

Sección Especial  
MAMÍFEROS EXÓTICOS INVASORES



## ECOLOGÍA, IMPACTO Y MANEJO DEL CIERVO COLORADO (*Cervus elaphus*) EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA, ARGENTINA

María Andrea Relva<sup>1</sup> y Javier Sanguinetti<sup>2</sup>

<sup>1</sup> INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue). Quintral 1250 (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina. [Correspondencia: <andrearelva@gmail.com>]

<sup>2</sup> Departamento de Conservación y Manejo, Parque Nacional Lanín, Administración de Parques Nacionales. Elordi y Perito Moreno, 8370 San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina.

**RESUMEN.** Desde su introducción en la Patagonia un siglo atrás, el ciervo colorado (*Cervus elaphus*) expandió su rango de distribución y aumentó su abundancia, ocupando en el noroeste patagónico todos los hábitats disponibles. La plasticidad propia de la especie y la ausencia de barreras que frenen su expansión le confieren un alto potencial invasor. A la vez, el ciervo colorado posee un alto valor económico en la región, lo cual plantea un gran desafío para alcanzar un manejo que concilie la conservación de los ecosistemas patagónicos y el uso cinegético de la especie. En el presente trabajo realizamos una revisión y síntesis de los principales aspectos de la ecología e impactos del ciervo colorado en el noroeste de la Patagonia, identificando vacíos y necesidades de investigación con el objetivo de mejorar los planes de manejo de la especie. En comunidades de bosques, la evidencia existente muestra que a altas densidades el ciervo inhibe el crecimiento de las especies arbóreas dominantes, altera la composición de especies, simplifica la estructura vertical de las comunidades y facilita la invasión de plantas exóticas. Otros impactos, como su efecto sobre otros componentes de la fauna nativa o su rol como dispersor de especies de plantas nativas o exóticas, están menos comprendidos. Futuras investigaciones deberían, además, estar orientadas a cuantificar el impacto del ciervo colorado en función del gradiente de densidad de la especie y de la historia de colonización en un amplio rango de hábitats invadidos. Por último, señalamos desaciertos en las políticas históricas y actuales de manejo del ciervo colorado en Patagonia y proponemos pautas para efectuar un manejo de la especie que tienda al control de la misma y no a su expansión.

**ABSTRACT.** Ecology, impacts and management of red deer (*Cervus elaphus*) in northwestern Patagonia, Argentina. Since its introduction a century ago, the red deer (*Cervus elaphus*) has expanded its range and increased in abundance, occupying all the available habitats in NW Patagonia. The high plasticity of red deer and the absence of barriers to limit its expansion give it high invasive potential. At the same time, red deer hunting is highly valued in the region, making it difficult to achieve management that reconciles conservation of Patagonian ecosystems with hunting of the species. In this paper we review and synthesize the main aspects of red deer ecology and its impact, identifying gaps in our knowledge and research needs in order to improve management plans. In forest communities, evidence shows that at high densities the red deer inhibits growth of the dominant tree species, alters species composition, simplifies the vertical structure of communities and facilitates the invasion of exotic plant species. Other consequences, such as the effect on the rest of the fauna or its role as disperser of native or exotic plant species, are less understood. Future research should also attempt to quantify the impact in terms of animal density gradient and the history of colonization in a wide range of habitats. Finally, we identify mistakes in historical and current management policies on red deer in Patagonia,

Recibido 20 agosto 2015. Aceptado 26 enero 2016. Editor invitado: RA Ojeda

and propose guidelines to be considered in the management of the species that will favor its control and not its expansion.

**Palabras clave:** Cérvidos. Interacción planta-herbívoro. Invasiones biológicas. Manejo.

**Key words:** Biological invasions. Deer. Management. Plant-herbivore interactions.

## INTRODUCCIÓN

### Los cérvidos como organismos invasores

La invasión por especies exóticas o introducidas es una de las amenazas más significativas a la biodiversidad global, además del daño económico que pueden ocasionar en el nuevo hábitat que invaden (Mack et al., 2000). En los últimos veinte años la preocupación y el interés de la comunidad científica por las invasiones biológicas se ha incrementado notablemente, enfocando mayormente los estudios a explicar las causas de la invasión de las especies y, en menor medida, a evaluar su impacto en el hábitat invadido (Lowry et al., 2012). Los mamíferos constituyen uno de los primeros organismos que fueron transportados e introducidos en nuevos hábitats por el ser humano, ya sea como ganado (ovino, caprino y vacuno), compañía (perros) o comensales (roedores) (Clout y Russell, 2008). Si bien menos del 3% de los mamíferos terrestres han sido clasificados como invasores (Clout y Russell, 2008), la familia Cervidae (Artiodactyla) es uno de los grupos taxonómicos con más alta proporción de especies invasoras (29%), y específicamente el ciervo colorado se encuentra entre las catorce especies de mamíferos invasores más dañinos reconocidos por la IUCN (Lowe et al., 2000). Al menos trece especies de cérvidos han sido deliberadamente introducidos en diferentes regiones del mundo, principalmente entre el siglo diecinueve y principios del siglo veinte, con el fin de incrementar las oportunidades de caza, enriquecer la biodiversidad local (i. e., sociedades de aclimatación) y como alternativa productiva (Dolman y Wäber, 2008), factores que probablemente han contribuido signifi-

cativamente al éxito de su establecimiento y dispersión. En Patagonia, a principios del siglo veinte se introdujeron 4 especies de cérvidos: el chital o ciervo de la India (*Axis axis*), el ciervo colorado o europeo (*Cervus elaphus*), el ciervo paleta o dama (*Dama dama*) y el reno canadiense o caribú (*Rangifer tarandus*) (Daciuk, 1978; Jaksic, 1998; Jaksic et al., 2002; Iriarte et al., 2005; Novillo y Ojeda, 2008; Flueck y Smith-Flueck, 2012b). De todos ellos, el ciervo colorado es la única especie que logró establecerse y dispersarse ampliamente tanto en Chile como en la Argentina (Flueck et al., 2003), mientras que el resto no prosperó (chital) o posee una distribución limitada a ciertos sitios, como el ciervo dama en el sur de Neuquén (Chapman y Chapman, 1980) o el caribú en las islas Georgias del Sur (Leader-Williams et al., 1989).

Independientemente de la historia evolutiva de herbivoría en el sistema invadido, los ungulados introducidos, cuando persisten en el paisaje, aun a bajas densidades, imponen un nuevo tipo y nivel de disturbio (Hobbs y Huenneke, 1992). Existe amplia evidencia de que los ciervos, como otros ungulados herbívoros, pueden alterar la estructura y dinámica de la comunidad de plantas a través de la herbivoría y sus actividades asociadas (pisoteo, raspado y descortezado, defecaciones y orina) (Persson et al., 2000; Skarpe y Hester, 2008). Estas modificaciones pueden luego tener un efecto en cascada hacia el resto de la comunidad, alterando la composición de la fauna (Suominen y Danell, 2006), las interacciones ecológicas y los procesos ecosistémicos (Hobbs, 1996; Augustine y McNaughton, 1998). El patrón de herbivoría y de respuestas en las plantas está bien documentado para el hemisferio

norte (Russell et al., 2001; Rooney y Waller, 2003; Coté et al., 2004), donde generalmente los ungulados, como los ciervos, son nativos y han coevolucionado junto con las especies de plantas locales. Sin embargo, las interacciones entre los ungulados y las comunidades nativas donde han sido introducidos están menos comprendidas, si bien hubo avances sustanciales en lugares invadidos más antiguamente que Patagonia, como Nueva Zelanda y Australia (Tanentzap et al., 2012). Por ejemplo, en Nueva Zelanda, la introducción del ciervo ha causado cambios profundos en la flora nativa (Nugent et al., 2001; Forsyth et al., 2010) y en algunas funciones de los ecosistemas (Wardle et al., 2001). En el noroeste patagónico se ha avanzado sustancialmente en el conocimiento de algunos aspectos de la ecología e impacto del ciervo colorado durante las últimas 2 décadas, mientras que otros aspectos permanecen aún inexplorados. En este trabajo hacemos una revisión y síntesis del conocimiento existente a la fecha sobre la ecología e impacto del ciervo colorado en la región Andino-Patagónica en la Argentina, e identificamos los vacíos en el conocimiento y las necesidades de investigación con el objetivo de mejorar los planes de manejo tendientes a la reducción del impacto sobre los sistemas naturales. Adicionalmente, este trabajo brinda una extensa (aunque no completa) compilación de la literatura disponible sobre el ciervo colorado en el noroeste de la Patagonia, que puede ser de utilidad para futuros estudios que se emprendan.

## **HISTORIA DE LA INTRODUCCIÓN Y COLONIZACIÓN DEL CIERVO COLORADO Y SU DISTRIBUCIÓN EN LA ARGENTINA**

El ciervo colorado fue introducido con fines cinegéticos en la Argentina, en la provincia de La Pampa, desde Europa a principios del siglo veinte, y posteriormente fue llevado reiteradamente al suroeste de la provincia del Neuquén. De allí, se dispersó en toda la región, incluso cruzando a Chile a través de pasos accesibles en la cordillera de los Andes (Ortiz, 1992; Flueck y Smith-Flueck, 2012b). A mediados del siglo veinte el ciervo colorado fue introducido

en Chubut, en los lagos Fontana y La Plata (Daciuk, 1978). En el año 1973, la especie fue introducida en el extremo sur del continente (Isla de los Estados; Massoia y Chebez, 1993), donde la población se ha establecido y ocupa el área occidental de la isla, afectando la renovación del bosque (Hlopec, 2009).

A la fecha, no se conoce con precisión la distribución actual del ciervo colorado en Argentina ni en Patagonia. Se sabe que existen poblaciones silvestres de ciervo colorado en las provincias de Mendoza, La Pampa, Neuquén, Río Negro, Chubut, Salta, Jujuy, Tucumán y San Luis, y núcleos en semicautiverio en Buenos Aires, Entre Ríos, Corrientes, Santa Fe, La Rioja y Córdoba (Novillo y Ojeda, 2008; Flueck, 2010). En el año 2003 se estimó que el ciervo colorado ocupaba una superficie de aproximadamente 50 000 km<sup>2</sup> en el sur de Argentina y Chile, entre los 39-45° de latitud y otro núcleo a los 55° S (Flueck et al., 2003). Su distribución se está ampliando por dispersión natural y por el traslado y confinamiento en semicautiverio (e. g., en el norte neuquino, Guichón et al., 2015, este volumen; o en Tierra del Fuego [Chile], Donoso, 2011). Aquí, identificamos la necesidad de comenzar a generar información espacialmente explícita (e. i., con mapas como soporte) sobre las poblaciones actuales de ciervo colorado en la Patagonia. Así, cada área de ocupación detectada debería estar asociada, por ejemplo, a información sobre el estatus de invasión (antiguo o reciente), los atributos poblacionales (e. g., abundancia, estructura de edades y de sexos), el tipo de hábitat ocupado (bosque, pastizal, matorral) o variables topográficas (relieve, altitud) y climáticas. Además, esta información podría utilizarse posteriormente para desarrollar una serie de modelos que permitan generar mapas predictivos de invasión.

## **ABUNDANCIA POBLACIONAL Y HÁBITATS OCUPADOS POR EL CIERVO COLORADO EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA**

La densidad poblacional total para Chile y Argentina ha sido estimada en el año 2003 en 100 000 individuos (ind.), con un promedio de

2 ind./km<sup>2</sup>, variando entre densidades de 0.3 y 3 ind./km<sup>2</sup> en ambientes boscosos, 25-100 ind./km<sup>2</sup> en la zona de ecotono y 50 ind./km<sup>2</sup> en la estepa (Flueck et al., 2003). En el Parque Nacional Lanín, en ambientes con pastizales y bosque abierto y denso, se estimaron entre los años 2008 y 2012, densidades de 1 a 7 ind./km<sup>2</sup> según el hábitat y la historia de cacería (Sanguinetti et al., 2014). Según encuestas realizadas entre 1994-2011 a propietarios de áreas de caza mayor en la provincia del Neuquén, la densidad de las poblaciones de ciervos estaría aumentando (i. e., promedio de 2 vs. 4.8 ind./km<sup>2</sup>), como así también su área de ocupación (i. e., promedio de 40 vs. 93% de ocupación) y su relación de sexos (promedio H:M de 2.5:1 vs. 6.5:1) (Piudo et al., 2012).

En general, la estructura poblacional de los cérvidos está caracterizada por la existencia de una segregación social y espacial y la separación de ambos sexos en el tiempo y en el espacio, determinada esta por la compleja interrelación entre los requerimientos nutricionales de cada sexo, las condiciones ambientales del sitio y las necesidades de reducir el riesgo de depredación en las distintas etapas del ciclo de vida (Clutton-Brock et al., 1982; Putman, 1988). En el noroeste patagónico, en ambientes de ecotono bosque-estepa, la población está estructurada formando grupos de gran tamaño (50-300 individuos) mientras que en zonas donde predominan los bosques densos la población está constituida por grupos más chicos (1-15 individuos). En ambos ambientes existe una segregación sexual estacional, observándose grupos de hembras con animales subadultos y grupos de macho jóvenes espacialmente separados, donde cada sexo usa hábitats o áreas diferentes en cada época del año, excepto durante la brama (Flueck, 2005; Sanguinetti y Ferreyra, 2012). Las variaciones intraespecíficas en estas características estructurales poblacionales, considerando las claras diferencias ecológicas entre ambos sexos, pueden tener importantes implicancias en términos de impacto sobre la vegetación y en el manejo del ciervo colorado (Putman y Flueck, 2011; ver secciones **Ecología trófica** y **Conclusiones**).

## USO DE HÁBITAT DEL CIERVO COLORADO EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA

A escala de paisaje el ciervo colorado en el noroeste de la Patagonia ocupa todos los hábitats disponibles, esto es, los bosques en el oeste, el ecotono bosque-estepa y la estepa, hacia el este (Flueck et al., 1993; Flueck et al., 1995). A escala de comunidad, por ejemplo en Isla Victoria, el ciervo colorado usa de manera similar el bosque de coihue (*Nothofagus dombeyi*), el bosque de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) y los matorrales de radial (*Lomatia hirsuta*) y maitén (*Maytenus boaria*), ya sea inferido a partir del número de heces (2.28, 3.51 y 3.96 heces promedio/parcela, respectivamente) o de la incidencia del ramoneo (62%, 65% y 68%, respectivamente) (Barríos-García et al., 2012). En la estepa, Lantschner et al. (2013) registraron, mediante el uso de cámaras-trampas, un uso significativamente mayor del ciervo colorado de las plantaciones de coníferas introducidas (75% de las detecciones), respecto a las comunidades nativas (20% de las detecciones) (mosaicos de ciprés de la cordillera y estepa, matorrales de ñire *Nothofagus antarctica*, bosques de lenga *Nothofagus pumilio* y vegetación de altura). Por otro lado, Flueck et al. (1999) encontraron, mediante el conteo del número de heces, que el ciervo colorado usa principalmente los mallines de altura, en particular, aquellos que no se hallan inundados todo el año (30% de uso relativo) y las áreas de transición dominados por especies gramíneas (21% de uso relativo), mientras que el uso es menor en los pastizales de altura (8% de uso relativo) y en el bosque de lenga (6% de uso relativo). Por su parte, Flueck (2005) determinó que si bien existen migraciones locales entre hábitats dentro de los territorios y estacionales (altitudinal y longitudinal), en la población hay animales "migratorios" y "residentes" definidos a partir del conocimiento y experiencia transmitidas en la relación madre-cría durante su primer año de vida (Clutton-Brock et al., 1982). Otros aspectos relacionados al uso del hábitat, como por ejemplo su variación estacional o en función del sexo o clase de edad son aspectos aún escasamente conocidos en la región. Tampoco

existe información con relación a la variación diaria del uso de hábitat. En su área nativa de distribución, el hemisferio norte, los machos usan los pastizales y bosques con sotobosque con arbustos perennes palatables durante la primavera, en su momento de máximo requerimiento energético, para recuperar el peso perdido durante el otoño-invierno y para poder destinar toda la energía hacia el crecimiento de astas y músculos del cuello. Por el contrario, las hembras seleccionan los pastizales durante el invierno y principios de la primavera, durante la preñez, y usan más los bosques a fines de la primavera y principios del verano en la época del parto y en los primeras semanas de la cría, aprovechando la mayor productividad y protección frente a depredadores que provee el bosque en ésta época (Clutton-Brock et al., 1982; Putman, 2004).

## ECOLOGÍA TRÓFICA DEL CIERVO COLORADO EN PATAGONIA

A grandes rasgos, la dieta de los diferentes ungulados herbívoros puede diferenciarse por la proporción de especies leñosas, herbáceas o gramíneas que la integran (Gill, 2006). El ciervo colorado es considerado un herbívoro consumidor intermedio, selectivo y oportunista (Hofmann, 1989). Esto significa que generalmente posee una dieta mixta, compuesta por gramíneas y especies leñosas, la cual puede variar estacionalmente. En base a las adaptaciones morfofisiológicas de su aparato digestivo puede cambiar hacia un hábito ramoneador acorde cambia la lignificación del forraje (Hofmann, 1989; Manacorda y Pelliza, 1999). Si bien las plantas poseen mecanismos de tolerancia a la herbivoría, está generalmente aceptado inferir (con cautela) sobre la susceptibilidad de las especies al ramoneo en base a la información sobre las especies consumidas. Por lo tanto, conocer la dieta y la selección de especies de plantas por el ciervo colorado es un paso crucial para modelar sus interacciones tróficas y el manejo de sus impactos.

El conocimiento de la composición botánica de la dieta del ciervo colorado en Patagonia proviene mayormente del análisis microhistológico de heces. Más allá del ambiente es-

tudiado (bosque o ecotono), la dieta del ciervo colorado en la región se basa principalmente en el consumo de especies leñosas, ya sean arbóreas o arbustivas (50-70%), y en menor medida de gramíneas (15-25%), graminoides (10-20%) y hierbas (5-10%) (Bahamonde et al., 1986; Pelliza et al., 1997; Galende y Grigera, 1998; Relva y Caldiz, 1998; Ortiz y Bonino, 2007). La composición de la dieta cambia a lo largo del año, pero siempre con una base mayormente leñosa; las hierbas son consumidas de manera constante durante todo el año, mientras que las gramíneas y las graminoides aumentan su proporción en la dieta durante la primavera, probablemente debido a su mayor disponibilidad en el ambiente en esta época. La dieta del ciervo colorado en la Patagonia, no difiere significativamente de aquella descrita para su ambiente nativo, Europa, donde predominan los ítems concentrados y en menor medida, las gramíneas y graminoides (Gebert y Verheyden-Tixier, 2001) o para otros ambientes invadidos, como Nueva Zelanda (Forsyth et al., 2002). Los análisis de dieta descriptos para Patagonia nos brindan información acerca de las especies o grupos funcionales con los cuales el ciervo colorado satisface sus necesidades nutricionales. Sin embargo, esta información no refleja la preferencia o selectividad de este herbívoro exótico, dado que en ninguno de los estudios arriba mencionados ha sido evaluada la disponibilidad del forraje. Para mejorar la comprensión del impacto por herbivoría del ciervo colorado, los próximos estudios de dieta deberían cuantificar el forraje disponible estacionalmente y comparar esta información con la composición de la dieta o el consumo para determinar selección. Además, ayudaría al entendimiento del proceso de selección de dieta conocer la calidad nutritiva y los compuestos secundarios (e. g., taninos) de las especies.

Por otro lado, estudios complementarios sobre el ramoneo del ciervo colorado en plantas individuales en ambientes boscosos son coincidentes con aquellos provenientes del análisis microhistológico de heces. Estos estudios muestran que en sitios con alta densidad el ciervo utiliza intensamente especies siempreverdes y especies espinescentes (Veblen et al., 1989; Veblen et al., 1992; Relva y Veblen,



1998; Barrios-García et al., 2012). El intenso uso de estas especies, presumiblemente poco palatables, podría estar relacionado con la simplificación del sotobosque en términos de especies provocada por altos niveles crónicos de herbivoría (e. g., Isla Victoria). Futuros estudios deberían orientarse a identificar las posibles fuentes de variación del proceso de selección de especies vegetales, como la densidad animal, la historia de colonización, la diversidad de hábitats que ocupa y el efecto de la simpatria del ciervo con otros ungulados silvestres o domésticos.

### INTERACCIÓN ENTRE EL CIERVO COLORADO Y OTROS GRANDES MAMÍFEROS HERBÍVOROS

La información disponible indica que no existe una superposición o solapamiento de dieta significativo entre el ciervo colorado y otros mamíferos herbívoros, ya sean estos nativos, como el chinchillón (*Lagidium viscacia*) (Galende y Grigera, 1998) y el guanaco (*Lama guanicoe*) (Bahamonde et al., 1986) o exóticos, como la liebre (*Lepus europaeus*) (Galende y Grigera, 1998) y el ganado vacuno (*Bos taurus*) (Galende y Grigera, 1998). Sin embargo, Galende et al. (2004) y Ortiz y Bonino (2007) determinaron que la dieta del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) y el ciervo colorado son similares cuando no están en simpatria. En este sentido, un estudio concluyó que la superposición de la dieta entre el ciervo colorado y el huemul en primavera, verano y otoño fue de 54, 42 y 62%, respectivamente, donde en este caso ambas especies prefirieron a *Maytenus disticha* (Smith-Flueck, 2000; Smith-Flueck, 2003). Flueck (2010) sugiere, sin embargo, que el ganado doméstico tendría un mayor impacto en las poblaciones del huemul que el ciervo colorado, debido a su mayor distribución y coincidencia geográfica histórica y actual. Sin embargo, son muy escasos los estudios realizados sobre interferencia del ganado con el huemul que permitan concluir claramente al respecto. Uno de los pocos estudios realizados, muestra que el ganado ovino competiría por el forraje en mayor medida con el huemul a como lo hace el vacuno (Vila et al., 2009). Por otro lado, también se ha observado

una recuperación de las poblaciones de huemul luego de diez años del retiro del ganado vacuno (además de la reducción de la caza furtiva) en el sur de Chile (Briceño et al., 2013). En síntesis, y como señala Flueck (2010), se necesitan estudios específicamente diseñados para determinar la posible interferencia del ciervo colorado en relación con los cérvidos nativos.

### EL CIERVO COLORADO COMO DISTURBIO EN LOS BOSQUES ANDINO-PATAGÓNICOS: EFECTOS DIRECTOS, INDIRECTOS Y SINÉRGICOS

La presencia del ciervo colorado en los ecosistemas patagónicos puede ser considerado como un disturbio novel, ya que si bien es simpátrico en algunas zonas de su distribución actual con los ciervos nativos (i. e., huemul y pudú, *Pudu puda*) y otros herbívoros nativos (guanaco) (Flueck, 1996; Flueck, 2003; Flueck y Smith-Flueck, 2012a), la abundancia de sus poblaciones es sustancialmente mayor a la de las especies nativas (Novaro et al., 2000; Flueck, 2003; Smith-Flueck, 2003). Además, puede ser considerado como un disturbio crónico, en oposición a los disturbios episódicos presentes en la región, como el fuego o las defoliaciones por insectos (Veblen et al., 1996), en donde la estructura y composición del bosque cambian dramática y súbitamente en un punto dado en el tiempo.

La mayor parte de la información cuantitativa sobre el efecto del ciervo en las comunidades vegetales proviene de sitios con alta densidad o colonización histórica. En estas situaciones se ha probado que el ciervo modifica sustancialmente las comunidades de bosques, simplificando la estructura vertical, reduciendo la cobertura del sotobosque, modificando su composición así como también facilitando otras invasiones (Fig. 1). El impacto más notorio del ciervo colorado ocurre sobre el crecimiento en altura de algunas especies arbóreas dominantes (Relva et al., 2010) y subdominantes (Veblen et al., 1989). En estos sitios el sotobosque (estrato bajo del bosque) está compuesto principalmente por especies espinescentes o resistentes a la herbivoría (Ramírez et al., 1981; Veblen et al.,

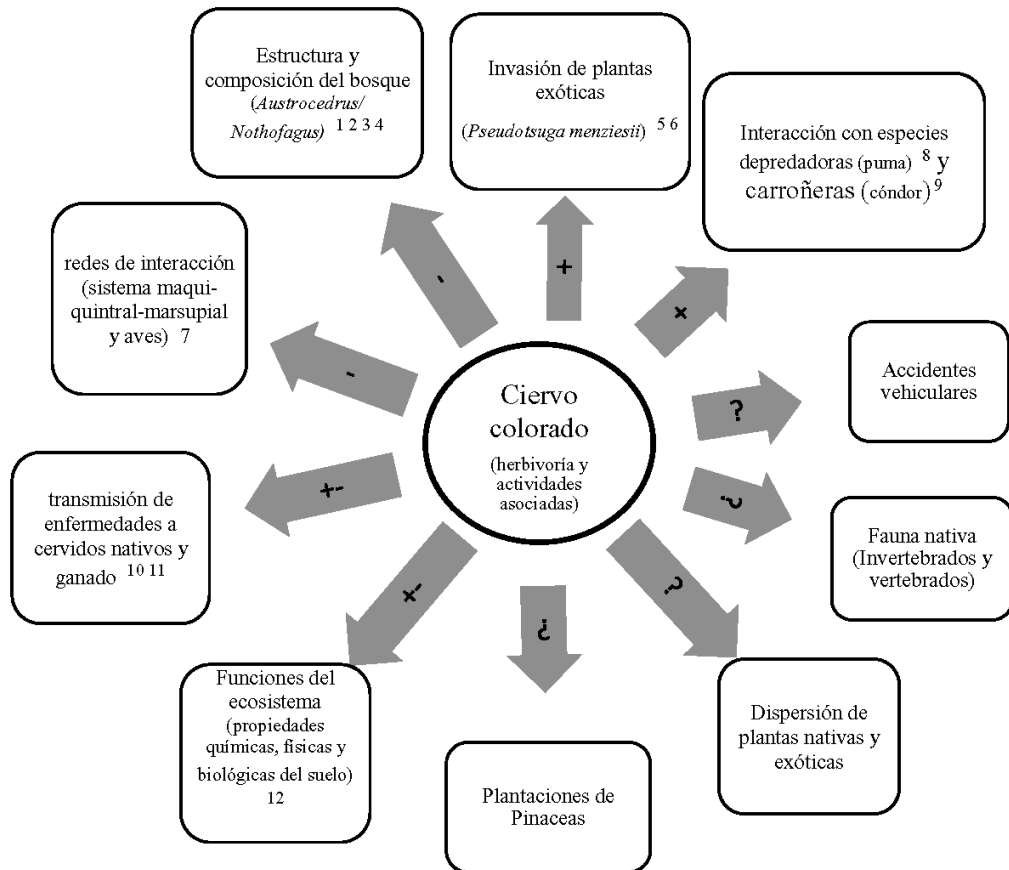


Fig. 1. Esquema conceptual sobre los impactos e interacciones ecológicas del ciervo colorado (*Cervus elaphus*) en el noroeste de la Patagonia, Argentina. + indica efecto positivo; - indica efecto negativo; +- indica efecto neutral; ? indica efecto no conocido. Se indica además la cita bibliográfica correspondientes a cada impacto (<sup>1</sup>Ramirez et al., 1981; <sup>2</sup>Veblen et al., 1989; <sup>3</sup>Relva y Veblen, 1998; <sup>4</sup>Relva et al., 2009; <sup>5</sup>Relva et al., 2010; <sup>6</sup>Nuñez et al., 2013; <sup>7</sup>Rodriguez-Cabal et al., 2013; <sup>8</sup>Novaro et al., 2000; <sup>9</sup>Lambertucci et al., 2009; <sup>10</sup>Flueck y Jones, 2006; <sup>11</sup>Chang Reissig, 2009; <sup>12</sup>Relva et al., 2014).

1989; Relva y Veblen, 1998; Relva et al., 2009; Relva et al., 2010). Por otro lado, se desconoce el efecto del ciervo en sitios con densidades baja o intermedia o de reciente colonización, por lo que aquí identificamos la necesidad de generar información en estas áreas. Por el contrario, el efecto del ciervo colorado sobre la abundancia de plántulas y juveniles de las especies arbóreas dominantes es más variable (Vázquez, 2002), ya que se ha registrado mayor densidad de plántulas de especies arbóreas dominantes en sitios pastoreados que en no pastoreados (Ramirez et al., 1981; Veblen et al., 1989), o no se

han encontrado diferencias significativas (Relva et al., 2010). Esta diversidad de respuesta en la abundancia de plántulas, posiblemente se deba a que esta etapa de la regeneración está fuertemente influida por otros factores además de la herbivoría, como la microtopografía, los niveles lumínicos o la competencia, que pueden enmascarar el efecto neto del ciervo. Estudios experimentales que evalúen la tasa de germinación y la sobrevivencia temprana podrían ayudar a dilucidar el efecto del ciervo colorado en los estadios tempranos de la regeneración del bosque.

Más allá de los efectos directos que los herbívoros pueden tener sobre las comunidades pueden afectarlas indirectamente. Un efecto indirecto ocurre cuando una especie altera el efecto que otra tiene sobre una tercera especie (Wootton, 1994). Los estudios diseñados específicamente para detectar los efectos indirectos en el sistema planta-ciervo colorado en Patagonia son escasos. Recientemente se ha demostrado que los ciervos introducidos (ciervos colorado y dama) desarticulan la red de interacciones constituida por un árbol subdominante, una planta hemiparásita a la que hospeda, dos especies dispersoras de semillas y una especie de ave polinizadora (Rodríguez-Cabal et al., 2013) (**Fig. 1**). Otros estudios muestran que el ciervo facilita la invasión de especies exóticas competidoras, a través de un mayor impacto sobre las especies nativas (Relva et al., 2010) o dispersando los hongos micorrízicos, mutualistas obligados de las pináceas introducidas (Nuñez et al., 2013) (ver detalles de ambos ejemplos en la sección **El ciervo como facilitador de otras invasiones**). Sin embargo, poco se sabe en Patagonia sobre el efecto que tienen los cambios inducidos por el ciervo colorado en la composición y estructura del sotobosque sobre la fauna nativa (i. e., invertebrados y vertebrados) dependiente de este estrato, como ha sido demostrado en otras partes del mundo (Wardle et al., 2001; Suominen y Danell, 2006) (**Fig. 1**).

A la fecha, la información cuantitativa que se tiene sobre el impacto del ciervo colorado en Patagonia proviene de comunidades de bosques, y prácticamente se reduce a bosques de coihue y ciprés, en Argentina, y a bosques húmedos en el sur de Chile (Ramírez et al., 1981). Además, la mayor parte de estos estudios son comparativos-observacionales (e. g., Veblen et al., 1989; Veblen et al., 1992; Relva y Veblen, 1998; Relva et al., 2009), mientras que son escasos aquellos llevados a cabo desde una aproximación experimental (e. g., Relva et al., 2010), la cual permite separar el efecto del ciervo colorado de otros factores bióticos o abióticos presentes. Próximas investigaciones experimentales sobre el impacto del ciervo en la vegetación deberían contemplar otras comunidades frecuentemente utilizadas por el ciervo

colorado, como los bosques de lenga o aquellos que tienen un altísimo valor de conservación por su rareza como los compuestos por raulí (*Nothofagus nervosa*), roble pellín (*Nothofagus obliqua*) o araucaria (*Araucaria araucana*).

El ramoneo ha sido sugerido como el tipo de daño más importante sobre los ecosistemas, al menos a escalas espaciales y temporales grandes (Persson et al., 2000). Sin embargo, otras actividades desarrolladas por los ciervos, como el descortezado (consumo de corteza) o raspado (frotamiento de astas para demarcación de territorio o ayuda de remoción del terciopelo) pueden tener efectos sustanciales a escala local. En un estudio realizado en Isla Victoria, Barrios García et al. (2012) encontraron que el ramoneo es la actividad con mayor incidencia sobre las especies leñosas (65%), mientras que las otras actividades tienen una incidencia significativamente menor (i. e., descortezado 4% y el raspado 2%). Si bien se desconocen los efectos que pueden causar estas actividades a nivel individual (i. e., mortalidad, cambios en la arquitectura), la baja incidencia registrada permitiría asumir que las consecuencias sobre la comunidad de plantas es mínima. Por último, el pisoteo es otra actividad producida por los grandes herbívoros, reconocida por afectar los estadios tempranos de la regeneración, promoviendo el establecimiento de especies mejor adaptadas a este tipo de disturbio (e. g., especies introducidas) y frenando el de otras especies más susceptibles (Thompson Hobbs, 2006). El efecto del pisoteo por el ciervo colorado no ha sido cuantificado aún en la región, pero es posible que tenga un efecto similar al observado para el alce (*Alces alces*) en los bosques boreales de Escandinavia (Persson et al., 2000), tanto en lo relativo a la vegetación como a las propiedades del suelo.

## IMPACTOS DEL CIERVO COLORADO EN LAS FUNCIONES DE LOS ECOSISTEMAS

Los ungulados pueden influir indirectamente en las propiedades de los ecosistemas mediante sus diferentes actividades (Hobbs, 1996; Persson et al., 2000), como por ejemplo a través del ramoneo selectivo (altera la calidad y cantidad



de hojarasca que llega al suelo), el pisoteo (incrementa la tasa de mineralización del N y la proporción de suelo desnudo) y por las deposiciones de heces y orina (aportan mayor cantidad de nutrientes fácilmente disponibles para las plantas y microorganismos). Los estudios realizados a nivel mundial sobre el impacto en las propiedades del suelo muestran efectos idiosincráticos (positivos, neutrales y negativos) para los diferentes tipos de vegetación, herbívoros y propiedades del suelo (Harrison y Bardgett, 2008). En Patagonia, si bien el ciervo colorado afecta significativamente la composición, abundancia y estructura del sotobosque (ver sección **Impactos sobre la comunidad**), el único estudio realizado hasta el momento no encontró diferencias en las propiedades físicas (humedad y densidad aparente), químicas (pH, cationes, C orgánico y N total) y biológicas (respiración microbiana y mineralización neta de N) del suelo (**Fig. 1**) en áreas con y sin la presencia del ciervo (Relva et al., 2014). Los autores atribuyen este resultado a la alta capacidad de los suelos volcánicos para estabilizar la materia orgánica, amortiguando los cambios inducidos por disturbios. Tampoco en este estudio se encontraron diferencias en la cantidad y calidad (C, N y C/N) de hojarasca entre las áreas ramoneadas y no ramoneadas. Los autores sugieren aquí que quizás 7 años de exclusión de los ciervos no serían suficientes para detectar cambios inducidos por la herbivoría, particularmente en suelos volcánicos altamente estables como los de la región. Resultados similares fueron reportados para ecosistemas boscosos en Nueva Zelanda, por lo cual ha sido sugerido que la alteración del sotobosque producida por los ciervos no alcanza a inducir cambios a nivel del suelo (St. John et al., 2011).

Otra de las funciones ecológicas afectadas por el ciervo colorado en el noroeste de la Patagonia está relacionada con la disrupción de las interacciones predador-presa y la total modificación de la trama trófica en el ecosistema invadido. En la actualidad el ciervo colorado es una presa dominante para el puma (*Puma concolor*), representando el 43% de la biomasa consumida por este carnívoro (Novaro et al., 2000), y una de las fuentes principales

de carroña para el cóndor (*Vultur gryphus*), donde en zonas con abundancia de ciervo y cacería en la actualidad representa el 75% de la dieta, cuando 12-15 años atrás era solo del 10% (Lambertucci et al., 2009). Ambos estudios demuestran que los megaherbívoros nativos (guanaco y choique, *Pterocnemia pennata*), por su baja densidad, ya no cumplen su rol ecológico como presa y carroña, siendo reemplazados por las especies exóticas.

## EL CIERVO COLORADO COMO FACILITADOR DE OTRAS INVASIONES EN PATAGONIA

La evidencia sugiere que los ungulados pueden contribuir a la invasión de especies exóticas mediante diferentes mecanismos (Parker et al., 2006). Uno de ellos es el ramoneo selectivo, mediante el cual el herbívoro reduce o elimina las especies nativas, favoreciendo a las exóticas mediante el mecanismo de exclusión competitiva. En este sentido, estudios recientes muestran que los ciervos introducidos en Isla Victoria, prefieren consumir las especies de árboles nativos, coihue y ciprés, a los introducidos, pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) y pino oregón (Nuñez et al., 2008). Relva et al. (2010) encontraron que tanto la especie arbórea nativa (ciprés) como la introducida (pino oregón) son afectadas por el ramoneo del ciervo. Sin embargo, el impacto negativo es mucho mayor para la especie nativa (crece 77% menos en presencia del ciervo) que para la introducida (crece 3% menos). Por otro lado, la remoción del ciervo colorado por cuatro años no afectó la riqueza y abundancia del resto de las especies exóticas del sotobosque, en tanto que tuvo un claro efecto positivo sobre las especies nativas. Estos resultados sugieren que el ciervo puede facilitar la invasión de especies exóticas al afectar negativamente con mayor intensidad a las especies nativas, apoyando la hipótesis de “invasional meltdown” (Simberloff, 2006) (**Fig. 1**). Otro mecanismo de facilitación de la invasión de especies exóticas ocurre cuando los ciervos u otros ungulados transportan frutos o semillas desde un lugar invadido a otro no invadido, ya sea a través del tracto digestivo (endozoocoria) o a través del

pelaje o pezuñas (epizoocoria) (Gill y Beardall, 2001). Nuñez et al. (2013) encontraron que el ciervo colorado y el jabalí (*Sus scrofa*) en Isla Victoria son dispersores de hongos micorrízicos (en especial de hongos hipógeos del género *Rhizopogon*), los cuales son necesarios para el establecimiento y crecimiento de varias especies de pináceas (varias de ellas con alto potencial invasor) (Fig. 1). Si bien no existen en la región estudios específicos que hayan investigado el rol de los ciervos exóticos como dispersores de semillas de especies nativas y exóticas, es probable que tengan un rol activo al respecto, como el hallado en otras regiones del mundo (Gill y Beardall, 2001). Simberloff et al. (2002, 2003) relacionan la gran abundancia de una especie arbórea introducida, enebro (*Juniperus communis*) en los senderos de Isla Victoria, al efecto combinado del pisoteo y dispersión de semillas de esta especie por los ciervos exóticos. Un tercer mecanismo por el cual los ciervos podrían facilitar la invasión de especies exóticas sería a través de la alteración del suelo por el pisoteo de la vegetación y el suelo. Los efectos netos de este disturbio no se conocen bien en general, y no han sido investigados aún en la región, pero es probable que les confiera ventajas a las especies exóticas, las que a menudo están mejor adaptadas para establecerse en sitios abiertos y con suelo desnudo.

## ROL EPIDEMIOLÓGICO DEL CIERVO COLORADO EN LA PATAGONIA

La alta densidad en ciertos sitios, su distribución y los patrones de movimiento le confieren al ciervo colorado un potencial rol epidemiológico como reservorio y vector de parásitos y enfermedades infecciosas con posibles consecuencias para la salud humana y la fauna silvestre y doméstica (Flueck y Jones, 2006). Análisis macroscópicos revelaron la ausencia de ectoparásitos como garrapatas, pulgas o piojos (Flueck y Smith-Flueck, 2012a), mientras que mediante la realización de necropsias se hallaron infestaciones parasitarias por *Fasciola hepatica* (lesiones hepáticas), *Dyctiocaulus eckerti* (parasitosis pulmonar causante de neumonía), *Taenia ovis krabbei* y *Cysticercus*

*tenuicollis* con distinto grado de prevalencia (Flueck y Jones, 2006; Chang Reissig, 2009). En tanto, las enfermedades infecciosas víricas y bacterianas en ciervos colorados aparentemente no constituyen un grave problema, debido a que solamente fueron detectados títulos bajos de anticuerpos para rotavirus, parainfluenza tipo 3 y leptospirosis (Chang Reissig, 2009) (Fig. 1). Tampoco se registraron en los animales estudiados enfermedades frecuentes en el ganado o la fauna silvestre, como TSE (encefalopatías espongiiformes transmisibles), fiebre aftosa, hidatidosis, paratuberculosis o brucelosis (Chang Reissig, 2009; Flueck y Smith-Flueck, 2012a). Si bien el ciervo colorado puede ser considerado un reservorio de parásitos y enfermedades, Flueck y Smith-Flueck (2012a) enfatizan que el mayor riesgo de transmisión hacia los cérvidos nativos como el huemul, proviene del ganado doméstico, dado su mayor grado de solapamiento espacial (100% con el ganado vs <2% con ciervo colorado, de acuerdo a Flueck (2010). Algunas medidas profilácticas recomendadas incluyen llevar a cabo relevamientos serológicos y el monitoreo del estado de salud de los animales cazados en áreas protegidas y privadas, así como de los individuos importados para criaderos, además de mantener bajas densidades en los establecimientos que realizan cría en cautiverio o semicautiverio (Chang Reissig, 2009).

## EL CIERVO COLORADO COMO RECURSO ECONÓMICO

La economía vinculada al ciervo colorado se basa en su uso cinegético en áreas de caza ubicadas en tierras públicas y privadas y en su utilización como recurso pecuario. En Argentina, existen cerca de 230 áreas de caza en las provincias patagónicas (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, MAGyP). En ellas se declaran y precintan por año entre 850 y 1300 trofeos de ciervo colorado, de los cuales las provincias de La Pampa y Neuquén aportan cada una el 40% (MAGyP). Si se asume un éxito de caza del 50%, anualmente practicarían la caza deportiva entre 1600 y 3600 cazadores totales (J. Franco com. pers.). De ellos, según la proporción de trofeos que son precintados

para exportación, entre el 10 y 40%, según el año, serían de origen extranjero. No existe un estudio de mercado que estime lo que gasta un cazador nacional o extranjero. Con la poca información existente, si se asume que por 3-5 días de cacería gastan cerca de 1500 y 10000 US\$, respectivamente, y teniendo en cuenta la cantidad total de cazadores, la actividad cinegética podría estar representando entre 8 y 18 millones de US\$ anuales. En relación al ciervo colorado como producto pecuario, existen cerca de 49 criaderos en el país, de los cuales 30-40% están habilitados por SENASA para la exportación de carne, velvet y astas (MAGyP). Entre 2005 y 2013, las existencias de ciervos en cautiverio variaron entre 11000 y 21000 animales, de los cuales la faena, de aproximadamente el 20% de este stock, produjo 28-170 toneladas de carne y astas de ciervo para exportación por un valor de 110000-760000 US\$ anuales (MAGyP). Por otra parte, no se tiene información sobre el nivel de la caza furtiva (la Federación Argentina de Caza Mayor estima que es de aproximadamente 25%; J. Franco com. pers.), ni del consumo de carne fresca o procesada (venta en locales y restaurantes), ni de los subproductos (cueros, artesanías basadas en las astas) utilizados en el mercado interno.

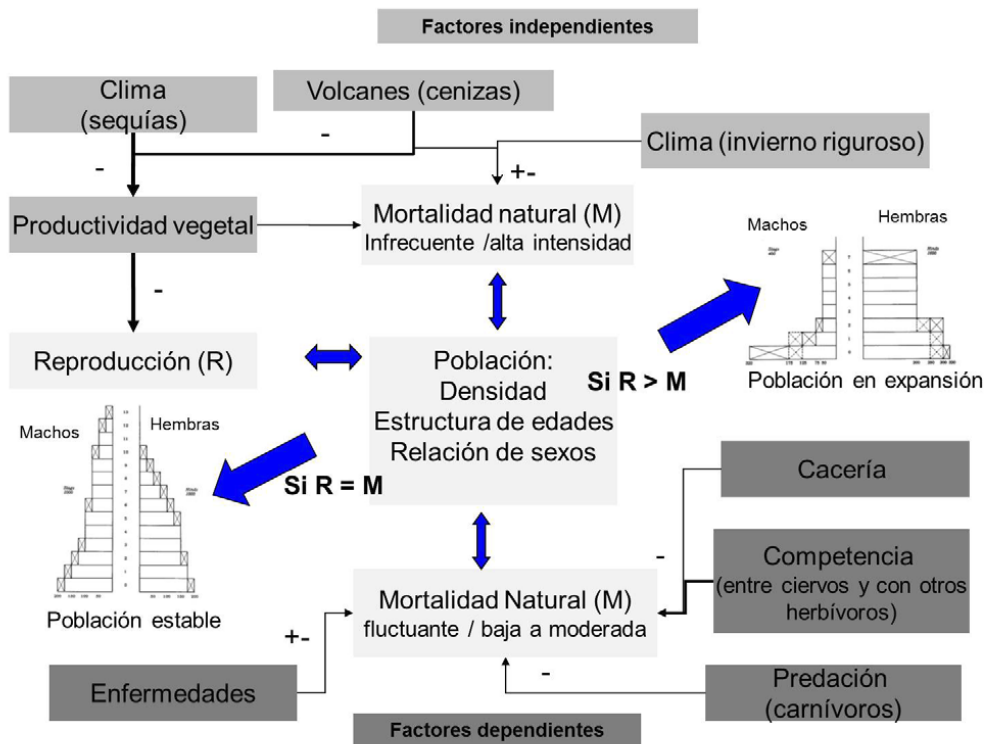
### CONTROLES POBLACIONALES DEL CIERVO COLORADO EN PATAGONIA

Existen diversos factores que influyen en la dinámica poblacional del ciervo colorado, tanto independientes como dependientes de la densidad, cuyos efectos sobre las tasas de natalidad y mortalidad determinarán la estructura de edades y de sexos, y en última instancia, la tendencia demográfica en el largo plazo (Putman, 2004). Entre los factores denso independientes (**Fig. 2**), la sequía en Patagonia repercute en el éxito reproductivo (la tasa de preñez decrece de 98 a 56%), en la supervivencia de las crías en el primer año (la proporción de hembras con crías disminuye de 58-70% a 30%) y provoca un aumento de la proporción de machos en las crías al nacer (Flueck, 2001a; 2001b). Las sequías extremas son eventos relativamente raros (infrecuentes) en la región (Villalba et al.,

1996) y por ende sus efectos negativos sobre la población son transitorios. Menos frecuente aún son las erupciones volcánicas, cuya ceniza provoca pérdida de productividad primaria, mortalidad en hembras preñadas durante el parto o abortos, pérdida en la condición física y reducción del éxito reproductivo (Flueck y Smith-Flueck, 2013; Flueck, 2014). Estas erupciones pueden disparar migraciones regionales hacia sitios no afectados y, con el tiempo, la acumulación de fluoruro en exceso puede afectar la dentición, el desarrollo esquelético, provocar un aumento de morbosidad y mayor riesgo de depredación en ciervos en edades tempranas, y por tal motivo se espera a futuro una reducción en la tasa de crecimiento poblacional (Flueck y Smith-Flueck, 2013; Flueck, 2014). A diferencia de lo que ocurre en Europa y América del Norte (Clutton-Brocket al., 1982; Putman, 2004; Milner et al., 2006), los inviernos rigurosos con fuertes nevadas no parecen ser un importante factor regulador poblacional en Patagonia (Flueck, 2001a; Flueck et al., 2005). Entre los factores denso dependientes, en Patagonia tienen poco efecto la caza (legal e ilegal), la ocurrencia de enfermedades y la depredación por puma (**Fig. 2**). Los pocos estudios disponibles muestran que la supervivencia de ciervos adultos es alta y supera el 90% todos los años (Flueck, 2001a; 2005). En tanto, la competencia entre ciervos y con otros ungulados sí puede tener un efecto regulador a escala regional en condiciones de alta densidad (ej. 50-100 individuos/km<sup>2</sup>) y frente a una reducción de la productividad primaria provocada por el clima o por eventos volcánicos (**Fig. 2**) (Flueck, 2005). En definitiva, durante épocas climáticas desfavorables en situaciones de alta densidad y competencia con otros herbívoros se ejercería cierta regulación poblacional a partir de una merma en la reproducción y en la supervivencia de crías y subadultos.

### MANEJO DEL CIERVO Y CAZA DEPORTIVA

A nivel mundial, existen premisas ampliamente aceptadas en el ámbito científico y de la gestión estatal y privada que fundamentan la necesidad del manejo del ciervo colorado,



**Fig. 2.** Factores reguladores de las poblaciones del ciervo colorado en Patagonia. El grosor de las flechas indica la importancia relativa de cada uno de los factores. + Indica efecto positivo del factor sobre la población, - indica efecto negativo y +/- indica efecto neutral del factor

tanto en regiones donde la especie es nativa como en aquellas donde es exótica (Flueck et al., 1995; Tremblay et al., 2004; Milner et al., 2006; Nugent et al., 2011). En su ámbito nativo es controlado intensamente para mantener la capacidad de carga de los ecosistemas que habita, en un contexto de disminución o extinción de sus depredadores naturales y conflictos con otros usos de la tierra (Apollonio et al., 2010). Donde fue introducida, no hay duda que es una especie exitosa y que los factores naturales de regulación son ineficaces, por lo cual es necesaria la intervención humana para evitar escenarios con impactos ambientales y socioeconómicos no deseados. En el caso de Patagonia, el ciervo puede potencialmente colonizar desde la provincia de Mendoza hasta Tierra del Fuego, y desde los Andes hasta el Atlántico (Flueck et al., 2003); son las decisiones humanas las que determinarán si se cumplirá

o no este potencial o en qué plazos temporales será alcanzado.

En diversos países del mundo se ha corroborado científicamente la influencia negativa que tiene la alta densidad poblacional sobre el crecimiento y peso promedio de las astas del ciervo colorado (Mysterud, 2001; Kruuk et al., 2002; Putman, 2004). La calidad de las astas depende directamente del nivel nutricional del animal, el cual se ve seriamente afectado en una situación de alta competencia en donde comienza a limitarse la disponibilidad de alimento, en particular en invierno. Por ello en Patagonia, entre las décadas de 1930-1950, con bajas densidades de ciervo, los machos pesaban más de 175 kg (peso eviscerado) y presentaban cornamentas pesadas (>11 kg), sin embargo en las últimas décadas se redujo el desarrollo y peso de las mismas por el exceso poblacional asociados a los errores de manejo y de la caza

deportiva de la especie en la región (Flueck et al., 1995). En Argentina no existe amplia conciencia sobre este diagnóstico y, por ende, en las áreas de caza no se aplica la intensidad de raleo necesaria para contrarrestar las altas tasas de natalidad y de supervivencia de crías, dado que solo se cazan machos y no hay un control sistemático sobre hembras y animales jóvenes (Flueck et al., 1995; Putman, 2004). En Neuquén, la cacería sostenida sobre machos para trofeo está produciendo una clara tendencia al aumento de hembras; mientras que en los años 90 se recomendaba cazar 2-3 hembras por macho, en el año 2011 se proponía que fueran 6-7, aunque esta intensidad de raleo no se cumple (Piudo et al., 2012). Es decir, la caza deportiva de trofeos sin la eliminación de hembras promueve el crecimiento poblacional y, por ende, la pérdida de calidad de trofeo por competencia intra e interespecífica (e. g., con ganado, liebre y conejo). Otro de los mitos del manejo del ciervo colorado en Patagonia es el beneficio que tiene la caza selectiva de machos “rechazos” para la mejora de los trofeos (Flueck et al., 1995; Putman, 2004; Flueck, 2005). Estos machos son subordinados y están alimentándose en sitios sub-óptimos, con menor calidad de alimento, en donde el desarrollo de astas tiene escasa relación con su potencial genético para generar un buen trofeo (Putman, 2004; Flueck, 2005).

En Patagonia conviven distintos modelos de manejo cinagético del ciervo colorado gestados a partir de reglamentaciones estatales promovidas por la presión de sectores y grupos de interés. Por un lado, en tierras privadas (e. g., en 56 cotos privados en Neuquén), en predios pequeños-medianos, se mantiene a los animales en cautiverio o semicautiverio, con aporte de forraje, y reemplazando anualmente los trofeos cazados, mientras que en predios más grandes se extraen animales trofeo o machos descarte (caza de selección) y muy rara vez se eliminan hembras (Campomar, 2012; Piudo et al., 2012). Los cotos que a su vez son criaderos, realizan mejora genética a través de la compra de nuevos animales o semen importado. Por último, ante la pérdida de rentabilidad en el negocio de la carne y velvet, hoy muchos criaderos venden machos

para el creciente número de cotos de caza (Campomar, 2012).

Para aquellos sectores que ven al ciervo como un problema (e. g., ganaderos), la reglamentación provincial habilita el control de hembras y animales jóvenes, pero esta reglamentación, además de ser pasiva y no usar incentivos, no se ajusta totalmente a las necesidades de manejo. Por su parte, dentro de Parques Nacionales se definió, en 1986, una política de manejo que busca disminuir el impacto del ciervo sobre el ecosistema, reduciendo densidades, prohibiendo todo manejo que aumente la distribución o su abundancia, y mejorando la calidad de los trofeos (Ramilo et al., 1986). Para esto, se reconoce que la caza deportiva por sí sola no alcanza y que es imprescindible remover, anualmente, una porción de animales de todas las clases de edades y de ambos sexos (Flueck et al., 1995). Sin embargo, hasta el momento en parques nacionales solo se practica la caza deportiva en áreas de caza de tamaño reducido (2000-4000 ha), donde los cazadores ingresan exclusivamente para cazar trofeos. Este sistema provee buenas oportunidades de cacería pero no promueve la idea de la necesidad de cazar, además del macho trofeo, animales jóvenes y hembras, con el fin de mejorar los trofeos en el largo plazo (Flueck et al., 1995). En el año 2008 se inició una experiencia de manejo de poblaciones de ciervo en el Parque Nacional Lanín donde durante 5 años se implementó una zonificación del manejo tendiente a mejorar el trofeo en algunos sectores y a reducir al ciervo al máximo posible en otros, lográndose bajar 55-65% la abundancia en las zonas con mayor valor de conservación (Sanguinetti y Ferreyra, 2012; Sanguinetti et al., 2014).

## CONCLUSIONES

Este trabajo presenta una revisión integral de la información actualizada sobre la ecología del ciervo colorado, sus impactos ambientales, su manejo y aprovechamiento económico en el noroeste de la Patagonia. Esto permitió identificar vacíos de información y detectar incongruencias en las bases científicas que sustentan la dinámica poblacional de la especie



y la forma en que las mismas son aplicadas al manejo en la región.

A partir de esta revisión queda en claro que es imperioso avanzar científicamente en los siguientes temas: a) ampliar geográficamente la información sobre el uso de especies y de hábitats e impactos, dado que la mayoría de ellas proviene del sector de la región con mayor densidad de ciervo colorado o con situaciones particulares, no extrapolables, como por ejemplo, de ocupación de islas (e. g., Isla Victoria). Es clave, además, para el avance en el conocimiento de la ecología del ciervo que los estudios de dieta y de uso de hábitat cuantifiquen la disponibilidad de ambas variables; b) consideramos crucial para determinar la posible competencia del ciervo colorado con los cérvidos nativos realizar estudios simultáneos de selectividad de especies de plantas y hábitats, en áreas de solapamiento de ambos grupos de cérvidos; c) evaluar la velocidad de invasión en los diferentes frentes de avance para determinar los factores ambientales y humanos (manejo de la especie, usos del suelo, perturbaciones antrópicas) que promueven o limitan la expansión del ciervo colorado; d) generar información sobre la situación demográfica del ciervo en los distintos escenarios de invasión (núcleo antiguo y frentes de avance) y dentro de la variabilidad de hábitats que ocupa (bosques densos vs. bosques abiertos ecotonales vs. estepa); esto resulta clave para profundizar la relación entre abundancia, estructura poblacional e impacto; e) impulsar estudios científicos más integrales y con un enfoque experimental y comparativo para demostrar con mayor certeza los impactos específicos del ciervo colorado frente a la existencia de otros herbívoros introducidos y en el marco del proceso de invasión en curso; f) avanzar en el conocimiento de los impactos socioeconómicos positivos y negativos que hoy genera la especie y que, potencialmente, podría generar en el futuro con su incremento demográfico (i. e., riesgo de ingreso de nuevas enfermedades peligrosas y de difícil detección vía la importación de ejemplares o semen, como caquexia crónica o CWD); mayores conflictos con la ganadería y la actividad forestal; mayor preocupación en la opinión pública y

perjuicios vinculados a las colisiones en rutas o por la restricción de acceso al recurso carne).

La política estatal sobre el aprovechamiento del ciervo colorado como recurso es cuestionable, carece de toda planificación territorial estratégica con visión ecosistémica y del imprescindible enfoque que es necesario para minimizar los impactos negativos sobre el ambiente y otras actividades productivas. El Estado no debería impulsar la cría de la especie en cautiverio, mucho menos en regiones del país donde el ciervo colorado está ausente o en sitios cercanos o vecinos a áreas protegidas. Tampoco debería mantenerse la política de la caza deportiva de trofeos sin enmarcarla en un manejo de las poblaciones basado en ciencia. El Estado debería impulsar esquemas de manejo y monitoreo de las poblaciones que no estén basados en la cosecha (trofeos, machos descartes, hembras raleadas), sino en las características poblacionales obtenidas como producto del manejo (evaluar la estructura de edades y de sexos resultante del manejo). Así se podrá determinar cuán cerca o lejos se está de alcanzar las condiciones deseadas y necesarias para controlar la demografía y generar así una mejoría en la calidad de trofeos (Flueck et al., 1995). Por su parte, en muchos sectores de la sociedad que están ligados a la caza deportiva, por cuestiones de desinformación y de ausencia de comunicación de la información científica, paradójicamente, si bien se resalta frecuentemente la experiencia europea en el manejo del ciervo colorado, no se reconoce ni asume que las mismas se basan en fundamentos científicos que sustentan que la caza de trofeos de ciervos debe basarse en acciones que disminuyan la densidad (Tremblay et al., 2004; Milner et al., 2006). Para ello, se considera clave desarrollar una campaña de educación y concientización orientada a los actores vinculados al ciervo colorado, para cambiar las actitudes, percepciones e información errónea predominantes (Nugent et al., 2011). Es imprescindible reconocer que las características del ciervo colorado, con su fuerte segregación sexual y espacial influida por el tipo de hábitat, obligan a plantear y aplicar prácticas de manejo poblacional espacialmente diferenciadas respecto a la presión de caza que se debe ejercer sobre las distintas



clases de edades y de sexos en distintas zonas de la región. A su vez, en particular en la zona núcleo de distribución del ciervo colorado, la estrategia de reducción poblacional regional debe ser gradual para minimizar el impacto que tendría una brusca baja en la abundancia de esta especie exótica sobre el ensamble de carnívoros y carroñeros nativos (Novaro et al., 2000; Lambertucci et al., 2009). La estrategia de reducción poblacional, para ser más efectiva, debe centralizarse en ejercer una mayor presión de control al final del ciclo climático desfavorable y comienzo de la época favorable.

Para implementar cualquiera de las opciones de manejo focalizadas en la reducción poblacional (ej. caza de control, caza comercial, erradicación de focos aislados, caza de trofeos combinada con la eliminación anual del 35-45% de las hembras y animales jóvenes) se requiere de la articulación entre científicos y gestores, sólidos acuerdos intersectoriales, cambios en la legislación y en la forma en que se maneja actualmente la especie en tierras públicas y privadas. Es necesario además, una fuerte inversión y capacidad organizativa estatal para lograr una gestión integral y eficiente de la especie, basada en un enfoque cooperativo para la búsqueda de múltiples objetivos que son demandados por los distintos actores sociales.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ricardo Ojeda por la invitación a participar en esta sección especial de Mastozoología Neotropical, y a los dos revisores del artículo que con sus aportes han contribuido a mejorarlo sustancialmente. A Laura Borrelli (INTA Bariloche) y a Elizabeth Chang Reissig (CONICET) por facilitar la información sobre dieta del ciervo y epidemiología, respectivamente. A Martín Monteverde (CEAN) por proporcionar las estadísticas sobre la caza deportiva en la provincia del Neuquén, y a Jorge Franco (presidente de la Federación Argentina de Caza Mayor) por enviarnos información sobre la actividad económica de la caza deportiva en el país.

## LITERATURA CITADA

- APOLLONIO M, R ANDERSEN y R PUTMAN. 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, Cambridge.
- AUGUSTINE DJ y SJ MCNAUGHTON. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- BAHAMONDE N, S MARTIN y A SBRILLER. 1986. Diet of guanaco and red deer in Neuquén Province, Argentina. *Journal of Range Management* 39:22-23.
- BARRIOS-GARCIA M, MA RELVA y T KITZBERGER. 2012. Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. *European Journal of Wildlife Research* 58:137-146.
- BRICEÑO C, LA KNAPP, A SILVA, J PAREDES, I AVENDAÑO, A VARGAS, J SOTOMAYOR y AR VILA. 2013. Detecting endangered huemul deer population increase following removal of cattle and poaching in periglacial habitats of coastal Patagonia, Chile. *Oryx* 47:273-279.
- CAMPOMAR J. 2012. El ciervo rojo argentino: biología, manejo y caza. 1er Edición, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- CLOUT MN y JC RUSSELL. 2008. The invasion ecology of mammals: A global perspective. *Wildlife Research* 35:180-184.
- CLUTTON-BROCK TH, FE GUINNESS y SD ALBON. 1982. Red deer—Behavior and ecology of two sexes. University Press, Edinburgh.
- CHANG REISSIG E. 2009. Estado de salud del ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y jabalí (*Sus scrofa*): descripción de las principales enfermedades y lesiones y su influencia en la salud de la fauna autóctona del Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- CHAPMAN N y D CHAPMAN. 1980. The distribution of fallow deer: A worldwide review. *Mammal Review* 10:61-138.
- COTÉ SD, P ROONEY, JP TREMBLAY, C DUSSAULT y DM WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:113-147.
- DACIUK J. 1978. IV. Estado actual de las especies de mamíferos introducidos en la Subregión Araucana (Rep. Argentina) y grado de coacción ejercido en algunos ecosistemas surcordilleranos. *Anales de Parques Nacionales* 14:105-130.
- DOLMAN PM y K WÄBER. 2008. Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildlife Research* 35:202-214.
- DONOSO G. 2011. Invasión de ciervo rojo en Tierra del Fuego: consideraciones y acciones para lograr detener un desastre ambiental evitable. Sitio Argentino de Producción Animal.
- FLUECK WT. 2001a. Body reserves and pregnancy rates of introduced red deer in Patagonia (Argentina) after a period of drought. *Ecology Austral* 11:17-24.
- FLUECK WT. 2001b. Offspring sex ratio of introduced deer in Patagonia, Argentina after an intensive drought. *Mastozoología Neotropical* 8:139-147.
- FLUECK WT. 2005. Spatio-temporal movements among red deer males, *Cervus elaphus*, introduced to Patagonia. Pp. 330-332, en: XXVII<sup>th</sup> Congress of the International Union of Game Biologists (K Pohlmeier, ed.). DSV-Verlag: Hamburgo.
- FLUECK WT. 2010. Exotic deer in southern Latin America: What do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions* 2:1909-1922.

- FLUECK WT. 2014. Continuing impacts on red deer from a volcanic eruption in 2011. *European Journal of Wildlife Research* 60:699-702.
- FLUECK WT y A JONES. 2006. Potential existence of a sylvatic cycle of *Taenia ovis krabbei* in Patagonia, Argentina. *Veterinary Parasitology* 135:381-383.
- FLUECK WT y JA SMITH-FLUECK. 2011. Blood proteins of red deer introduced to Patagonia: Genetic origins and variability. *Animal Production Science* 51:359-364
- FLUECK WT y JA SMITH-FLUECK. 2012a. Diseases of red deer introduced to Patagonia and implications for native ungulates. *Animal Production Science* 52:766-773.
- FLUECK WT y JA SMITH-FLUECK. 2012b. A review of introduced cervids in Chile. *Animal Production Science* 52:681-684.
- FLUECK WT y JA SMITH-FLUECK. 2013. Severe dental fluorosis in juvenile deer linked to a recent volcanic eruption in Patagonia. *Journal of Wildlife Diseases* 49:355-366.
- FLUECK WT, JA SMITH-FLUECK y KA RÜEGG. 1993. On the introduced red deer in Argentina: Distribution and tendencies. Pp 525-528, en: *First International Wildlife Management Congress*, San José, Costa Rica.
- FLUECK WT, JM SMITH-FLUECK y KA RÜEGG. 1995. Management of introduced red deer in Patagonia. Pp.525-528, en: *Integrating people and wildlife for a sustainable future* (JA Bissonette y PR Krausman, eds.). *Proceedings of the first International Wildlife Management Congress*. The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- FLUECK WT, M FRANKEN y J SMITH-FLUECK. 1999. Red deer, cattle and horses at high elevations in the Andean Precordillera: Habitat use and deer density. *Mastozoología Neotropical* 6:91-101.
- FLUECK WT, JA SMITH-FLUECK y CM NAUMANN. 2003. The current distribution of red deer (*Cervus elaphus*) in southern Latin America. *European Journal of Wildlife Research* 49:112-119.
- FLUECK WT, JA SMITH-FLUECK y N BONINO. 2005. A preliminary analysis of death cause, capture-related mortality, and survival of adult red deer in northwestern Patagonia. *Ecologia Austral* 15:23-30.
- FORSYTH DM, DA COOMES, G NUGENT y GMJ HALL. 2002. Diet and diet preferences of introduced ungulates (Order: Artiodactyla) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 29:323-343.
- FORSYTH D, J WILMSHURST, R ALLEN y D COOMES. 2010. Impact of introduced deer and extinct moa on New Zealand ecosystems. *New Zealand Journal of Ecology* 34:48-65.
- FUNES MC, J SANGUINETTI, P LACLAU, L MARESCA, L GARCÍA, F MAZZIERI, L CHAZARRETA, D BOCOS, FD LAVALLE, P ESPÓSITO, A GONZÁLEZ y A GALLARDO. 2006. Diagnóstico del estado de conservación de la biodiversidad en el Parque Nacional Lanín: su viabilidad de protección en el largo plazo. Informe Final, Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes.
- GALENDE G y D GRIGERA. 1998. Relaciones alimentarias de *Lagidium viscacia* (Rodentia, Chinchillidae) con herbívoros introducidos en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Iheringia, Sér. Zool.* 84:3-10.
- GALENDE G, E RAMILO y A BEATI. 2004. Diet of huemul deer (*Hippocamelus bisulcus*) in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40:1-5.
- GEBERT C y H VERHEYDEN-TIXIER. 2001. Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review* 31:189-201.
- GILL RMA y V BEARDALL. 2001. The impact of deer on woodlands: The effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74:209-218.
- GILL R. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. Pp. 170-202, en: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (K Danell, R Bergstrom, P Duncan y J Pastor, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- GUICHÓN ML, M MONTEVERDE, L PIUDO, J SANGUINETTI y S DI MARTINO. 2016. Mamíferos introducidos en la provincia de Neuquén: estado actual y prioridades de manejo. *Revista Mastozoología Neotropical* (este volumen).
- HARRISON KA y RD BARDGETT. 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soil biological properties. Pp. 201-216, en: *The ecology of browsing and grazing* (IJ Gordon y HHT Prins, eds.). Springer, Berlin.
- HLOPEC R. 2009. Reserva Provincial Isla de los Estados: su patrimonio natural y cultural. R Holpec y N Lockemeyer con la colaboración de S. Gigli (eds). 1° Edición. Secretaría de Desarrollo y Ambiente Dirección de Areas Protegidas y Biodiversidad, Ushuaia.
- HOBBS RJ y LF HUENNEKE. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.
- HOBBS N. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal Wildlife Management* 60:695-713.
- HOFMANN RR. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- IRIARTE J, G LOBOS y F JACKSIC. 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:143-154.
- JAKSIC FM. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1427-1445.
- JAKSIC FM, JA IRIARTE, JE JIMENEZ y DR MARTINEZ. 2002. Invaders without frontiers: Cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasion* 4:157-173.
- KRUUK L, J SLATE, J PEMBERTON, S BROTHERSTONE, F GUINNESS y T CLUTTON-BROCK. 2002. Antler size in red deer: Heritability and selection but no evolution. *Evolution* 56:1683-1695.
- LAMBERTUCCI SA, A TREJO, S DIMARTINO, JA SÁNCHEZ-ZAPATA, JA DONÁZAR y F HIRALDO. 2009. Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean condor: Ecological replacement of native fauna by exotic species. *Animal Conservation* 12:338-345.

- LANTSCHNER MV, V RUSCH y JP HAYES. 2013. Do exotic pine plantations favour the spread of invasive herbivorous mammals in Patagonia? *Austral Ecology* 38:338-345.
- LEADER-WILLIAMS N, DWH WALTON y PA PRINCE. 1989. Introduced reindeer on South Georgia—A management dilemma. *Biological Conservation* 47:1-11.
- LOWE S, M BROWNE, S BOUDJELAS y M DE POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database.
- LOWRY E, EJ ROLLINSON, AJ LAYBOURN, TE SCOTT, ME AIELLO-LAMMENS, SM GRAY, JMICKLEY y J GUREVITCH. 2012. Biological invasions: A field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution* 3:182-196.
- MACK R, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, H EVANS, M CLOUT y FA BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- MANACORDA M y A PELLIZA. 1999. Dieta del ciervo colorado en los alrededores de Bariloche. *Presencia* 46-47.
- MASSOIA E y JC CHEBEZ. 1993. Mamíferos silvestres del archipiélago fueguino. L.O.L.A., Buenos Aires.
- MILNER J, C BONENFANT, A MYSTERUD, J-M GAILLARD, S CSÁNYI y NC STENSETH. 2006. Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: Biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43:721-734.
- MYSTERUD A, N YOCCOZ, NC STENSETH y R LANGVATN. 2001. Effects of age, sex and density on body weight of Norwegian red deer: Evidence of density-dependent senescence. *Proceedings of the Royal Society Lond. B* 268:911-919.
- NOVARO AJ, MC FUNES y RS WALKER. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92:25-33.
- NOVILLO A y R OJEDA. 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasion* 10:1333-1344.
- NUGENT G, W FRASER y P SWEETAPPLE. 2001. Top down or bottom up? Comparing the impacts of introduced arboreal possums and "terrestrial" ruminants on native forests in New Zealand. *Biological Conservation* 99:65-79.
- NUGENT G, W MCSHEA, J PARKES, S WOODLEY, J WAITHAKA, J MORO, R GUTIERREZ, C AZORIT, F MENDEZ GUERRERO, W FLUECK y J SMITH-FLUECK. 2011. Policies and management of overabundant deer (native or exotic) in protected areas. *Animal Production Science* 51:384-389.
- NUÑEZ MA, MA RELVA y D SIMBERLOFF. 2008. Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecology* 33:317-323.
- NUÑEZ MA, J HAYWARD, TR HORTON, GC AMICO, RD DIMARCO, MN BARRIOS-GARCIA y D SIMBERLOFF. 2013. Exotic Mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *Plos One* 8:e66832.
- ORTIZ C. 1992. Current status of red and fallow deer populations in Chile: The need of management. Pp 30-36, en: *The biology of deer* (R Brown, ed.). Springer, New York.
- ORTIZ C y N BONINO. 2007. Dieta estacional del ciervo colorado (*Cervus elaphus*) en el Parque Nacional Nahuel Huapi. *Ecología Austral* 17:281-286.
- PARKER JD, DE BURKEPILE y ME HAY. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311:1459-1461.
- PELLIZA A, P WILLEMS, V NAKAMATSU y A MANERO. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Proyecto de prevención y control de la desertificación en la Patagonia. INTA, GTZ and FAO, Bariloche, Argentina.
- PERSSON I, K DANELL y R BERGSTRÖM. 2000. Disturbance by large herbivores in boreal forests with special reference to moose. *Annales Zoologici Fennici* 37:251-263.
- PIUDO L, MJ MONTEVERDE y JO PAILACURA. 2012. Actividad cinegética y Áreas de Caza Mayor (ACM) en la provincia del Neuquén. Temporada 2011, Dirección de Ecosistemas Terrestres, Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, Dirección Provincial de Recursos Naturales. Informe Inédito.
- PUTMAN R. 1988. *The Natural history of deer*. Christopher Helm Ltd, Bromley, Kent.
- PUTMAN RJ. 2004. *The deer manager's companion: A guide to deer management in the wild and in parks*. Swan Hill Press, Shrewsbury, UK.
- PUTMAN R y WT FLUECK. 2011. Intraespecific variation in biology and ecology of deer: Magnitude and causation. *Animal Production Science* 51:277-291.
- RAMILO E, C MARTIN y C CHEHÉBAR. 1986. Taller sobre manejo del ciervo colorado y jabalí europeo en jurisdicción de la Administración de Parques Nacionales. APN - Informe Interno, Bariloche.
- RAMIREZ C, R GODOY, W ELDRIDGE y N PACHECO. 1981. Impacto ecológico del ciervo rojo sobre el bosque de olivillo en Osorno, Chile. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 14:197-215.
- RELVA MA y MS CALDIZ. 1998. Composición estacional de la dieta de ciervos exóticos en Isla Victoria, P.N. Nahuel Huapi, Argentina. *Gayana Zoología* 62:101-108.
- RELVA MA y TT VEBLEN. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108:27-40.
- RELVA MA, C LÓPEZ WESTERHOLM y T KITZBERGER. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecology* 201:11-22.
- RELVA MA, MA NUÑEZ y D SIMBERLOFF. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: Evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12:303-311.
- RELVA MA, E CASTÁN y MJ MAZZARINO. 2014. Litter and soil properties are not altered by invasive deer browsing in forests of NW Patagonia. *Acta Oecologica* 54:45-50.
- RODRIGUEZ-CABAL MA, MN BARRIOS-GARCIA, GC AMICO, MA AIZEN y NJ SANDERS. 2013. Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction

- web driven by species introductions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110:16503-16507.
- ROONEY TP y DM WALLER. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystem. *Forest Ecology and Management* 181:165-176.
- RUSSELL FL, DB ZIPPIN y NL FOWLER. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. *The American Midland Naturalist* 146:1-26.
- SANGUINETTI J y N FERREYRA. 2012. Plan de manejo del ciervo colorado en el Parque Nacional Lanín: Primera etapa de ejecución (2008-2012). Informe Final, Administración de Parques Nacionales.
- SANGUINETTI J, L BURIA, L MALMIERCA, C NUÑEZ, AEJ VALENZUELA, H PASTORE, L CHAUCHARD, G MASSACCESI, E GALLO, N FERREYRA y C CHEHÉBAR. 2014. Manejo de especies exóticas invasoras en Patagonia, Argentina: priorización, logros y desafíos de integración entre ciencia y gestión identificados por la Administración de Parques Nacionales. *Ecología Austral* 24:183-192.
- SIMBERLOFF D, MA RELVA y MA NUÑEZ. 2002. Gringos en el bosque: Introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasion* 4:35-53.
- SIMBERLOFF D, MA RELVA y M NUÑEZ. 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31:263-275.
- SIMBERLOFF D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9:912-919.
- SKARPE C y A HESTER. 2008. Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. Pp. 217-262, en: *The ecology of browsing and grazing*. *Ecological Studies* 195 (IJ Gordon y HHT Prins, eds.). Springer, Berlín.
- SMITH-FLUECK JM. 2000. La situación actual del huemul patagónico. Pp. 67-146, en: *El huemul patagónico, un misterioso cérvido al borde de la extinción* (NL Diaz y JM Smith, eds). *Literature of Latin America*, Buenos Aires.
- SMITH-FLUECK JM. 2003. La ecología del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) en la Patagonia andina de Argentina y consideraciones sobre su conservación. Tesis de Doctorado, Centro Regional Universitario, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, río Negro, Argentina.
- ST JOHN MG, RB ALLEN, F CARSWELL, S HUSHEER, SJ RICHARDSON y D WARDLE. 2011. No detectable ecosystem carbon changes despite community-level impacts of invasive deer in New Zealand conifer hardwood forests. 96th ESA Annual Meeting, Austin, Texas. Unpublished results.
- SUOMINEN O y K DANELL. 2006. Effects of large herbivores on other fauna. Pp. 383-412, en: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (K Danell, P Duncan, R Bergström y J Pastor, eds.). Cambridge University Press, New York.
- TANENTZAP AJK, J KIRBY y E GOLDBERG. 2012. Slow responses of ecosystems to reductions in deer (Cervidae) populations and strategies for achieving recovery. *Forest Ecology and Management* 264:159-166.
- THOMPSON HOBBS N. 2006. Large herbivores as sources of disturbances in ecosystems. Pp. 262-288, en: *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (K Danell, P Duncan, R Bergström y J Pastor, eds.). Cambridge University Press, New York.
- TREMBLAY J-P, AJ HESTER, J MCLEOD y J HUOT. 2004. Choice and development of decision support tools for the sustainable management of deer-forest systems. *Forest Ecology and Management* 191:1-16.
- VÁZQUEZ D. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasion* 4:175-191.
- VEBLEN TT, M MERMOZ, C MARTIN y E RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern patagonia. *Journal of Applied Ecology* 26:11-724.
- VEBLEN T, M MERMOZ, C MARTIN y T KITZBERGER. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6:71-83.
- VEBLEN TT, T KITZBERGER, BR BURNS y AJ REBERTUS. 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. Pp. 169-198, en: *Ecología de los bosques nativos de Chile* (JJ Armesto, C Villagrán and MK Arroyo, eds.). Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- VILA AR, L BORRELLI y L MARTÍNEZ. 2009. Dietary overlap between huemul and livestock in Los Alerces National Park. *Journal of Wildlife Management* 73:368-373.
- VILLALBA R, JA BONINSEGNA, A LARA, TT VEBLEN, FA ROIG, JC ARAVENA y A RIPALTA. 1996. Interdecadal climatic variations in millennial temperature reconstructions from southern South America. En: *Climatic variations and forcing mechanisms of the last 2000 years*. NATO Advanced Science Series. Volume 41 (PD Jones, RS Bradley y J Jouzel, eds), Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- WARDLE D, GM BARKER, GW YEATES, KY BONNER y A GHANI. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71:87-614.
- WOOTTON J. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities *Annual Review in Ecology and Systematic* 25:443-466.