territorio (Achaval et al. 2007, González 2001), incluyendo las islas oceánicas (Vaz Ferreira 1950, Ximénez & Langguth 2008). Congruentemente, las estimaciones realizadas por Maxent sugieren un éxito relativamente homogéneo para todo el país (Fig. 2 a, b y c). Las tres especies son depredadas por *Tyto alba*, siendo *M. domesticus* uno de los ítems más importantes para estas aves en ambientes urbanos (Claramunt & González 1999). Estos roedores son reservorios de varios patógenos incluyendo el causante de la leptospirosis (Conti Díaz 2001, Zamora & Riedemann 1999).

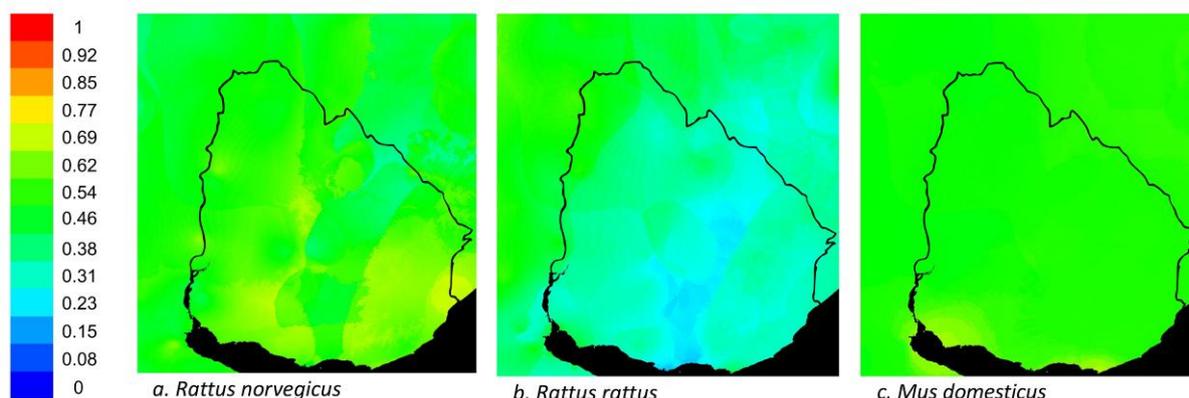
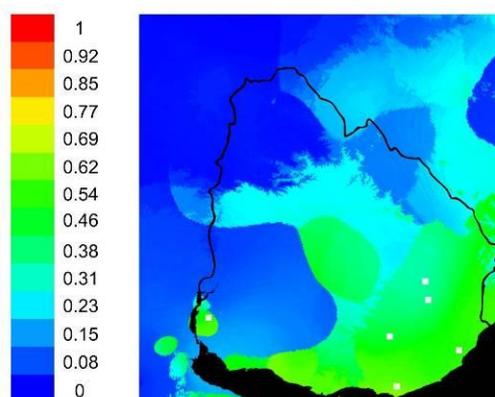


Fig 2.- Ratas y ratón del viejo mundo

Liebre europea (*Lepus europaeus*)

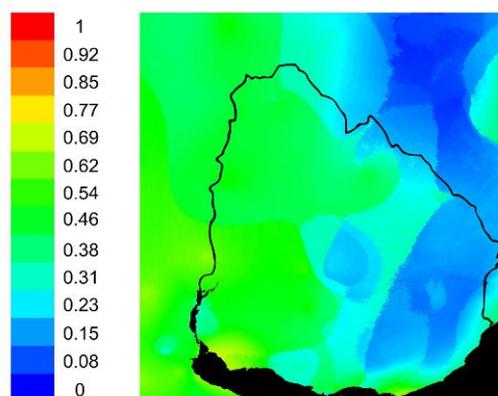
Se encuentra en la región Sur de Sudamérica y existen reportes sobre su avance hacia el norte en algunas regiones (Grigera & Rapoport 1983, Sancha et al. 2009). En Uruguay se distribuye en todo el territorio, apareciendo desde las primeras listas de fauna (Achaval et al. 2007, Del Pino 1988, Devincenzi 1935, González 2001, Legrand 1959, Palerm 1950, Sanborn 1929, Tállice 1969, Vaz Ferreira 1969) esto se condice con el análisis de idoneidad de hábitat (Fig. 3). Ha sido considerada como plaga para la agricultura (Del Pino 1988, Sanborn 1929) y es cazada por deporte, por su carne y para exportación de

especímenes vivos (INAC 2010). La legislación actual no requiere la autorización gubernamental para su caza (MGAP Decreto 161/003). También representa la industria cárnica de caza más importante para exportación desde principios de los 90' (INAC 2010). Uruguay exportó aproximadamente 200.000 liebres por año (Rovere & Uriarte 2003) durante un período en el cual el mercado europeo para esta especie se encontraba en crecimiento (Silva 2007). Si se consideran las pérdidas industriales por descarte de especímenes, los miles de ejemplares colectados vivos para exportación y por caza deportiva, el total de liebres extraídas anualmente podría superar los 250.000 individuos (INAC 2010, Rovere & Uriarte 2003).

Fig 3.- *Lepus europaeus*

Jabalí (*Sus scrofa*)

Aunque el jabalí fue introducido en el Departamento de Colonia en la década de 1920, hay indicios de que anteriormente ya existían poblaciones de cerdos salvajes (Araújo 1900) con los que se cruzaron (Herrero & Fernández De Luco 2003). Los especímenes introducidos se dispersaron y aun continúan expandiendo su distribución (Del Pino 1988, Herrero & Fernández De Luco 2003, Lombardi et al. 2007, Vaz Ferreira 1969), con densidades entre 0,33 y 1,17 ind./km² (Lombardi et al. 2007). Presenta buena idoneidad de hábitat (Fig. 4) aunque con variaciones a lo largo del territorio. Se alimenta de plantas, raíces, carroña y larvas de insectos (Herrero & Fernández De Luco 2003, Sanguinetti & Kitzberger 2010, Skewes et al. 2007). También tiene efectos directos sobre actividades productivas, destruyendo plantaciones e incluso depredando sobre especies nativas y sobre las majadas, especialmente de corderos recién nacidos (Del Pino 1988, Herrero et al. 2006, Vaz Ferreira 1969). La especie ha sido identificada recientemente como vector de *Mycobacterium tuberculosis* (Naranjo et al. 2008) y es

Fig 4.- *Sus scrofa*

considerada un importante vector de aftosa (e.g. Pech & McIlroy 1990, Dexter 2003). Se ha propuesto que pudo afectar negativamente las poblaciones silvestres del venado de campo *Ozotoceros bezoarticus* (Pérez Carusi et al. 2009) y carpinchos *Hydrochaerus hydrochaeris* (Lombardi et al. 2007). El jabalí es objeto de caza deportiva (Ojasti 1993), aunque esta no es considerada una medida de manejo efectiva para controlar esta invasión (Herrero & Fernández De Luco 2003). Las zonas de caza abarcan principalmente serranías, humedales y bosques galería (Lombardi et al. 2007).

Vizcacha (*Lagostomus maximus*)

Esta especie fue traída desde Argentina e introducida en Artigas, al Norte de Uruguay, en 1889, calculándose que en 1920 existían unos dos mil especímenes silvestres (Vaz Ferreira 1969). A raíz del daño que ocasionaban, fueron fuertemente perseguidas y erradicadas no volviendo a registrarse ejemplares (Tálice 1969, Vaz Ferreira 1969).

Conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*)

El conejo europeo fue introducido dando lugar a poblaciones silvestres en las islas oceánicas y algunas islas del Río de la Plata. Si bien fueron introducidos individuos en el continente en repetidas ocasiones, aparentemente no se habrían logrado poblaciones exitosas (Vaz Ferreira 1969), a diferencia de lo que estaría sucediendo en Argentina (Bonino & Gader 1987, Bonino & Soriguer 2004). En la actualidad la especie podría estar presente en Isla Gorriti e Isla de Lobos, en el Departamento de Maldonado, al este del país (Arechavaleta 1882, Vaz Ferreira 1956, Ximénez & Langguth 2002). Estas poblaciones presentan fuertes fluctuaciones de abundancia y han estado a punto de extinguirse por algunos períodos de tiempo (Ximénez & Langguth 2002). En la Isla Verde, la isla oceánica más al este del país, los conejos fueron introducidos en 1907 y alcanzaron altas densidades en la década del 30', teniendo un efecto importante sobre la comunidad vegetal (Ximénez & Langguth 2008). En la actualidad la especie está aparentemente extinta en esta isla. La situación es similar en la Isla del Marco, donde los Conejos fueron abundantes hasta los 60'y luego desaparecieron (Ximénez & Langguth 2008). Esta especie se alimenta de pasturas nativas y también consume los cactus introducidos *Opuntia aurantiaca* (Ximénez & Langguth 2002) y es depredado por *Tyto alba* (Claramunt & González 1999). Los especímenes silvestres pueden

ser reservorio de patologías, como el virus de la mixomatosis, que afectan a la cría comercial de conejos (Aparicio et al. 2006).

Ciervo Axis (*Axis axis*)

El ciervo Axis fue introducido a comienzos del siglo XX en el Departamento de Colonia con fines cinegéticos (Del Pino 1988, González 1979, González & Seal 1997) y luego una población fue trasladada al Departamento de Rocha (González & Seal 1997). Actualmente, se ha expandido a gran parte del país (Del Pino 1988, González 1979), lo que es congruente con su idoneidad de hábitat (Fig. 5). En el Parque Anchorena, la localidad donde fue introducido originalmente, afecta las plantaciones ornamentales de árboles (González & Seal 1997) pero no existe información sobre su impacto en comunidades nativas. Es objeto de caza deportiva (Ojasti 1993) siendo necesario contar con autorización para realizarla (MGAP Decreto 164/96). La especie está relacionada al ciclo del parásito *Echinococcus granulosus* (González 1989) y al igual que la mayoría de los artiodáctilos, con la fiebre aftosa (Thomson et al. 2003).

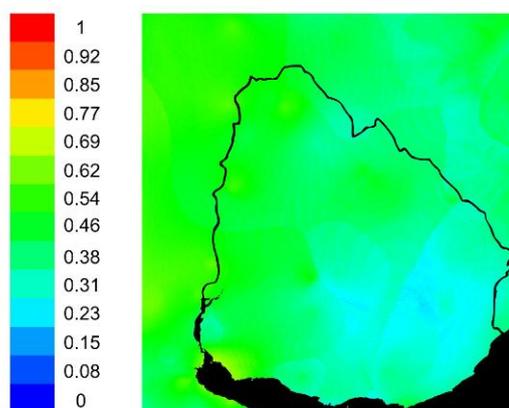


Fig 5.- *Axis axis*

Gamo (*Dama dama*)

La especie fue introducida en el Departamento de Florida y aparentemente no habría sido tan exitoso, ya que se encontraría restringido a un área pequeña del centro del país (Achaval et al. 2007, González 1979, González 2001). Este patrón es congruente con la estimación de idoneidad de hábitat (Fig. 6). Es utilizada para caza deportiva (Ojasti 1993) pero es necesaria autorización para realizarla (MGAP Decreto 164/96). El gamo es vector de la fiebre aftosa (Thomson et al. 2003).

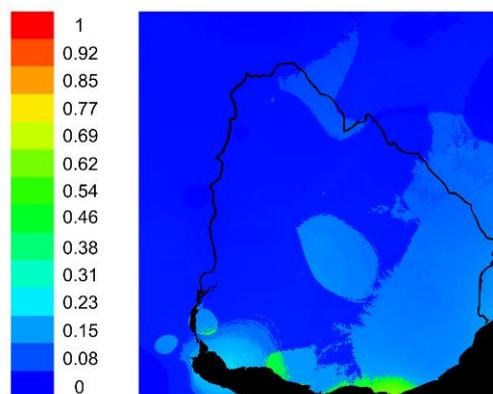


Fig 6.- *Dama dama*

Cabra doméstica (*Capra hircus*)

Las poblaciones naturalizadas de la cabra doméstica se han establecido en los Departamentos de Lavalleja (Achaval et al. 2007) y Maldonado (RPG *obs. pers*). Hasta el momento no existen estudios sobre el potencial impacto e interacciones de la especie en las comunidades. El análisis de idoneidad de hábitat sugiere un potencial para su difusión desde ubicaciones actuales (Fig. 7). Esta especie también es un posible reservorio de fiebre aftosa (Thomson et al. 2003).

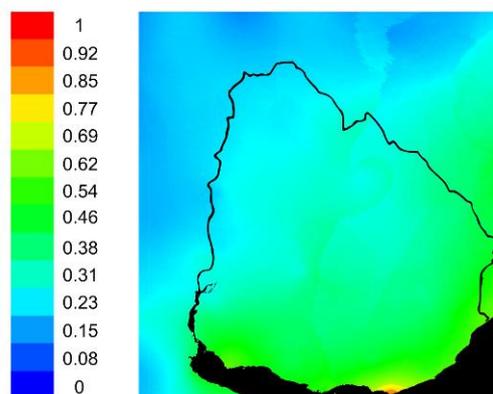


Fig 7.- *Capra hircus*

Búfalo acuático (*Bubalus bubalis*)

El búfalo acuático fue introducido hace aproximadamente veinte años en el norte del país. Las poblaciones naturalizadas están presentes en Artigas y Rivera (Achaval et al. 2007, González 2001). Sin embargo, se desconoce el estado de estas poblaciones y se estima una baja idoneidad de hábitat (Fig. 8).

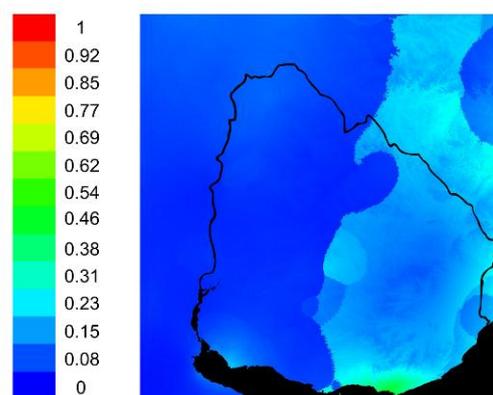


Fig 8.- *Bubalus bubalis*

Visón americano (*Mustela vison*)

El visón americano, *Mustela vison*, está siendo introducido, con fines productivos, en Uruguay (DEC. Nº 828/008). Trabajos de cría piloto, realizados al Sur del país, identificaron que la especie encuentra condiciones ambientales adecuadas para desarrollarse (Otero et al., 2006).

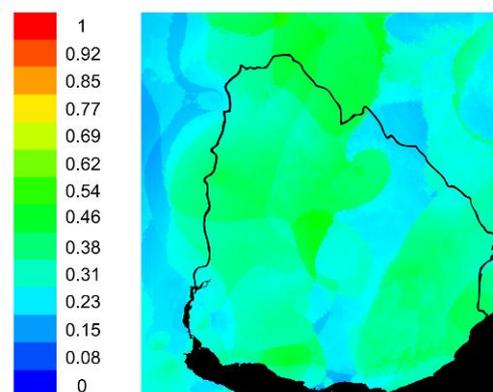


Fig 9.- *Mustela vison*

Notablemente, la estimación de idoneidad sugiere que la especie podría establecerse y dispersarse por la mayor parte del territorio (Fig. 9).

Ardilla vientre rojo (*Callosciurus erythraeus*)

La estimación de idoneidad de hábitat para *Callosciurus erythraeus*, la ardilla de vientre rojo, es notablemente baja con un par de sitios con relativamente alta probabilidad de establecimiento (Fig. 10). No obstante, la situación en la zona de Luján, Provincia de Buenos Aires, Argentina, donde la especie ha sido introducida y se expande con éxito (Guichón et al. 2005), sugiere cautela sobre el eventual riesgo de establecimiento de esta ardilla en el Uruguay.

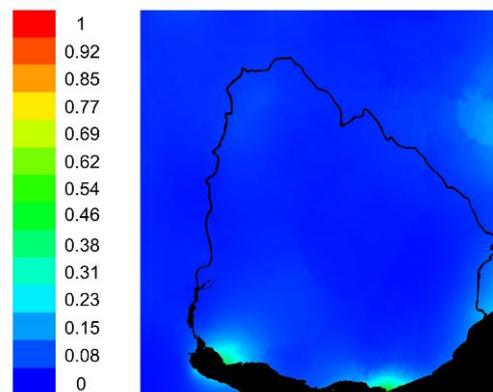


Fig 10.- *Callosciurus erythraeus*

Cambios en la estructura trófica de la biota

Los patrones de extinción e introducción de especies no fueron homogéneos entre grupos tróficos (Fig. 11). Los carnívoros e insectívoros en conjunto perdieron más especies de las que fueron introducidas, mientras que los omnívoros y herbívoros en conjunto presentan un saldo neto de ganancia de especies ($\chi_1^2 = 7.9; P < 0.005$). Así mismo, se detectaron diferencias significativas en el tamaño del cuerpo de las especies que componen la biota de mamíferos nativos e introducidos en el Uruguay ($F_{1,38} = 4,87$ $p = 0,033$). Específicamente, los herbívoros invasores presentan mayor tamaño corporal que las especies nativas ($F_{1,22} = 12,3$ $p = 0,002$).

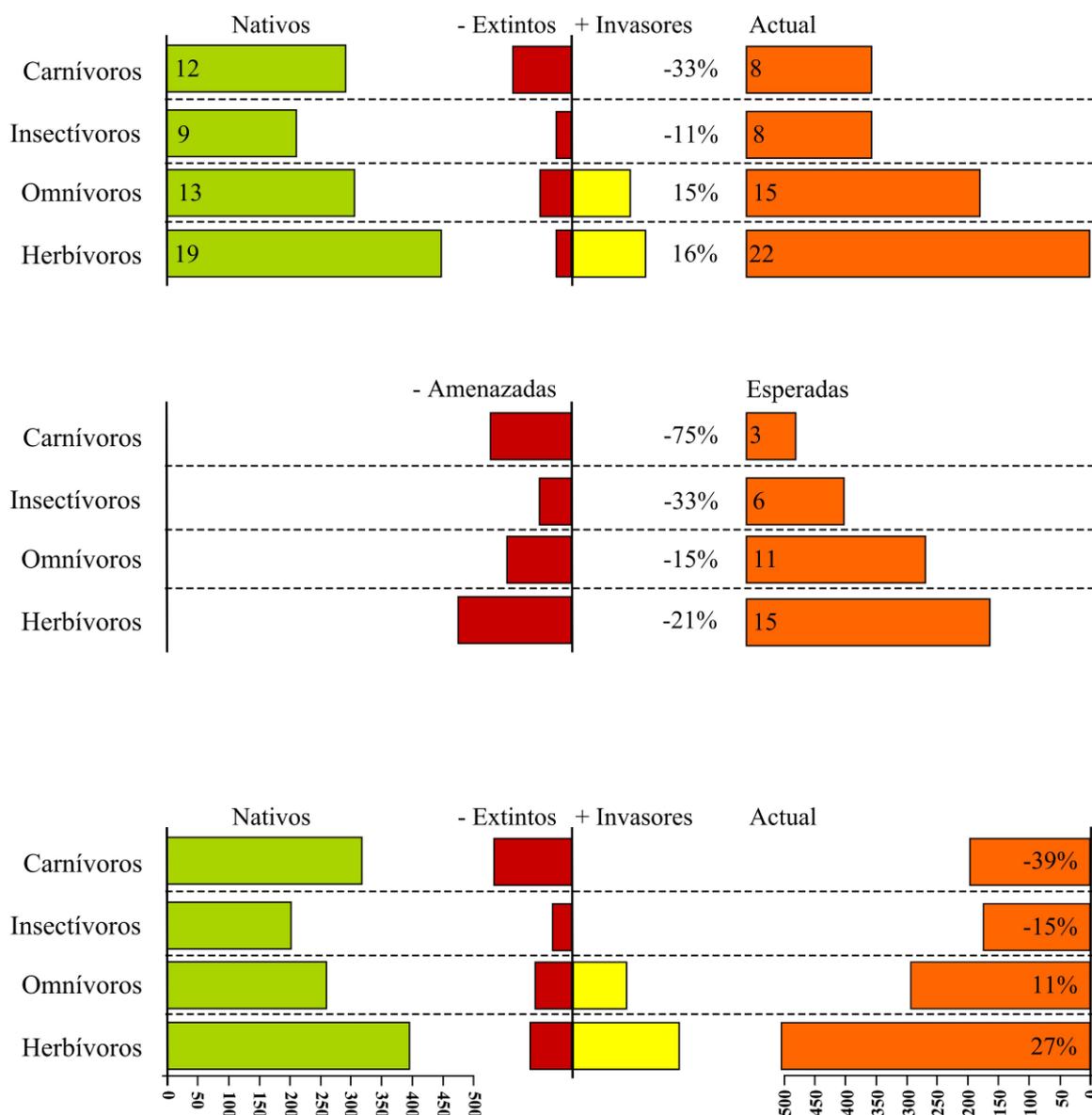


Fig 11.- Cambios en la estructura trófica en la biota de mamíferos del Uruguay debido a procesos de extinción e invasión. A: cambios debidos a las extinciones e invasiones ya ocurridas. B: cambios esperados asumiendo la extinción de las especies amenazadas. C: Cambios esperados en la biomasa de los distintos grupos tróficos.

DISCUSIÓN

A pesar del pequeño tamaño del Uruguay, existe gran variabilidad geográfica en la idoneidad de hábitat para las especies exóticas. Dependiendo de la especie y el sitio de introducción, podrían darse entonces escenarios variados en el eventual éxito y desarrollo de los procesos de invasión (Arim et al. 2006). En este sentido, la identificación de regiones de alto riesgo podría ser base para criterios de manejo. Los patrones geográficos en distintos grupos taxonómicos suelen estar correlacionados (Toranza and Arim 2010). Esto implica que el patrón aquí reportado para mamíferos podría ser congruente con el eventual riesgo de establecimiento de especies exóticas de otros grupos taxonómicos. Las áreas de Maldonado y Colonia con alta idoneidad para el establecimiento de especies exóticas son también las áreas con mayor actividad turística internacional del país. Este contexto aumenta la frecuencia de ingreso de organismos exóticos (Lockwood et al. 2007). El éxito de las invasiones suele estar asociado al número de introducciones realizadas y a la idoneidad las condiciones locales (Lockwood et al. 2007). Por tanto, el escenario en estos Departamentos sería de particular vulnerabilidad a los procesos de llegada, establecimiento y eventual dispersión de especies exóticas.

Las especies invasoras en Uruguay tienen diferentes atributos ecológicos que las nativas, impactando en la composición de la biota de mamíferos (Mack et al. 2000). Este cambio podría afectar seriamente a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. La riqueza específica, biomasa y distribución de tamaños corporales están siendo impactadas por los procesos de introducción y extinción de especies (Fig. 2). Las posiciones tróficas superiores de las comunidades estarían perdiendo especies y biomasa, quedando representadas por organismos de menor tamaño. Contrariamente la base de las redes tróficas podría estar aumentando en biomasa, riqueza e incluso en tamaño corporal. Patrones similares han sido reportados para sistemas intermareales pero no en sistemas terrestres (Byrnes et al. 2007). Estas tendencias son congruentes con la hipótesis de “dos caras de una moneda” según la cual los atributos de las especies invasoras son contrarios a los que presentan las especies en peligro o extintas (Jeschke & Strayer 1998). No obstante, la invasión exitosa por especies de gran tamaño (e.g. *Sus scrofa*, *Axis axis*) es contraria a la visión de que estas son particularmente sensibles a los procesos de cambio ambiental (Pimm 1991, Marquet and Taper 1998, Burness et al. 2001), aunque si sería el caso en los

carnívoros. En este sentido, debe considerarse que la disminución de grandes especies y principalmente en altas posiciones tróficas suele asociarse a efectos humanos indirectos de deterioro ambiental. En el caso de Uruguay el componente humano directo, a través de la caza e introducción intencional de especies, probablemente ha jugado un papel central. Grandes herbívoros y omnívoros fueron activamente introducidos con fines de caza deportiva, mientras que las grandes fieras fueron activamente diezmadas (Pereira-Garbero & Sappa, *en revisión*). En consecuencia, los cambios en grupos tróficos en la biota de mamíferos del Uruguay probablemente representan acciones humanas directas y no una respuesta a cambios en los ecosistemas.

A las acciones directas del hombre puede sumarse un contexto ecológico favorable a grandes herbívoros y omnívoros, experimentando un escenario particular de baja depredación y competencia. La acción directa del hombre eliminó a las grandes fieras no solo en los pasados siglos (Pereira-Garbero & Sappa, *en revisión*) sino con su llegada a América hace milenios (Wroe et al. 2006). También debido a la acción del hombre u otros procesos (Lyons et al. 2004) hace aproximadamente 10 mil años se extinguió una excepcional diversidad de megafauna (Barnosky et al. 2004) mayoritariamente herbívora, con algunos representantes omnívoros (Fariña et al. 1998). Así mismo, los cérvidos nativos fueron cazados a gran escala en los primeros siglos de colonización del nuevo mundo (Lopes de Sousa 1839). De esta forma, podría relacionarse el éxito relativo de los mamíferos invasores, en su mayoría herbívoros y omnívoros, con la extinción y disminución de sus eventuales depredadores y consumidores.

Los cambios a escala de la biota de mamíferos para todo el país pueden sobre o subestimar el impacto de estos procesos en las comunidades locales. Es esperable que la extinción de carnívoros mayores a 15 Kg en todo el territorio, haya impactado en la mayoría de las comunidades locales. El tamaño corporal de los depredadores determina un rango de tamaño en las presas con muy baja mortalidad por depredación (Sinclair et al. 2003). Estos carnívoros tienen gran capacidad de movimiento, consumen en diversas redes locales para satisfacer sus elevadas demandas energéticas y presentan amplia diversidad trófica (McCann et al. 2005, Arim et al. 2010). Congruentemente, los pocos casos de reintroducción de carnívoros de tamaño intermedio han demostrado afectar varios ecosistemas y no solo los directamente afectados por depredación (Croll et al. 2005, Kurle et al. 2008). De forma similar, la remoción de grandes herbívoros ha demostrado afectar distintos tipos de

comunidades, cambiando su diversidad y funcionamiento (Hopcraft et al. 2009). En este sentido es esperable que las extinciones hayan afectado a gran parte del territorio. Como contrapartida, la distribución real de la mayoría de las especies introducidas es desconocida, no pudiéndose calibrar el impacto de estos procesos en las comunidades locales. La reciente introducción de herbívoros de gran tamaño, aunque mucho menores que la megafauna extinta, habría incrementado la riqueza de este grupo en algunos puntos. No obstante, la estimación del impacto de las introducciones en general requiere la realización de estudios de campo a escalas espaciales mucho más reducidas. Las hipótesis de idoneidad ambiental aquí propuestas podrían ser un punto de partida para evaluar el establecimiento y avance de especies exóticas en el territorio, su variabilidad en abundancia y el impacto en las comunidades locales.

Frecuentemente la introducción de especies exóticas es sustentada por enunciados con poco o ningún respaldo científico. Las supuestamente malas condiciones ambientales, la ausencia de especies similares, la existencia de nichos vacíos, la imposibilidad de escapes y reproducción en vida libre han sido esgrimidas para permitir el ingreso de especies exóticas. El principal problema de estas consideraciones es que no se desprenden de estudios adecuadamente sustentados en experimentos, análisis comparativos o las herramientas y marcos teóricos disponibles. La estimación de idoneidad ambiental para el visón americano discrepa fuertemente con la supuesta ausencia de condiciones para su establecimiento. Por ser un carnívoro agresivo, esta especie sería una amenaza mayor para la biodiversidad de micromamíferos, reptiles e invertebrados (Ahola et al. 2006). La suposición de hábitat no apto, fue también utilizada en Uruguay para la introducción de rana toro (*Lithobates catesbeiana*). Esta especie también muestra zonas de alta idoneidad climática, donde se han reportado recientemente poblaciones silvestres (Laufer et al. 2008). La decisión de introducción de especies con fines productivos debería basarse en un balance bien sustentado en los eventuales costos y beneficios de las iniciativas. Es imperioso complementar los aportes aquí introducidos con estudios experimentales y de campo, para contar con un marco de referencia para el desarrollo de estas políticas.

El establecimiento de especies exóticas es un proceso que está ocurriendo a escala global involucrando todos los grupos taxonómicos (Jaksic et al. 2002, Ricciardi 2007). Entre estos, los mamíferos son un componente importante de las comunidades afectando su estructura y funcionamiento. Un porcentaje importante de los mamíferos exóticos se han

radicado en Sudamérica (Novillo & Ojeda 2008). Es fundamental en este contexto avanzar en la comprensión de la biología de las especies exóticas presentes en la región y en sus potenciales impactos en las comunidades nativas. El presente trabajo intentó avanzar en esta línea catalogando a las especies introducidas en Uruguay, presentando su estado actual de establecimiento, atributos biológicos y estimando la idoneidad ambiental para cada una de ellas. Así mismo llamamos la atención a la importancia de considerar simultáneamente los procesos de incorporación y extinción de especies, los cuales pueden o no estar mutuamente relacionados, pero son y han sido los determinantes de la composición de biotas en todo el planeta.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a Matías Arim, por el impulso, el apoyo y la confianza como tutor y amigo. A Gabriel Laufer y Juan Manuel Barreneche por su colaboración en la realización de este trabajo. También a Federico Achaval Elena, quien además de participar en el mismo aportó gran cantidad de bibliografía, su excepcional dedicación al relevamiento de la biodiversidad de vertebrados da buena cuenta del conocimiento actual de este grupo en el Uruguay. A Federico Achaval Coppes por su apoyo y facilitarme bibliografía. A Alvaro Soutullo y Lucía Ziegler por la disposición y celeridad en la corrección de la Tesina. A los integrantes y allegados del jolgory-lab por el apoyo y la compañía. A aquellos que me han acompañado todos estos años en facultad que hacen que el pasaje por este proceso sea más llevadero y hasta agradable. A los padres y hermanos putativos (Bettina, Fabrizio, Alvaro, Francesco, Ernesto y muchos más) que hacen que la vida no sea un trámite. A mi familia, quienes no tuvieron más remedio que estar. A Gianni por estar más allá de todo.

LITERATURA CITADA

- Achaval F, M Clara & A Olmos (2007) Guía fotográfica de los mamíferos de Uruguay. 2ª ed. Zonalibro Industria Gráfica. Montevideo.
- Ahola M, M Nordstrom, PB Banks, N Laanetu & E Korpimäki (2006) Alien mink predation induces prolonged declines in archipelago amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London - B. Biological Sciences* 1591: 1261-1265.
- Altieri AH, BK Van Wesenbeeck, MD Bertness & BR Silliman (2010) Facilitation cascade drives positive relationship between native biodiversity and invasion success. *Ecology* 91: 1269-1275.
- Álvarez-Romero JG, RA Medellín, A Oliveras de Ita, H Gómez de Silva & O Sánchez (2008) Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. CONABIO, Instituto de Ecología UNAM, SEMARNAT. México, D.F.
- Anderson CB, GM Pastur, MV Lencinas, PK Wallem, MC Moorman & AD Rosemond (2009) Do introduced North American beavers *Castor canadensis* engineer differently in southern South America? An overview with implications for restoration. *Mammal Review*, 39: 33-52.
- Aparicio JP, HG Solari & NA Bonino (2006) Perspectivas teóricas sobre la dinámica de la mixomatosis con aplicaciones en control biológico. *Ecología Austral* 16: 15-28.
- Aplin OV (1894) Field notes on the Mammals of Uruguay. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1894: 297-315.
- Araújo O (1900) Diccionario Geográfico de Uruguay. Imprenta artística de Dornaleche y Reyes, Montevideo, Uruguay
- Arechavaleta J (1882) Reino Animal. Álbum de la República Oriental del Uruguay compuesto para la Exposición Continental de Buenos Aires. Imprenta de Rius y Becchi, Montevideo, Uruguay.
- ARIM M, SR ABADES, PE NEILL, M LIMA & PA MARQUET (2006) Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 374-378.
- ARIM M, SR ABADES, G LAUFER, M LOUREIRO & PA MARQUET (2010) Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119: 147-153.
- ARISMENDI I, P SZEJNER, A LARA, & ME GONZÁLEZ (2008) Impacto del castor en la estructura de bosques ribereños de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego, Chile. *BOSQUE* 29: 146-154.

- BAILEY JK & JA SCHWEITZER (2009) The role of plant resistance and tolerance to herbivory in mediating the effects of introduced herbivores. *Biological Invasions*, 12: 337-351.
- BALDINI A, J OLTREMARI & M RAMÍREZ (2008) Impacto del castor (*Castor canadensis*, Rodentia) en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) de Tierra del Fuego, Chile. *Bosque* 29: 162-169.
- BARNOSKY AD, PL KOCH, RS FERANEC, SL WING & AB SHABEL (2004) Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306: 70-5.
- BONINO NA & R GADER (1987) Expansión del conejo silvestre europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en la República Argentina y perspectivas futuras. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaiso* 18: 157-162.
- BONINO NA & RC SORIGUER (2004) Distribución actual y dispersión del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Mendoza (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 11: 237-241.
- BROWN JH & DF SAX (2004) An Essay on Some Topics Concerning Invasive Species. *Austral Ecology* 29: 530-536.
- BROWN JH, JF GILLOOLY, AP ALLEN, VM SAVAGE & GB WEST (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- BURNES, GP, J DIAMOND & T FLANNERY (2001) Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 14518-23.
- BUSCHIAZZO M (1941) Buenos Aires y Córdoba en 1729, según cartas de los padres C. Cattaneo y C. Gervasoni. Compañía de Editoriales y Publicaciones Asociadas, Buenos Aires.
- BYRNES JE, PL REYNOLDS & JJ STACHOWICZ (2007) Invasions and Extinctions Reshape Coastal Marine Food Webs. *PLoS ONE*, 2(3), e295.
- CARBONE C & JL GITTLEMAN (2002) A common rule for the scaling of carnivore density. *Science*, 295: 2273-2276.
- CARBONE C, JM ROWCLIFFE, G COWLISHAW & NJB ISAAC (2007) The scaling of abundance in consumers and their resources: implications for the energy equivalence rule. *American Naturalist* 170: 479-484.
- CARLSSON NO, O SARNELLE & DL STRAYER (2009) Native predators and exotic prey –an acquired taste?. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 525-532.

- CHAPIN FS, ES ZAVALA, VT EVINER, RL NAYLOR, PM VITOUSEK, HL REYNOLDS, et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- CLARAMUNT S & EM GONZÁLEZ (1999) Mamíferos y aves depredados por *Tyto alba* (Aves: Strigiformes) en zonas urbanas y rurales de Montevideo. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2ª época) (Act. V Jorn. Zool. Uruguay), 11: 14.
- CONTI DÍAZ IA (2001) Enfermedades emergentes y reemergentes en Uruguay. *Revista Medica del Uruguay* 17: 180-199.
- CROLL DA, JL MARON, JA ESTES, EM DANNER & GV BYRD (2005) Introduced Predators Transform Subarctic Islands from Grassland to Tundra. *Science* 307: 1959-1961.
- DAMUTH J (1981) Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- DAVIS NE, DM FORSYTH & G COULSON (2010) Facilitative interactions between an exotic mammal and native and exotic plants: hog deer (*Axis porcinus*) as seed dispersers in south-eastern Australia. *Biological Invasions* 12: 1079-1092.
- DEL PINO C (1988). Mamíferos del Uruguay, foráneos integrados a nuestra fauna. *Almanaque del Banco de Seguros del Estado* 71: 260-262.
- DEVINCENZI GJ (1935) Mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo Ser. II* 4: 1-96.
- DEXTER N (2003) Stochastic models of foot and mouth disease in feral pigs in the Australian semi-arid rangelands. *Journal of Applied Ecology* 40: 293 - 306.
- DIDHAM RK, JM TYLIANAKIS, NJ GEMMELL, TA RAND & RM EWERS (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 489-96.
- D'ANTONIO CM, LA MEYERSON & J DENSLOW (2001) Research Priorities related to invasive exotic species. In: Soule ME & GH Orians (eds) *Conservation Biology Research Priorities for the Next Decade*: 59-80. DC Island Press, Washington.
- ELITH J & CH GRAHAM (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32: 66-77.
- ELITH J & JR LEATHWICK (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.

- FERNÁNDEZ MA, SD BLUM, S REICHLER, B HOLZMAN & H HAMILTON (2009) Locality Uncertainty And The Differential Performance Of Four Common Niche-Based Modeling Techniques. *Biodiversity Informatics* 6: 36-52.
- FICETOLA GF, W THUILLER & C MIAUD (2007) Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13: 476-485.
- FIGUEIRA JH (1894) Contribución al conocimiento de la Fauna Uruguaya. Enumeración de Mamíferos. *Anales del Museo Nacional de Montevideo, Ser. I, 1(2): 187-217.*
- FRANKLIN J (2010) Mapping species distribution: spatial inference and prediction. Cambridge University Press. Cambridge.
- GONZÁLEZ EM (2001) Guía de campo de los Mamíferos de Uruguay. Introducción al Estudio de los Mamíferos. Vida Silvestre. Montevideo, Uruguay.
- GONZÁLEZ JC (1979) Ciervos Autóctonos y Exóticos en el Uruguay. *Almanaque del Banco de Seguros del Estado* 62: 219-223.
- GONZÁLEZ JC (1989) Algunas enfermedades transmisibles de los animales al hombre en el Uruguay. *Zoonosis. Almanaque del Banco de Seguros del Estado* 71: 200-203.
- GONZÁLEZ S & US SEAL (1997) El Manejo del Ciervo Axis (*Cervus axis*) En la Residencia Presidencial de Colonia-Uruguay. Apple Valley, MN.
- GOTELLI NJ (2008) A primer of Ecology (4th ed). Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA.
- GRAHAM CH, J ELITH, RJ HIJMANS, A GUISAN, AT PETERSON, et al. (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 239-247.
- GRASS DEVELOPMENT TEAM (2008) Geographic Resources Analysis Support System (GRASS GIS) Software.
- GRIGERA DE & EH RAPOPORT (1983) Status and Distribution of the European Hare in South America. *Journal of Mammalogy*, 64: 163-166.
- GUICHÓN ML, M BELLO & L FASOLA (2005) Expansión poblacional de una especie introducida en la argentina: la ardilla de vientre rojo *Callosciurus erythraeus*. *Mastozoología Neotropical*, 12: 189-197.
- HASTINGS A, JE BYERS, JA CROOKS, K CUDDINGTON, CG JONES, JG LAMBRINOS, TS TALLEY & WG WILSON (2007) Ecosystem engineering in space and time. *Ecology letters* 10: 153-64.

- HERRERO J & D FERNÁNDEZ DE LUCO (2003) Wild boars (*Sus scrofa*) in Uruguay: scavengers or predators?. *Mammalia* 67: 485-491.
- HERRERO J, A GARCÍA-SERRANO, S COUTO, VM ORTUÑO & R GARCÍA-GONZÁLEZ (2006) Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal of Wildlife Research*, 52(4), 245-250.
- HIJMANS RJ, SE CAMERON, JL PARRA, PG JONES & A JARVIS (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- HOPCRAFT JGC, H OLFF & ARE SINCLAIR (2009) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 119-128.
- HULME PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46: 10-18.
- INAC (2010). Anuario estadístico 2009 - parte 4: Exportación. Montevideo.
- IRIARTE JA, GA LOBOS & FM JAKSIC (2005) Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 143-154.
- IUCN (2010) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22 February 2011.
- IUCN/ISSC (2000) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. IUCN, Gland, Switzerland.
- JAKSIC FM (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1427-1445.
- JAKSIC FM, JA IRIARTE, JE JIMÉNEZ & DR MARTÍNEZ (2002) Invaders without frontiers: Cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasions* 4: 157-173.
- JAKSIC FM & JL YANEZ (1983) Rabbit and fox introductions in Tierra del Fuego: history and assessment of the attempts at biological control of the rabbit infestation. *Biological Conservation* 26: 367-374.
- JESCHKE JM & DL STRAYER (2008) Are threat status and invasion success two sides of the same coin? *Ecography* 31: 124-130.
- JONES CG, JH LAWTON & M SHACHAK (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69: 373-386.

- KURLE CM, DA CROLL & BR TERSHY (2008) Introduced rats indirectly change marine rocky intertidal communities from algae- to invertebrate-dominated. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 3800 - 3804.
- LA PIERRE KJ, WS HARPOLE & KN SUDING (2010) Strong feeding preference of an exotic generalist herbivore for an exotic forb: a case of invasional antagonism. *Biological Invasions* 12: 3025-3031.
- LAUFER G, A CANAVERO, D NÚÑEZ & R MANEYRO (2008) Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay. *Biological Invasions* 10: 1183-1189.
- LEGRAND CD (1959) Comunidades Psamófilas de la región de Carrasco (Uruguay). *Anales del Museo de Historia Natural Montevideo* 6: 1-65.
- LOCKWOOD JL, MF HOOPES & MP MARCHETTI (2007) *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- LODGE DM, S WILLIAMS, HJ MACISSAC, KR HAYES, B LEUNG, S REICHARD, et al. (2006) Biological Invasions: recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications*, 16: 2035-2054.
- LOMBARDI R, R BERRINI, F ACHAVAL & C WAYSON (2007) El jabalí en Uruguay. Centro Interdisciplinario para el Desarrollo, Montevideo.
- LOPES DE SOUSA P 1839 [1531] *Diario da navegação da armada que foi á terra do Brasil - em 1530 -sob a capitania-mor de Martim Affonso de Souza*. Typographia da Sociedade propagadora Dos Conhecimentos Uteis, Lisboa.
- LOUDON ASI & JD CURLEWIS (1988) Cycles of antler and testicular growth in an aseasonal tropical deer (*Axis axis*). *Journal of reproduction and fertility* 83: 729-38.
- LOWE S, M BROWNE, S BOUDJELAS & M DE POORTER (2004) 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. SGES, SSC, IUCN. Auckland, NZ.
- LYONS SK, FA SMITH & JH BROWN (2004) Of mice, mastodons and men : human-mediated extinctions on four continents. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 339-358.
- MACK RN, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, H EVANS, M CLOUT & FA BAZZAZ (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MARQUET PA & ML TAPER (1998) On size and area: Patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, 12, 127-139.

- MARQUET PA & H COFRÉ (1999) Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America : a macroecological approach. *Oikos*, 85: 299-309.
- MARQUET PA, FA LABRA & BA MAURER (2004) Metabolic ecology: Linking individuals to ecosystems. *Ecology* 85: 1794-1796.
- MARTÍNEZ ESTRADA E (1948) Muerte y transfiguración de Martín Fierro: ensayo de interpretación de la vida argentina (4th ed). Beatriz Viterbo, Rosario.
- MATEO R, AM FELICÍSIMO & J MUÑOZ (en prensa). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*.
- MAY RM, JH LAWTON & NE STORK (1995) Assessing extinction rates. In: Lawton JH & RM May (eds.) *Extinction rates* (pp. 1-24) Oxford University Press, Oxford.
- MCCANN KS, JB RASMUSSEN & J UMBANHOWAR 2005 The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8: 513-523.
- NARANJO V, C GORTAZAR, J VICENTE & J DE LA FUENTE (2008) Evidence of the role of European wild boar as a reservoir of *Mycobacterium tuberculosis* complex. *Veterinary Microbiology* 127: 1-9.
- NAVEH Z, AS LIEBERMAN, FO SARMIENTO, CM GHERSA & RJC LEÓN (2001) *Ecología de paisajes: teoría y aplicación*. Editorial Facultad de Agronomía, UBA, Buenos Aires.
- NOVILLO A & RA OJEDA (2008) The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions* 10: 1333-1344.
- NUÑEZ MA, MA RELVA & D SIMBERLOFF (2008) Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecology* 33: 317-323.
- OJASTI J (1993) Utilización de la fauna silvestre en América Latina: situación y perspectivas para un manejo sostenible. *Guía FAO Conservación* 25. Roma: FAO.
- OTERO EA, FA HOZBOR, S TORRES, A ECHENIQUE, C CABRERA & G CAPRA (2006) *Guía práctica para la producción del Visón (Mustela vison) en Uruguay*. INIA, Montevideo.
- O'DOWD DJ, PT GREEN & PS LAKE (2003) Invasional "meltdown" on an oceanic island. *Ecology Letters* 6: 812-817.
- O'REILLY-WAPSTRA JM & P COWAN (2009) Native plant/herbivore interactions as determinants of the ecological and evolutionary effects of invasive mammalian herbivores: the case of the common brushtail possum. *Biological Invasions*, 12: 373-387.

- PALERM E (1950) Investigaciones Zoogeográficas. Algunas observaciones acerca de los mamíferos de la zona del noroeste del Departamento de Lavalleja. *Revista Uruguaya de Geografía* 1: 1-85.
- PECH RP & JC MCILROY (1990) A model of the velocity of advance of foot and mouth disease in feral pigs. *Journal of Applied Ecology*, 27, 635-650.
- PEREIRA-GARBERO R & A SAPPA (en revisión) Historia del Jaguar en Uruguay y la Banda Oriental. En: Medellín RA, Chávez C, A de la Torre, H Zarza & G Ceballos. *El jaguar en el siglo XXI: la perspectiva continental*.
- PETERSON AT & CR ROBINS (2003) Using Ecological-Niche Modeling to Predict Barred Owl Invasions with Implications for Spotted Owl Conservation. *Conservation Biology*, 17: 1161-1165.
- PHILLIPS SJ, RP ANDERSON & RE SCHAPIRE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- PHILLIPS SJ & M DUDIK (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- PHILLIPS SJ, M DUDIK & RE SCHAPIRE (2004) A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. In CE Brodley (Ed.) *Machine Learning, Proceedings of the Twenty-First International Conference* (pp. 1-8). ACM, Banff, Canada.
- PIMM SL 1991. *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species in communities*. - University of Chicago Press.
- PIMM SL, MP MOULTON & LJ JUSTICE (1995). Bird extinctions in the central pacific. In JH Lawton & RM May (Eds.) *Extinction rates* (pp. 75-87). Oxford University Press Oxford.
- PYKE CR, R THOMAS, RD PORTER, JJ HELLMANN, JS DUKES, DM LODGE & G CHAVARRIA (2008) Current practices and future opportunities for policy on climate change and invasive species. *Conservation biology* 22: 585-92.
- PÉREZ CARUSI LC, MS BEADE, F MIÑARRO, AR VILA, M GIMÉNEZ-DIXON & D BILENCA (2009) Relaciones espaciales y numéricas entre venados de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus celer*) y chanchos cimarrones (*Sus scrofa*) en el Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Ecología Austral* 19: 63-71.
- QUIROZ CL, A PAUCHARD, LA CAVIERES & CB ANDERSON (2009) Análisis cuantitativo de la investigación en invasiones biológicas en Chile: tendencias y desafíos. *Revista chilena de historia natural* 82: 497-505.
-

- RAMAKRISHNAN U, RG COSS & NW PELKEY (1999) Tiger decline caused by the reduction of large ungulate prey: evidence from a study of leopard diets in southern India. *Biological Conservation*, 89: 113-120.
- RAMAN TRS (1997) Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of chital or axis deer in southern India. *Journal of Biosciences* 22: 203-218.
- RELVA MA, MA NUÑEZ & D SIMBERLOFF (2009) Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12: 303-311.
- RICCIARDI A (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21: 329-36.
- ROONEY N, KS MCCANN & JC MOORE (2008) A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11: 867-881.
- ROVERE G & G URIARTE (2003) Recursos zoogenéticos. Informe Uruguay. MGAP, Montevideo.
- SALO P, E KORPIMÄKI, PB BANKS, M NORDSTRÖM & CR DICKMAN (2007) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Real Society B* 274: 1237-1243.
- SANBORN CC (1929) The land mammals of Uruguay. *Field Museum of Natural History, Zool. Series XVII(4)*: 145-165.
- SANCHA NUDL, H MANTILLA-MELUK, F RAMIREZ, P PEREZ, N MUJICA, A TROCHE & M GIMENEZ (2009) Mammalia, Lagomorpha, Leporidae, *Lepus europaeus*, Pallas, 1778: Distribution extension, first confirmed record for Paraguay. *Check List*, 5: 428-432.
- SANGUINETTI J & T KITZBERGER (2010) Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biological Invasions* 12: 689-706.
- SCHMITT SM, SD FITZGERALD, TM COOLEY, CS BRUNING-FANN, L SULLIVAN, et al. (1997). Bovine Tuberculosis in Free-Ranging White-Tailed Deer From Michigan. *Journal of Wildlife Diseases* 33: 749-758.
- SHINE C, N WILLIAMS & L GÜNDLING (2000) A guide to design legal and institutional frameworks on alien invasive species. IUCN, Gland, Switzerland Cambridge and Bonn.
- SILVA AM (2007) Estudio de mercacdo de la carne de liebre. Universidad de Chile.

- SIMBERLOFF D & B VON HOLLE (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- SINCLAIR ARE, S MDUMA & JS BRASHARES (2003) Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425: 288-290.
- SKEWES O, R RODRIGUEZ & FM JAKSIC (2007) Ecología trófica del jabalí europeo (*Sus scrofa*) silvestre en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 295-307.
- TÁLICE RV (1969) Mamíferos autóctonos. *Nuestra Tierra* Nº 5.
- THOMSON GR, W VOSLOO & ADS BASTOS (2003) Foot and mouth disease in wildlife. *Virus research* 91: 145-61.
- TORANZA C & M ARIM (2010) Cross-taxon congruence and environmental conditions. *BMC Ecology* 10: 18.
- VAZ FERREIRA R (1950) Observaciones sobre la Isla de Lobos. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias* 5: 145-175.
- VAZ FERREIRA R (1956) Características Generales de las Islas Uruguayas Habitadas por Lobos Marinos. *SOYP Trabajos sobre Islas de Lobos y Lobos marinos* 1: 1-23.
- VAZ FERREIRA R (1969) Fauna: Conservación y Recursos. *Nuestra Tierra* 45.
- VITOUSEK PM, HA MOONEY, J LUBCHENCO & JM MELILLO (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- WALLEM PK, CG JONES, PA MARQUET & FM JAKSIC (2007) Identificación de los mecanismos subyacentes a la invasión de *Castor canadensis* (Rodentia) en el archipiélago de Tierra del Fuego, Chile. *Revista chilena de historia natural* 80: 309-326.
- WARDLE DA, PJ BELLINGHAM, T FUKAMI & CPH MULDER (2007) Promotion of ecosystem carbon sequestration by invasive predators. *Biology letters* 3: 479-82.
- WEBB SD (2006) The Great American Biotic Interchange: Patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 245-257.
- WESTPHAL MI, M BROWNE, K MACKINNON & I NOBLE (2008) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Biological Invasions* 10: 391-398.
- WILSON JRU, EE DORMONTT, PJ PRENTIS, AJ LOWE & DM RICHARDSON (2009) Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 586.
- WROE S, J FIELD & DK GRAYSON (2006) Megafaunal extinction: climate, humans and assumptions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 61-62.

- WRIGHT JP, CG JONES & AS FLECKER (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96-101.
- XIMÉNEZ A, A LANGGUTH & R PRADERI (1972) Lista sistemática de los mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo 2ª Ser.*, 7: 1-49.
- XIMÉNEZ I & E LANGGUTH (2002) *Isla de Lobos*. Graphis, Montevideo.
- XIMÉNEZ I & E LANGGUTH (2008) *Islas y cabos atlánticos del Uruguay*. Zonalibro, Montevideo.
- ZAMORA J & S RIEDEMANN (1999) Animales silvestres como reservorios de leptospirosis en Chile: Una revisión de los estudios efectuados en el país. *Archivos de medicina veterinaria*, 31: 151-156.

ANEXO 1

Tabla 1.- Atributos ecológicos de los mamíferos introducidos para Uruguay, fecha de introducción y estatus legal

Nombre común	Especie	Decreto 164/96	Año introducida	Tamaño (cm)	Peso (kg)	Hábitos	Grupo Trófico	Actividad	Historia Natural	Distribución	Conservación
Rata negra	<i>Rattus rattus</i>	no	previo a 1894	16-21	0,08-0,2	sinantrópico. Especie trepadora	omnívoro	nocturna	gestación de 23 días. Tres a nueve crías.	originaria de la India. En la actualidad cosmopolita. En Uruguay se encuentra actualmente en zonas urbanas y suburbanas de todo el país.	no presenta problemas de conservación. En muchos lugares se la considera plaga.
Rata de noruega	<i>Rattus norvegicus</i>	no	previo a 1895	24-33	0,2-0,45	sinantrópico	omnívoro	nocturna	celo cada 10 días. Gestación de 21 días. Cinco a 14 crías. Hasta cinco camadas anuales.	originaria del Sudeste de Siberia y el Norte de China. En la actualidad cosmopolita. En Uruguay se encuentra actualmente en zonas urbanas y suburbanas de todo el país.	no presenta problemas de conservación. En muchos lugares se la considera plaga.
Ratón doméstico	<i>Mus domesticus</i>	no	previo a 1896	6-8	0,015-0,036	sinantrópico	omnívoro	nocturna	gestación 20 a 22 días. Cinco a siete crías.	no se conoce con exactitud la distribución original de esta especie en Eurasia. En la actualidad cosmopolita. En Uruguay se encuentra actualmente en zonas urbanas y suburbanas y en áreas rurales agrícolas de todo el país.	no presenta problemas de conservación. En muchos lugares se considera plaga.
Liebre europea	<i>Lepus europaeus</i>	si Dec 161/003 quita permiso	ND	55-62	2,5-7	praderas, puede adentrarse en el monte.	herbívoro	nocturna	dos a tres crías una vez por año.	originaria de Eurasia. Actualmente introducida en Irlanda, Sudeste de Canadá, Noreste de USA, Sur de América del Sur, Australia, Nueva Zelandia y algunas islas oceánicas, entre ellas Barbados, Réunion y Malvinas. En Uruguay se encuentra actualmente en todo el país.	especie no amenazada. Las poblaciones en Uruguay se redujeron a fines de la década de los '90 debido a la presión de caza comercial.

Vizcacha	<i>Lagostomus maximus</i>	erradicada	1889-1922	44-62	5-8,8	praderas	herbívoro	crepuscular, nocturna	gestación de 154 días. Dos a cinco crías, generalmente dos.	mitad Norte de Argentina excepto Misiones, Sur y Oeste de Paraguay y Sureste de Bolivia. En Uruguay fue introducida en 1889 en la localidad de Belén, Departamento de Salto, desde donde se extendió por el área limitada al Sur por el Río Arapey y al Norte por el Arroyo Yacuy.	especie no amenazada. Erradicada en Uruguay.
Conejo europeo	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	si	1907	50	3	pradera	herbívoro	crepuscular, nocturna	2 a 12 crías pueden tener hasta 10 camadas al año	islas oceánicas costeras. Originario de Europa	Casi amenazada en su distribución original. incluida en las 100 especies invasoras
Axis	<i>Axis axis</i>	si	1930	119-130	50-95	montes, sale habitualmente a la pradera	herbívoro	crepuscular, nocturna	gestación ocho meses. Una cría. En el Viejo Mundo se reproduce todo el año, con un pico en invierno.	originaria de India, Sri Lanka y Nepal. Actualmente introducido en algunos países del Este de Europa y el Oeste de la ex URSS, Australia, Islas Andaman, Hawai, Texas (USA), Argentina, Brasil. litoral del Río Uruguay, llegando por el Sur hasta los Departamentos de Florida y Canelones. Departamento de Rocha y Treinta y Tres.	especie no amenazada.
Gamo	<i>Dama dama</i>	si	Ca 1930	114-140	60-105	praderas	herbívoro	diurna, nocturna	gestación de ocho meses. Una a dos crías.	originaria del Sur de Turquía. Actualmente introducida en Europa, Sudáfrica, Australia, Nueva Zelandia, USA, Argentina, Chile, Perú, Islas Fiji, algunas de las Pequeñas Antillas y la costa Oeste de Canadá. En Uruguay poblaciones reducidas, en Florida.	especie no amenazada. Sin embargo, las poblaciones de Uruguay son dependientes de conservación debido a la caza.

Jabalí	<i>Sus scrofa</i>	no	1928	130-175	100-300	montes y humedales	omnívoro	diurna, nocturna	Gestación de 16 a 20 semanas. seis a ocho, excepcionalmente hasta 12. Lactancia de 10 semanas.	especie originaria de Eurasia, introducida en la actualidad en la Península Escandinava, Sudáfrica, Australia, USA, América Central, varios países de América del Sur y numerosas islas oceánicas. En Uruguay se encuentra actualmente en todo el país.	especie no amenazada. En Uruguay ha sido declarado plaga.
Cabra doméstica	<i>Capra hircus</i>	si	ND	90-132	40-90	serranías	herbívoro	diurna	gestación de 150 días. Una o dos crías.	especie originaria del Suroeste de Asia. Actualmente hay poblaciones silvestres introducidas en las Islas Británicas, Islas del Mediterráneo, USA, Canadá, Chile, Argentina, Venezuela, Uruguay, Australia y varias islas oceánicas, entre ellas Hawai, las Galápagos, Seychelles y Juan Fernández. En Uruguay se encuentra en estado silvestre principalmente en regiones serranas, tanto en la Cuchilla Grande como en la de Haedo.	especie vulnerable en su distribución original.
Búfalo acuático	<i>Bubalus bubalis</i>	si	ND	220-230	700-1.200	humedales	herbívoro	diurna, nocturna	en la India el celo se da en otoño. Gestación 10 meses. Una cría.	especie originaria de India e Indochina. En Uruguay se encuentra en estado silvestre en la región adyacente al Río Uruguay entre los arroyos Mandiyú y del Tigre, Departamento de Artigas. En el Departamento de Rivera se mantiene en plantaciones forestales en estado semisilvestre.	formas domésticas fuera de peligro. Apéndice III de CITES para Nepal. Formas silvestres consideradas En Peligro por UICN.
Visón americano	<i>Neovison vison</i>		2008	30-43	0,680-2,310	humedales, riberas de ríos, arroyos y lagunas	carnívoro	crepuscular, nocturna	2 a 10 crías por año	La especie es originaria de América del Norte (Alaska, Canadá y Estados Unidos). Fue introducido en Rusia y Europa. También existen poblaciones en América del Sur.	especie no amenazada. En Uruguay no existen poblaciones silvestres