

Identificación de los mecanismos subyacentes a la invasión de *Castor canadensis* (Rodentia) en el archipiélago de Tierra del Fuego, Chile

Identifying the mechanisms underlying the invasion of *Castor canadensis* (Rodentia) into Tierra del Fuego archipelago, Chile

PETRA K. WALLEM^{1,*}, CLIVE G. JONES², PABLO A. MARQUET^{1,3} & FABIÁN M. JAKSIC¹

¹ Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity (CASEB), Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

² Institute of Ecosystem Studies, Box AB, Millbrook, New York 12545 USA

³ Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Casilla 653, Santiago, Chile;

* e-mail para correspondencia: e-mail: pwallem@bio.puc.cl

RESUMEN

Castor canadensis es considerado un ingeniero ecosistémico arquetípico, ya que altera el estado de factores bióticos y abióticos, mediante interacciones no tróficas, modificando sustancialmente los ecosistemas que habita. Esta especie fue introducida en la Isla Grande de Tierra del Fuego en 1946 por el gobierno argentino, con el fin de estimular la industria peletera. Actualmente se encuentra presente en las principales islas del archipiélago, incluyendo Tierra del Fuego, Navarino, Dawson y Hoste y ocupando hábitat tan contrastantes como los bosques subpolares magallánicos, el matorral y la estepa patagónica. Su éxito en estos hábitat sugiere que su expansión solo se verá limitada por la disponibilidad de recursos hídricos. De acuerdo a lo observado en Tierra del Fuego, en ausencia de un programa de control poblacional, los castores amenazan con establecerse en todos los bosques templados nativos del continente (entre los 35 y 55° S) y ocupar los hábitat de matorral y pastizal circundantes a los mismos. El presente artículo propone tres hipótesis referentes a los mecanismos subyacentes al éxito de esta invasión: el escape de enemigos naturales, la oportunidad de recursos, y la autofacilitación mediante interacciones no tróficas. Los antecedentes disponibles develan patrones conductuales (e.g., el establecimiento de colonias en forma independiente de la cercanía de recursos maderables, un aparente crecimiento poblacional irruptivo, así como una explotación centrada en *Nothofagus pumilio*, especie dominante en los bosques magallánicos) que sugieren la operación de los mecanismos de escape de enemigos naturales y oportunidad de recursos. También se observa una mayor densidad de colonias activas en hábitat que presentan mayor extensión de modificación ambiental, sugiriendo el accionar del mecanismo de autofacilitación. Si bien la información reunida no permite poner a prueba las hipótesis propuestas, sí entrega un marco conceptual sobre el cual se pueden desarrollar futuras investigaciones referentes a esta invasión.

Palabras clave: *Castor canadensis*, Tierra del Fuego, enemigos naturales, oportunidad de recursos, interacciones no tróficas.

ABSTRACT

Castor canadensis is considered an archetypical ecosystem engineer, which modifies the state of biotic and abiotic factors through non-trophic interactions. This species was introduced by the Argentinean government into Tierra del Fuego island in 1946, and subsequently colonized autonomously the neighboring islands of Navarino, Dawson and Hoste. Currently this invader occupies contrasting ecosystems such as the Magellan subpolar beech forest and Patagonian scrub and steppe. This ability to colonize contrasting habitats suggests that beaver expansion will be limited mainly by hydrological resources, threatening to colonize the complete extent of temperate beech forests on the mainland (from 35 to 55° S). The present review proposes three hypotheses regarding the underlying mechanisms to this successful invasion: natural enemy escape, resource opportunities, and self-facilitation through non-trophic interactions. Current knowledge regarding beaver colonization and foraging behavior (e.g., habitat selection independently of forest availability, irruptive population growth, and apparent selective exploitation of *Nothofagus pumilio*, dominant species in the Magellan forest) suggests that enemy escape and resource opportunity are the main mechanisms underlying this invasion. The observation of higher densities of active colonies, where the extent of beaver habitat

modification is larger, suggests that self-facilitation may be relevant to the success of this invasion. Current information does not allow testing these hypotheses, but it provides a framework to develop future investigations regarding this invasion in Tierra del Fuego.

Key words: *Castor canadensis*, Patagonia, enemy escape, resource opportunity, non-trophic interactions.

INTRODUCCIÓN

Actualmente se reconoce a las invasiones biológicas como el segundo factor de importancia asociado a la reducción de la biodiversidad del planeta (Vitousek et al. 1997). Entre sus consecuencias se observan la disrupción de dinámicas comunitarias y tramas tróficas, así como la alteración de procesos ecosistémicos. Dichos impactos ecológicos, ayudados por perturbaciones antrópicas, culminan con la extinción de especies nativas y la eventual homogeneización de la biota regional (Rosenzweig 2001, Dukes & Mooney 2004). En términos económicos se han documentado millonarias pérdidas en los sectores forestal y agrícola-ganadero asociadas a la expansión de especies invasoras (Groves & Di Castri 1991, Mooney & Hobbs 2000). Dados estos antecedentes, se consideran relevantes aquellos estudios que identifican especies invasoras y caracterizan los mecanismos subyacentes a su establecimiento y expansión. En particular, se ha destacado la importancia de aquellos estudios que comparan las conductas en los hábitat nativos de las especies invasoras con aquellas observadas en los hábitat de introducción (Drake et al. 1989).

Las especies invasoras están definidas como aquellas que alcanzan altas densidades y/o amplios rangos de distribución geográfica a partir de tamaños poblacionales pequeños (Williamson & Fitter 1996, Davis & Thompson 2000, Kolar & Lodge 2001). Cuatro factores pueden determinar dicho patrón de crecimiento poblacional: el escape de enemigos naturales, la oportunidad de recursos, la plasticidad frente a condiciones ambientales novedosas por parte de los invasores o la semejanza entre los ambientes nativos de la especie y los invadidos por esta (Shea & Chesson 2002). El escape de enemigos naturales se da cuando las poblaciones de especies invasoras carecen de un control externo, ya sea por depredadores, parásitos o patógenos, presentando un patrón de crecimiento irruptivo (Murdoch et al. 1985, Shea & Chesson 2002). La oportunidad de recursos puede resultar

de un superávit de ellos, debido a un suministro mayor a la tasa de consumo de las especies nativas, por la disminución de la abundancia de estas últimas, o simplemente por la ausencia de consumidores (Davis & Thompson 2000, Tilman 2004). Además, la similitud de las condiciones ambientales (i.e., factores abióticos como temperatura y/o precipitación anual) entre el lugar de origen y el invadido, una conducta generalista, o una respuesta plástica ante estas favorecen el éxito del invasor (Drake et al. 1989).

Aproximaciones teóricas recientes han explorado el rol potencial de las interacciones no-tróficas en las dinámicas poblacionales y tasas de expansión de especies invasivas. Se consideran interacciones no tróficas aquellas donde organismos vivos modifican una variable ambiental sin involucrar el consumo directo de otro organismo vivo. Dichas interacciones pueden llegar a modular la disponibilidad de recursos en un ecosistema, caso en el cual se clasifica a los organismo responsables como ingenieros ecosistémicos (Jones et al. 1994, 1997). Las dinámicas poblacionales de estos organismos estarían determinadas principalmente por la relación entre las tasas de ocupación, modificación, degradación y recuperación de los hábitat que ocupan (Gurney & Lawton 1996, Wright et al. 2004). Ingenieros ecosistémicos invasores podrían incrementar su velocidad máxima de expansión al presentar una combinación de tolerancia a condiciones sub-óptimas y altas tasas de modificación de hábitat hacia un óptimo reproductivo (Cuddington & Hastings 2004). Considerando que estas interacciones no tróficas pueden modificar las condiciones ambientales en los ecosistemas invadidos de forma tal que se ajusten a los requerimientos fisiológicos del invasor, se propone la existencia de un cuarto factor, la auto-facilitación.

Castor canadensis es considerado un ingeniero ecosistémico arquetípico, que modula la disponibilidad de recursos para sí, como para otras especies, al modificar el estado físico de factores bióticos y abióticos en los ecosistemas

que habita (Jones et al. 1994, 1997). Esta especie fue introducida a Tierra del Fuego, donde se estima que ha modificado aproximadamente 5.400 ha de bosque nativo en el sector chileno y al menos de 5.200 ha en el sector argentino (Lizarralde 1993, Skewes et al. 1999, Jaksic et al. 2002, Lizarralde et al. 2004). En la península Brunswick (en el continente al frente del archipiélago fueguino) se han encontrado colonias aisladas en el sector de Laguna Parrillar durante 1997 y 2004, así como en el sector frente al estuario Silva Palma (N. Soto comunicación personal). Si bien no existe una población establecida en el continente, la presencia de estas colonias en la península Brunswick sí representa una amenaza para los bosques templados del continente, particularmente los bosques magallánicos considerados entre los ecosistemas más prístinos del planeta (Mittermeier et al. 2002, Fesq-Martin et al. 2004).

En las últimas décadas se han realizado diversos estudios con el objetivo de caracterizar el impacto que han tenido los castores sobre los ecosistemas del archipiélago fueguino, entre los cuales se encuentran publicaciones científicas, así como literatura gris. La presente revisión reúne toda esta información con el fin de caracterizar la amenaza que representa *C. canadensis* para los bosques lluviosos templados. Además utiliza los antecedentes ecológicos en su hábitat nativo, junto con los observados en el archipiélago fueguino, para evaluar tres mecanismos subyacentes a su éxito invasor: el escape de depredadores, la oportunidad de recursos y la autofacilitación.

Antecedentes históricos

En 1946, por iniciativa del Ministerio de Marina argentino, se liberaron 25 casales (parejas reproductivas) en la isla grande de Tierra del Fuego, provenientes de Canadá (Daciuk 1978, Jaksic et al. 2002). El origen de dichas parejas está posiblemente en el sur de Ontario o en Nova Scotia, dada la actividad peletera desarrollada en dichas provincias durante la década de 1940 (M. O'Brien comunicación personal). El objetivo de dicha introducción fue estimular la industria peletera argentina (Sielfeld & Venegas 1980, Lizarralde 1993, Jaksic et al. 2002). Massoia & Chébez (1993), quienes proveen una documentación detallada de la introducción,

indican que esta correspondió a un evento único cuya fecha es noviembre de 1946, a unos 20 km de la desembocadura del río Claro en el lago Fagnano (Fig. 1). Curiosamente los castores nunca fueron mantenidos en cautiverio y su captura no fue autorizada sino hasta 1981, como medida de control poblacional (Lizarralde 1993). Recientemente cruzaron a nado aproximadamente 7 km del canal Beagle, colonizando en forma autónoma islas vecinas tales como Hoste, Navarino, Lenox, Picton, Nueva y Dawson (Sielfeld & Venegas 1980, Lizarralde 1993, Briones 2001, Jaksic et al. 2002, Anderson et al. 2006a, Skewes et al. 2006).

Desde la década de 1970 se han registrado las fechas de colonización de los castores en Tierra del Fuego (Fig. 1). Markham (1971) efectúa la primera cita, constatando su establecimiento en los sectores del lago Ofhidro, Blanco, en las corrientes tributarias de la cuenca del río Grande (en el sector chileno) y Azopardo. Para el sector argentino se documentó en 1993 que el 90 % de los cursos de agua habían sido ocupados, colonizando desde el río Chico en el norte hasta las costas del canal Beagle en el sur. Esto implica que se expandieron en un área de al menos 20.000 km² en 47 años (Lizarralde 1993, Jaksic et al. 2002). La expansión hacia islas vecinas es registrada por Sielfeld & Venegas (1980). Estos autores documentan la ocupación de isla Navarino en 1962, siendo el registro más antiguo de la presencia de castores allí. Para la fecha de su estudio (1979-1980), estos ya se habían establecido prácticamente en la totalidad de los cursos fluviales de la isla, así como de la península Dumas en la isla Hoste. En isla Dawson, personal de la Armada de Chile ha informado 1989 como fecha de establecimiento de los primeros castores, que actualmente ocupan toda la isla (Skewes et al. 1999, 2006). Dichos castores pudieron provenir de dos frentes de expansión: desde el este cruzando el canal Whiteside o desde el Sur bordeando el seno Almirantazgo, siendo este último el más factible, considerando su distribución en la provincia Antártica (Anderson et al. 2006a, 2006b).

No existe registro que indique potenciales fechas de colonización para las islas Picton, Nueva y Lenox. Sin embargo, a la fecha se han cazado 25 individuos en Picton y dos en Lenox, bajo el marco del Programa "Control de Fauna Invasora" del Servicio Agrícola y Ganadero. En

isla Bertrand, para la cual tampoco se cuenta con una fecha probable de colonización, se han cazado 80 individuos dentro del mismo programa.

El único estudio, del que se tiene conocimiento, dirigido a estimar las tasas de expansión de este invasor, trabaja con fechas de establecimiento obtenidas a partir de una encuesta realizada a los habitantes de Tierra del Fuego (Skewes et al. 1999). Este trabajo propone 1964 como el año del primer establecimiento en el sector chileno, en la región oeste del lago Fagnano. Hacia el noroeste, en la comuna de Timaukel los castores se establecen entre 1972 y 1974, en el río Moneta y Chico en 1974, en la estancia San Sebastián en 1979, en China Creek en 1986, en río Calafate en 1987, en el río del Oro en 1990, en la estancia Puerto Nuevo entre 1995-1996 y en los sectores de Altos Boquerón y Cordón Baquedano en 1996 (Fig. 1). Las respectivas velocidades lineales de avance estimadas a partir de estas fechas son: desde el lugar de

introducción hasta Cameron 5,7 km año⁻¹, desde Cameron a Onaisin 2,6 km año⁻¹. En la zona norte desde Onaisin hasta la parte alta del río Oscar la tasa de expansión habría sido de 6,25 km año⁻¹.

Los antecedentes reunidos hasta la fecha en relación al establecimiento y expansión de *C. canadensis* permiten afirmar que su expansión solo se vería restringida en la medida que no encuentre cauces fluviales. Esto implica que en ausencia de un programa de control poblacional, su potencial de expansión abarca todos los bosques ribereños presentes en las pluviselvas templadas de Chile, es decir entre los 35 a 55° S (Armesto et al. 1995). Esto es de particular gravedad si se considera que los ecosistemas boscosos ribereños se encuentran entre los pocos ecosistemas de bosque nativo protegidos por ley (reglamentación de explotación de bosques en hoyas hidrográficas declaradas forestales, Decreto # 2.374, de 15 de octubre de 1937 del Ministerio de Tierras y Colonización).

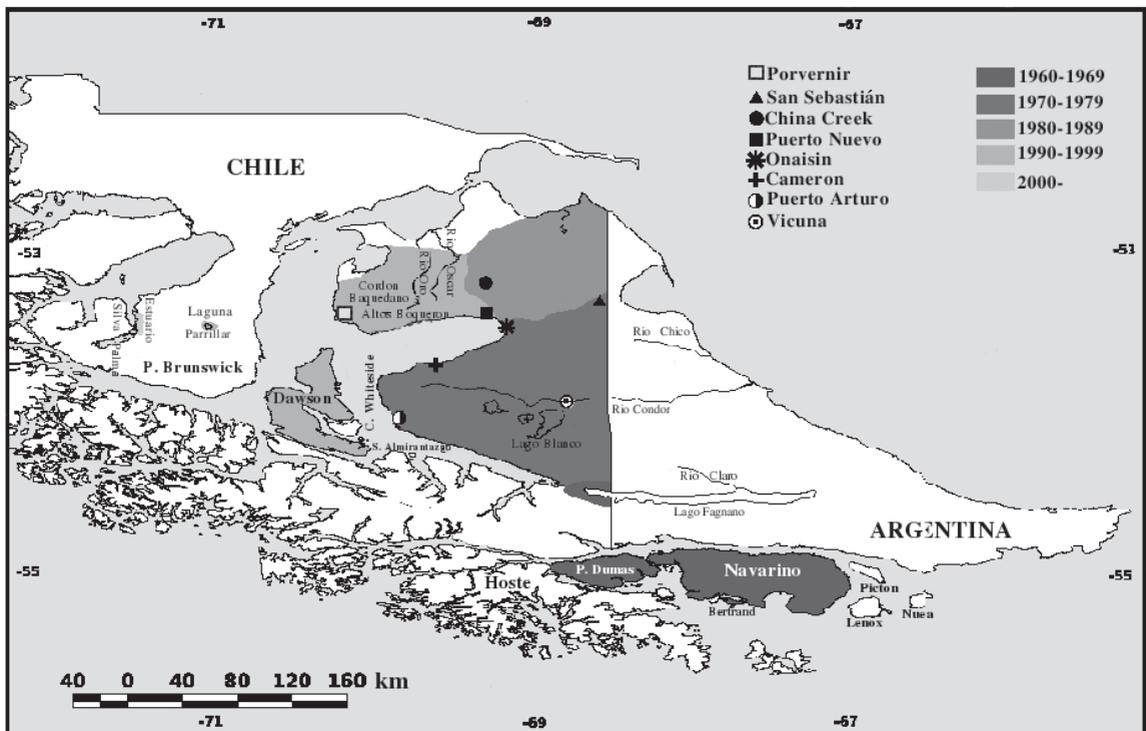


Fig. 1: Representación esquemática de las localidades, expansión de la invasión y fechas de colonización referidas en el texto para Tierra del Fuego chilena. Signos de interrogación indican que las islas están colonizadas, sin embargo no se conoce la fecha de colonización.

Schematic representation of places, invasions expansion and colonization dates, as referred in the text.

En agosto del 2005, el Servicio Agrícola Ganadero (SAG) inició un programa de control poblacional de especies dañinas en las provincias de Tierra del Fuego y Antártica. Esta es la primera medida gubernamental desarrollada en Chile para controlar la expansión de este invasor y ha sentado un precedente importante en la población magallánica sobre potenciales fuentes de explotación de esta especie. Sin embargo, su efectividad para controlar la expansión del castor hacia el continente podría verse reducida, al estar subestimada la distribución de esta especie en las islas ubicadas al oeste del archipiélago de Tierra del Fuego, en la provincia de Magallanes.

POSIBLES MECANISMOS SUBYACENTES A LA INVASIÓN

En lo que sigue se proponen tres hipótesis referente a los mecanismos subyacentes a la invasión de *C. canadensis* en el archipiélago fueguino: (a) la ausencia de enemigos naturales en el archipiélago fueguino subyace al éxito invasor de *C. canadensis*; (b) la abundante disponibilidad de recursos es favorable para el establecimiento y la expansión de *C. canadensis* en Tierra del Fuego; (c) la capacidad de modificar la calidad del hábitat colonizado resulta en un mecanismo de auto-facilitación que favorece el éxito de la invasión de *C. canadensis*.

Escape de enemigos naturales

Entre los enemigos naturales se consideran los parásitos, depredadores, enfermedades y otros agentes que afectan negativamente el crecimiento poblacional (Shea & Chesson 2002). En su hábitat nativo en Norteamérica se ha descrito solo un pequeño número de parásitos o enfermedades que afectan a los castores, lo cual probablemente responde al hecho que estos roedores se alimentan principalmente de material leñoso y evitan la contaminación de sus alimentos (Erickson 1944). En Tierra del Fuego solo un trabajo evalúa el estado sanitario de estos roedores, observando un bajo grado de parasitismo en su tubo digestivo (Skewes et al. 1999). Dados estos antecedentes solo se evaluará el potencial

rol de la ausencia de depredadores en el éxito invasor de los castores.

En su hábitat nativo *C. canadensis* tiene los siguientes depredadores: *Canis lupus* (Linnaeus, 1758), *Canis latrans* (Say, 1823), *Ursus americanus* (Pallas, 1780), *Lutra canadensis* (Sabine, 1823), *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), *Aligator mississippiensis* (Daudin, 1801), *Martes pennanti* (Erxleben, 1777) y *Felis concolor* (Kerr, 1792), de los cuales *Canis lupus* ha sido descrito como su principal regulador poblacional (Potvin & Breton 1992, Hartmann 1994, Rosell et al. 1996, Collen & Gibson 2001). Para Tierra del Fuego no se ha documentado la existencia de depredadores, ni de una actividad de caza que pudieran limitar su crecimiento poblacional (Lizarralde 1993, Lizarralde et al. 2004). Los trabajos que documentan la dieta de carnívoros en Tierra del Fuego no hacen referencia al consumo de castores por estos (Atalah et al. 1980, Jaksic & Yáñez 1983, Jaksic et al. 1983). Solo un trabajo reciente realizado por Andrade (2005) dentro del marco del Programa de "Control de Fauna Dañina" patrocinado por el SAG, documentó la presencia de cicatrices provocadas por caninos en algunos ejemplares de Navarino Tierra del Fuego, sugiriendo que perros salvajes (*Canis familiares*, Linnaeus, 1758) o zorros colorados (*Pseudalopex culpaeus*, Molina, 1782) podrían estar atacando a los castores.

Dados estos antecedentes se destaca la necesidad de estudios actualizados sobre los hábitos alimentarios de los carnívoros en Tierra del Fuego, que evalúen rigurosamente la ausencia de depredadores para *C. canadensis*. Sin embargo en lo que sigue se trabajará en base a los antecedentes publicados hasta la fecha, que apoyan la hipótesis de una aparente ausencia de depredadores en Tierra del Fuego. Ante este escenario se espera observar dos posibles respuestas por parte de los castores: en primer lugar la expansión de su ámbito de hogar, con respecto al descrito en su lugar de origen, donde este es restringido por la presencia de depredadores (Zurowski 1992); y en segundo lugar la existencia de un patrón de crecimiento poblacional irruptivo (Rosell et al. 1996, Hartmann 1994).

Estudios realizados en el hemisferio Norte proponen que el riesgo de depredación es determinante en la selección de hábitat y la

construcción de madrigueras (referidas en adelante como castoreras) y represas, en particular durante los períodos reproductivos (Aleksiuk 1970, Zurowski 1992, Macdonald et al. 1995, Fustec et al. 2003). Particularmente dos rasgos determinan la selección de hábitat, por una parte la topografía e hidrografía y por otra la disponibilidad de recursos alimenticios y de construcción. Entre las variables hidrológicas y topográficas seleccionadas se han descrito: (a) constancia fluvial con fluctuaciones anuales no mayores a 1,5 m (Smith & Peterson 1991); (b) preferencia por lechos ribereños que no sean rocosos y no presenten pendientes fuertes (Hill 1982); (c) evitación de lechos con orillas planas, dado el mayor tiempo de formación de un embalse con la profundidad necesaria para protegerse de depredadores (Dieter & McCabe 1989). De estas tres variables, las primeras dos tienen mayor relación con el potencial destructivo de la corriente durante las estaciones de crecidas, mientras que la tercera tiene mayor relación con el escape de depredadores. Por consiguiente se espera que en Tierra del Fuego la conducta de selección sobre la tercera variable se modifique en respuesta a la ausencia de depredadores. Con respecto a la disponibilidad de recursos, los castores restringen su área de explotación entre 10 a 30 m promedio (generalmente menos de 100 m), lo cual puede responder tanto a la presión de depredación, como a una restricción energética (Belovsky 1984, Dieter & McCabe 1989, Fryxell & Doucet 1993, Collen & Gibson 2001). En el primer caso se espera que las distancias de forrajeo se alarguen en el archipiélago fueguino y en el segundo caso no se espera observar diferencias entre hemisferios.

Para Tierra del Fuego se ha documentado que la ocupación de ríos por los castores es inversamente proporcional a su orden jerárquico, donde dicho orden refleja el número de caudales menores que confluyen en uno mayor (Briones et al. 2001, Coronato et al. 2003). Los castores no colonizan cursos fluviales que drenan frentes de ladera o cuyas pendientes sean mayores de 40°, observándose mayor densidad de colonias en ríos de primer y segundo orden y cuyas gradientes se encuentran entre 0 y 6° (Briones et al. 2001, Coronato et al. 2003). Ríos de primer y segundo orden son ocupados con mayor frecuencia y continuidad observándose en ellos la construcción de

diques, mientras que ríos de orden cinco o mayor son de uso temporal con una ocupación disgregada. Esta conducta respondería a las fluctuaciones del caudal a lo largo del año hidrológico, observándose mayores fluctuaciones en los caudales de mayor orden (Coronato et al. 2003).

Briones y colaboradores (2001) identifican cuatro variables que determinan la selección de hábitat por parte de los castores (en orden decreciente): la pendiente del lecho ribereño, la presencia de bosques ribereños, el ancho del curso fluvial y la presencia o ausencia de *Nothofagus pumilio* (Krasser, 1896). Contrariamente a este último punto, Skewes et al. (1999) sugieren que la ocupación de los cursos fluviales no se ve afectada por la disponibilidad de recursos leñosos. Esta aparente contradicción entre ambos trabajos, en relación a la presencia de *N. pumilio* en las cercanías de los ríos, probablemente se debe al hecho que Briones et al. (2001) trabajaron únicamente en un sector de bosque abarcando una menor área pero con mayor resolución espacial, mientras que Skewes et al. (1999) recorrieron todo el sector chileno de la isla, incluyendo la estepa y el matorral, abarcando una mayor extensión pero a una menor resolución espacial. Solo un estudio ha medido la distancia de forrajeo de los castores, indicando que en Río Bueno se alejan en promedio 63 m (con un máximo 100 m) del cuerpo de agua, mientras que en Vicuña la distancia promedio es de 28 m (con un máximo de 120 m) (Mella et al. 1995). La distancia promedio observada en Río Bueno tiende a ser mayor que las descritas en su hábitat nativo, tendencia que apoya la observación de Skewes et al. (1999).

Las observaciones en estos trabajos, permiten concluir que la topografía e hidrología determinan el establecimiento de los castores en el hemisferio sur, en forma similar al hemisferio norte, lo cual puede responder al potencial destructivo de los ríos. Sin embargo la distancia de forrajeo tiende a ser mayor en el hemisferio sur y la colonización parece no depender de la cercanía de recursos forestales. Además los castores están ocupando ríos cuyas orillas casi no presentan pendientes, particularmente en el hábitat de estepa y matorral (P. Wallem observación personal). Ambos patrones difieren de lo observado en el

hemisferio norte y corroboran lo esperado en ausencia de depredadores, una ampliación del ámbito de hogar.

En relación al segundo patrón esperado, de crecimiento poblacional irruptivo, se han documentado oscilaciones importantes en las poblaciones de castores en su hábitat nativo, como consecuencia de la fuerte presión de caza ejercida sobre su principal depredador, el lobo (Hartmann 1994, Rosell et al. 1996). Esto se debería a una tendencia irruptiva en el crecimiento inicial de los castores, que se sigue de un colapso y tasas de crecimiento negativas, dando lugar a un comportamiento de sobrecompensación (Potvin & Breton 1992, Hartmann 1994). Las poblaciones de *C. canadensis* en el hemisferio sur presentan tasas de crecimiento similares a las descritas en el hemisferio norte en ausencia de depredadores, bajo el supuesto de crecimiento exponencial (Tabla 1). A diferencia de su hábitat nativo, en Tierra del Fuego no se han documentado tasas de crecimiento negativas. Si bien no existen censos poblacionales sistemáticos que permitan descartar períodos de colapso poblacional, la aparente ausencia de estos indicaría que hasta la fecha los castores no han alcanzado su capacidad de carga (K) o se encuentran en la fase de crecimiento exponencial. Los únicos estudios encontrados que proponen valores de K para Tierra del Fuego, suponen un crecimiento logístico y se basan en la similitud

de las densidades (colonias por km lineal de río) observadas en el hemisferio sur y norte. Para el sector argentino de Tierra del Fuego el K sería de 32.000 a 35.000 individuos (Lizarralde et al. 1996a), para el sector chileno sería de 41.000 y para Navarino de 20.000 (Skewes et al. 1999). Dichos valores deben ser considerados con cautela, pues son opiniones y al igual que las tasas de crecimiento exponencial propuestas en esta revisión (Tabla 1) deben ser corroborados cuantitativamente. No obstante, los modelos poblacionales logísticos y exponenciales sugeridos hasta la fecha, proponen tasas de crecimiento poblacional que concuerdan con lo esperado en ausencia de enemigos naturales en Tierra del Fuego.

Disponibilidad de recursos

Al menos 80 especies leñosas y 149 herbáceas son consumidas por castores, incluyendo hierbas acuáticas, raíces de monocotiledóneas, así como la corteza o cambium de árboles maduros (Nolet et al. 1994, MacDonald et al. 1995, Collen & Gibson 2001). Estos recursos vegetales pueden ser destinados a tres diferentes usos: (a) como fuente de energía y nutrientes mediante el consumo inmediato, (b) como almacenamiento externo de energía y nutrientes en despensas subacuáticas, (c) como fuente de protección mediante la construcción

TABLA 1

Tasas intrínsecas de crecimiento (r) para castores en Tierra del Fuego y el hemisferio norte, suponiendo crecimiento exponencial según procedimiento de Hartmann (1994); (ND: indica no documentado)

Intrinsic population growth rates (r) for beaver in Tierra del Fuego and the northern hemisphere, assuming exponential growth, according to Hartmann's (1994); (ND: not documented)

Lugar estudio	Tamaño población T0	Tamaño población Tt	Años desde introducción (t)	Crecimiento poblacional (r)	Referencia
Isla Navarino, Chile	25	13.000	34	0,18	Sielfeld & Venegas (1980)
Tierra del Fuego, Argentina	25	25.000	47	0,15	Lizarralde (1993), Lizarralde et al. (2004)
Tierra del Fuego, Chile	25	41.000	53	0,14	Skewes et al. (1999, 2006)
Sajen Creek, USA	2	30	10	0,27	Hall (1960)
Suecia	ND	ND	10	0,15	Hartmann (1994)
Suecia	ND	ND	20	0,08	Hartmann (1994)
Suecia	ND	ND	30	-0,05	Hartmann (1994)
North Dakota, USA	50	425	7	0,30	Hammond (1943)

de represas y castoreras (Busher 1996). Dados estos hábitos generalistas, las interacciones competitivas interespecíficas no son relevantes para los procesos demográficos de *C. canadensis*, observándose en la literatura un mayor énfasis sobre el papel de las tasas de consumo, degradación y recuperación de los recursos en dichos procesos (Hall 1960, Northcott 1965, Aleksiuik 1970, Wright et al. 2004).

En general la conducta de forrajeo de esta especie en su hábitat nativo, estaría más restringida por la disponibilidad y requerimientos de nutrientes que de energía durante el período primavera-verano-otoño, dada la reducida diversidad de recursos disponibles en invierno (Hall 1960, Aleksiuik 1970, Nolet et al. 1994, MacDonald et al. 1995, Busher 1996). La vegetación herbácea es consumida inmediatamente y representa la principal fuente de energía y nutrientes en verano (McDonald et al. 1995). En regiones donde las herbáceas son escasas, la dieta se compone de leñosas durante todo el año (Nolet et al. 1994, MacDonald et al. 1995). Además se ha documentado que a medida que la calidad del hábitat disminuye, aumenta la selectividad, la cual vuelve a disminuir tras sobrepasarse un umbral, donde los recursos se vuelven tan escasos que finalmente el lugar es abandonado (Fryxell & Doucet 1993, Fryxell 2001). Un cambio en la selectividad también ha sido reportado con respecto a los recursos almacenados, donde esta disminuye conforme avanza la temporada hasta que a fines de otoño todas las especies disponibles son almacenadas sin discriminación (Busher 1996).

En otros casos, el consumo de diferentes especies depende prioritariamente de la abundancia absoluta de la especie preferida. Es así que la abundancia del álamo, *Populus tremuloides* (Michaux), el cual puede desaparecer en una localidad por su sobreexplotación, determina el consumo de otras especies (Hall 1960). Este patrón de forrajeo sugiere que la mayor restricción percibida por los castores es de tipo temporal, es decir que en los cortos veranos del hemisferio norte deben reunir las reservas nutricionales que les permitirán sobrevivir al invierno. Las consecuencias poblacionales de esta restricción temporal se reflejan en regiones con inviernos largos y crudos, donde la

explotación no sustentable de recursos degrada el hábitat, resultando en dinámicas poblacionales inestables (Hall 1960). Esto ha sido descrito en Canadá, donde la sobreexplotación de *Salix* spp. (sauce) genera ciclos de colapso en las poblaciones de los castores. En cambio, poblaciones ubicadas en regiones cercanas al trópico y con inviernos menos crudos, presentan mayor estabilidad (Aleksiuik 1970).

La mayoría de los trabajos que buscan caracterizar la conducta de forrajeo y la dieta de los castores en Tierra del Fuego, se basa en observaciones conductuales o daños característicos en la vegetación (Sielfeld & Venegas 1980, Lizarralde 1993, Arroyo et al. 1995, Mella et al. 1995, Skewes et al. 1999). Dichas aproximaciones deben ser consideradas con cautela ya que no son evidencia de ingesta, pues los mismos recursos pueden ser utilizados en la construcción de represas o castoreras, y para desgastar sus incisivos. Solo se tiene conocimiento de un trabajo que ha caracterizado el contenido estomacal utilizando la técnica de microhistología. Este ha identificado que en la temporada de verano el consumo corresponde principalmente a herbáceas y gramíneas, mientras que durante el invierno corresponde a material leñoso (Castillo 2006).

Considerando los antecedentes resumidos en la Tabla 2, referente a la explotación de recursos, independientemente de si son ingeridos o no, todos los estudios sugieren que *Nothofagus pumilio* es preferido y que *Drimys winteri* (Forster, 1775) y *Maytenus magellanica* (Urban, 1904) son evitados. Con respecto a *Nothofagus antarctica* (Oersted, 1871) no está clara la preferencia siendo evitado en algunas regiones y preferido en otras (Sielfeld & Venegas 1980, Skewes et al. 1999). No se encontró ninguna referencia respecto al consumo de *Embothrium coccineum* (Forster, 1775) presente en el bosque costero de las islas (Moore 1983). Además, se ha documentado en forma anecdótica el consumo de briófitas y algas marinas, lo cual no ha sido observado en el hábitat nativo de los castores (Briones et al. 2001, Andrade 2005).

Si bien todos los estudios resumidos en la Tabla 2 hacen referencia a una conducta selectiva, solo Mella et al. (1995) entregan una evaluación estadística de dicha conducta para el

TABLA 2

Recursos alimentarios descritos para *C. canadensis* en el archipiélago de Tierra del Fuego y sus potenciales formas de uso

Food resources described for *C. canadensis* in Tierra del Fuego archipelago and their potential forms of use

Especie	Consumo directo	Almacena- miento	Material de construcción	Preferencia	Lugar de observación	Referencia
<i>Drimys winteri</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado	Región austral de Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999), Lizarralde (1993)
<i>Drimys winteri</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado (determinado con Chi-cuadrado)	Puerto Arturo, Isla Tierra del Fuego	Mella et al. (1995)
<i>Maytenus magellanica</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado	Región austral de Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999), Lizarralde (1993)
<i>Maytenus magellanica</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado (determinado con Chi-cuadrado)	Puerto Arturo, Isla Tierra del Fuego	Mella et al. (1995)
<i>Nothofagus antarctica</i>	Sí	Sí	Sí	Preferido, material leñoso más blando y accesible en la isla	Norte de Isla Navarino	Skewes et al. (1999), Sielfeld & Venegas (1980)
<i>Nothofagus antarctica</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado (determinado con Chi-cuadrado)	Puerto Arturo, Isla Tierra del Fuego	Mella et al. (1995)
<i>Nothofagus antarctica</i>	Sí	No descrito	No descrito	Evitado	Región austral de Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999)
<i>Nothofagus betuloides</i>	Sí	No descrito	No descrito	Consumo cercano a la disponibilidad (determinado con Chi-cuadrado)	Isla Tierra del Fuego	Mella et al. (1995)
<i>Nothofagus pumilio</i>	Sí	Sí	Sí	Prefiere individuos con DAP (diámetro altura del pecho) de 7 a 10 cm	Región austral de Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999)
<i>Nothofagus pumilio</i>	Sí	No descrito	No descrito	Preferido, selectividad por tamaños pequeños aumenta con la distancia al agua	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993)
<i>Nothofagus pumilio</i>	Sí	No descrito	No descrito	Preferido (determinado con Chi-cuadrado)	Isla Tierra del Fuego	Mella et al. (1995)
<i>Chilotríchum diffusum</i>	Sí	No descrito	Sí	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999)
<i>Berberis spp.</i>	No descrito	No descrito	Sí	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999)
<i>Berberis ilicifolia</i>	Sí	No descrito	Sí	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993), Lizarralde et al. (1996a)
<i>Pernettya mucronata</i>	Sí	No descrito	Sí	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993), Lizarralde et al. (1996a)
Gramínea	Sí	No	No	No descrita	Puerto Arturo, Isla Tierra del Fuego	Fafard & Lafrance (1997)
<i>Gunnera magellanica</i>	Sí	No	No	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993)
<i>Juncus spp.</i>	Sí	No descrito	No descrito	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993)
<i>Juncus spp.</i>	Sí	No descrito	Sí	Utilización independiente de presencia de material leñoso	Isla Tierra del Fuego	Skewes et al. (1999)
<i>Lepidophyllum cupressiforme</i>	No descrito	No descrito	Sí	No descrita	Norte de Isla Navarino	Skewes et al. (1999)
<i>Marsippospermum grandiflorum</i>	Sí	No descrito	No descrito	No descrita	Isla Tierra del Fuego	Lizarralde (1993)
Pteridofitas	Sí	No descrito	No descrito	No descrita	Tierra del Fuego, cuenca Río Condor	Briones et al. (2001)

sector de Puerto Arturo, no pudiéndose descartar que en los estudios restantes el consumo sea proporcional a la disponibilidad de cada especie. Por lo tanto, nos atendremos a los resultados entregados por Mella et al. (1995) para el siguiente análisis. Según estos autores, únicamente la lenga (*N. pumilio*) es consumida en proporciones mayores a su disponibilidad en el ambiente. Considerando los patrones descritos en el hemisferio norte, esto convierte a la lenga en un recurso potencialmente determinante para la dinámica poblacional del castor, en forma similar a lo descrito para el sauce (Aleksiuk 1970) en el hemisferio norte. Sin embargo, la lenga corresponde al recurso más abundante en el archipiélago, lo cual representa un escenario favorable para la persistencia y expansión del castor, apoyando la hipótesis de oportunidad de recursos. Esta fagácea solo regenera a partir de semillas (Tortorelli 1947, Veblen et al. 1995), por lo cual se considera interesante estudiar cómo las modificaciones ambientales desencadenadas por los castores afectan su regeneración. Según observaciones realizadas por Martínez-Pastur et al. (2006), la regeneración de lenga en embalses abandonados es baja debido a la dominante presencia de gramíneas, la profunda capa de sedimento y la sobresaturación hídrica del suelo, todos factores que impiden la germinación de sus semillas. *N. antarctica* y *N. betuloides* presentan la mayor abundancia de plántulas en los embalses abandonados, siendo la primera la más exitosa en colonizar sitios abandonados. *Nothofagus antarctica* es considerada una especie pionera, cuya distribución se ve restringida a aquellos hábitats con condiciones extremas, como el ecotono de matorral y bosque y los bosques altoandinos (Moore 1983).

Un aspecto que definitivamente no ha sido explorado en Tierra del Fuego corresponde a la conducta de almacenamiento. Caracterizaciones de dicha conducta permitirían inferir cómo perciben los castores los inviernos fueguinos. En el hemisferio norte los castores tienden a explotar en forma no sustentable sus recursos en regiones de altas latitudes, donde los inviernos son comparativamente más crudos y largos, que en las regiones de bajas latitudes (Aleksiuk 1970). Conocer la constancia y el esfuerzo destinado al almacenamiento por los individuos en Tierra del Fuego podría dar un

indicio de cuán riguroso perciben estos el invierno fueguino.

Modificación de hábitat

Castor canadensis ha sido definido como una especie clave e ingeniero ecosistémico arquetípico, que altera la dinámica y estructura de un ecosistema más allá de sus requerimientos inmediatos de comida y espacio (Naiman et al. 1986, Jones et al. 1994, Wright et al. 2002). Entre las modificaciones documentadas se encuentran: cambios geomorfológicos, hidrológicos, en ciclos de nutrientes y en la composición vegetacional (Naiman et al. 1986, Lizarralde et al. 1996b, Wright et al. 2002). Tanto la magnitud del efecto como la tasa de cambio de las modificaciones hidrológicas y geomorfológicas dependerán de la topografía del hábitat. Diques construidos en ríos de primer y segundo orden y con gran pendiente tienden a ser de menor tamaño y a presentar rápidas tasas de formación, a la vez que reducen significativamente la energía cinética de la corriente fluvial. En cambio, aquellos construidos en ríos de mayor orden, en sectores planos o con turberas, son de mayor tamaño, de formación lenta y apenas reducen la energía cinética (Naiman et al. 1986, Johnston & Naiman 1987, Gurnell 1998).

En el ambiente terrestre, la extracción sistemática de árboles en la periferia del embalse, aumenta la incidencia de radiación solar favoreciendo la vegetación herbácea o sombra intolerante (Northcott 1965). En Tierra del Fuego se ha visto que las herbáceas exóticas se favorecen con estas modificaciones (Anderson et al. 2006a). La extensión y la forma de estos claros depende en gran medida de la topografía, observándose en ríos de primer y segundo orden, con una matriz boscosa densa, un cambio abrupto en la vegetación de forma concéntrica al embalse. En el caso de ríos de mayor orden, en sectores planos o con turberas, se observa un cambio gradual desde el ambiente acuático al boscoso, resultando en una transformación heterogénea de la matriz (Johnston & Naiman 1987, 1990). De particular interés en esta revisión es evaluar cómo estas modificaciones están alterando la disponibilidad de recursos para los propios castores y si existe algún indicio de retroalimentación positiva entre dichas modificaciones y su éxito invasor.

No se conocen estudios que describan explícitamente cómo estas alteraciones ecosistémicas repercuten sobre los procesos demográficos de *C. canadensis*. Sin embargo, se ha propuesto relacionar las densidades de colonias activas, abandonadas y sitios prístinos con variables físicas indicadoras de la magnitud y naturaleza de dichas modificaciones (Wright et al. 2004). Esta aproximación permite estimar cómo el cambio en variables físicas y biológicas está determinando la colonización y abandono de parches. En presencia del mecanismo de auto-facilitación se espera una alta densidad de colonias activas en aquellos hábitat donde las interacciones no tróficas favorecen la persistencia y el establecimiento de nuevas colonias, así como la reocupación de parches abandonados. En la literatura se hace referencia a un grupo familiar compuesto, en promedio, por cinco individuos como colonia. Dicho grupo familiar ocupa un sector de un río, utilizando una fuente común de alimento y compartiendo el mantenimiento de la represa (Townsend 1953). La composición etaria de la colonia se mantiene relativamente constante en el tiempo y solo varía en función de la calidad del hábitat y la presión de caza (Payne 1984, Collen & Gibson 2001). Consecuentemente, el tamaño de una colonia así como la densidad de colonias son variables indicadoras de la calidad de hábitat, en ausencia de depredadores. En los bosques de Tierra del Fuego la composición etaria de las colonias no difiere significativamente de la descrita en su hábitat nativo (Lizarralde 1993, Lizarralde et al. 1996a, Skewes et al. 1999). Suponiendo que el requerimiento energético/nutricional por colonia es similar entre el hábitat nativo y el invadido, es posible comparar los patrones de ocupación de hábitat entre ambos hemisferios.

Tanto en Eurasia como en Norteamérica se definen como hábitat de buena calidad aquellos con colonias de 5 individuos y densidades entre 1,2-1,5 colonias activas por km lineal de río y de baja calidad aquellos con densidades entre 0,1 a 0,5 colonias activas por km lineal (Smeyonoff 1951, Potvin & Breton 1992, Collen & Gibson 2001). En los bosques del archipiélago fueguino se han documentado densidades similares y mayores, considerando el mismo número de integrantes por colonia (Tabla 3). Las densidades estimadas por Mella et al. (1995) deben ser tomadas con cautela, ya que ellos consideraron una represa por colonia,

habiéndose descrito hasta seis represas mantenidas por una misma colonia (Zurowski 1992). Los trabajos restantes utilizan protocolos similares a los descritos en la literatura y documentan densidades dentro del rango observado en el hemisferio norte y superiores a este (Tabla 3). Solo para los ecosistemas de estepa y matorral la densidad de colonias se reduce, así como el número (4) de individuos por colonia (Skewes et al. 1999, 2006). Si bien cada uno de los estudios resumidos en la Tabla 3 trabaja con una extensión y resolución distinta, lo cual reduce el valor comparativo entre ellos, la tendencia general indica que las mayores densidades se encuentran en los bosques cercanos al lugar de introducción de los castores. Este patrón se puede explicar en forma parsimoniosa con el modelo de difusión simple, que supone una dinámica de expansión siguiendo un movimiento aleatorio (Andow et al. 1990). Sin embargo, esta aproximación es necesariamente preliminar ya que no considera el papel de las interacciones biológicas ni de la heterogeneidad del hábitat en el proceso de expansión.

En forma alternativa se puede considerar la dinámica entre las tasas de colonización, degradación y recuperación de parches subyacentes a las diferentes densidades observadas (Wright et al. 2004). Según este modelo de parches, las bajas densidades de colonias activas en la estepa, el matorral y bosque de transición se pueden deber a una elevada tasa de degradación de hábitat y una lenta recuperación, cuando predominan parches abandonados; así como a una baja tasa de colonización, cuando dominan los parches prístinos. Sin embargo, la carencia de información cuantitativa respecto de la densidad de colonias abandonadas dificulta la evaluación en el primer caso. Sin embargo, el paisaje está dominado por parches prístinos seguido por parches abandonados (P. Wallem observaciones personales), lo cual respondería a elevadas tasas de degradación y bajas tasas de colonización. Coincide en estos paisajes que la modificación ecosistémica por parte de los castores es reducida en comparación a los bosques. Estos últimos presentan una alta densidad de colonias activas (Tabla 3), lo cual puede responder a tasas de degradación bajas y de colonización y reocupación altas. En el trabajo de Briones et al. (2001) llama la

atención que los hábitat boscosos, que presentan la mayor extensión de área afectada por colonia, también cuentan con la mayor densidad de castoreras activas. A diferencia de la estepa y matorral patagónico, la prolongada persistencia de las colonias activas y la frecuente reocupación de sitios abandonados, según lo indican habitantes del sector boscoso, sugieren que las modificaciones ambientales benefician a los castores que se establecen en estos ecosistemas.

Respecto a las tasas de expansión de invasores ecosistémicos, se ha propuesto que la velocidad máxima de avance aumenta en presencia de la autofacilitación (Cuddington & Hastings 2004). Para Tierra del Fuego, solo un estudio ha propuesto diferentes tasas de expansión para los distintos ecosistemas (Skewes et al. 1999). Las respectivas velocidades lineales de avance estimadas por estos autores son: desde el lugar de introducción en Fagnano a Puerto Williams (isla Navarino) 3 km año⁻¹, hasta Cameron 5,7 km año⁻¹. Desde Cameron a Onaisin avanzaron 2,6 km año⁻¹. En la zona norte desde Onaisin

hasta la parte alta del río Oscar la tasa de expansión habría sido de 6,25 km año⁻¹. Los autores explican las diferencias en estas velocidades en función de las principales dimensiones del nicho de la especie, tales como riqueza de cursos fluviales y boscosos. La mayor velocidad de avance observada en el sector sur con respecto al centro se debería a la mayor cantidad de cursos fluviales: 3.630 km lineales en el sur *versus* 1.711 km en la zona central. Sin embargo, en el norte de la isla se registró la máxima velocidad de expansión, siendo que esta solo cuenta con 2.042 km lineales de ríos. En este caso, las menguadas condiciones forrajeras y pocas facilidades para la construcción de represas serían las que obligan a los castores avanzar constantemente (Skewes et al. 1999). El patrón descrito por Skewes et al. (1999) no corresponde a lo esperado en presencia del mecanismo de autofacilitación, ya que en este caso las tasas de expansión en los paisajes boscosos deberían ser mayores que las de la estepa, pues estos presentan la mayor intensidad en la modificación ecosistémica.

TABLA 3

Densidad de colonias activas (col) para diferentes localidades en la Isla Grande de Tierra del Fuego y en Isla Navarino

Density of active colonies (col) for different localities on Tierra del Fuego and Navarino islands

Densidad	Localidad	Referencia
8,5 col km ⁻¹	Sector Estancia Vicuña	Mella et al. (1995)
6.1 col km ⁻¹	Sector Río Bueno	
Promedio de 1,9 col km ⁻¹ con máximo de 5,8 col km ⁻¹	Estancia Fagnano	Skewes et al. (1999)
Promedio de 0,6 col km ⁻¹ con máximo de 2,2 col km ⁻¹	Cameron-Onaisin	Skewes et al. (1999)
0,1 col km ⁻¹	Sector Porvenir	Skewes et al. (1999)
1,1 col km ⁻¹	Navarino	Skewes et al. (1999)
0,53 col km ⁻¹	Parque Nacional Tierra del Fuego (Argentina)	Lizarralde et al. (1996a)
0,94 col km ⁻¹	Río Milna (Argentina)	Lizarralde et al. (1996a)
0,2 col km ⁻¹	Ecotono extraandino	Lizarralde (1993)
2,05 col km ⁻¹ con máximo de 4,7 col km ⁻¹	Bosque andino	Lizarralde (1993)
5,6 col km ⁻¹	Turbas	Lizarralde (1993)
0,88 col km ⁻¹	Bosque con pendiente mayor a 40	Briones et al. (2001)
5,38 col km ⁻¹	Bosque con pendientes pequeñas	Briones et al. (2001)
2,47 col km ⁻¹	Ecotono bosque-turba	Briones et al. (2001)
0,32 col km ⁻¹	Turberas a ambos lados del río	Briones et al. (2001)

DISCUSIÓN

Los antecedentes recopilados develan al menos cuatro patrones conductuales que pueden sustentar las hipótesis propuestas en esta revisión. Referente al escape de enemigos naturales, la conducta de forrajeo y el establecimiento de colonias tienden a estar menos restringidos en Tierra del Fuego que en su hábitat nativo (Mella et al. 1995, Briones et al. 2001, Coronato et al. 2003). Este patrón se interpreta como una plasticidad conductual ante la ausencia de depredadores. A su vez, utilizando los diferentes tamaños poblacionales documentados en diferentes años en Tierra del Fuego, se observa que el crecimiento poblacional es similar al descrito en aquellas regiones donde se han eliminado sus enemigos naturales (Tabla 1). Si bien estos patrones no constituyen evidencia de la ausencia de depredadores en Tierra del Fuego, al menos apuntan a que, de existir estos, no repercuten sobre los procesos demográficos ni sobre la elección de hábitat de los castores. Para poder descartar la acción del mecanismo de escape de depredadores, no solo es necesario actualizar el conocimiento referente a la dieta de los carnívoros de la isla, sino también mantener un registro a largo plazo del tamaño poblacional de estos y de los castores. Con estos antecedentes se podría identificar si efectivamente los depredadores tienen un efecto limitante sobre el crecimiento poblacional de los castores. De confirmarse la ausencia de dicho factor de regulación poblacional y considerando los parámetros poblacionales estimados por Lizarralde et al. (1996a) y Skewes et al. (1999), se pronostica que las poblaciones de castores entren en ciclos de crecimiento irruptivos seguidos de períodos de colapso, como ha sido descrito en su hábitat nativo. No se espera que la plaga de castores se extinga, según lo esperado por Martínez-Pastur et al. (2006), dada su notable capacidad de proliferar a partir de tamaños poblacionales muy reducidos (Tabla 1). *Castor canadensis* fue introducido a Tierra del Fuego en un evento único, después del cual no ha mostrado ninguna dependencia de las actividades humanas para su persistencia. Este patrón difiere notablemente de otros casos que requirieron reiteradas introducciones (e.g., *Ondrata zibethica*, descrito en Massoia & Chébez 1993) o se

iniciaron después de un período en cautiverio (e.g., *Oryctolagus cuniculus* y *Mustela vison*, descritos en Jaksic et al. 2002). Estos antecedentes indican que los castores no dependen de la actividad antrópica para su establecimiento, pudiendo establecerse en los lugares más alejados de la presencia del ser humano.

Referente al mecanismo de oportunidad de recursos, la totalidad de los trabajos revisados indica que *N. pumilio* corresponde al principal recurso explotado. Esta especie es a su vez la más abundante en los bosques subpolares y solo sería consumida por el guanaco (*Lama guanicoe*, Müller, 1776), el cual no logra reducir su disponibilidad en tal medida que pudiera afectar negativamente a los castores. Sin embargo, se destaca que la mayoría de los trabajos revisados presentan una aproximación más bien fenomenológica, siendo necesarios estudios que cuantifiquen la ingesta y la disponibilidad de diferentes recursos, así como los requerimientos fisiológicos de los castores en Tierra del Fuego, en las diferentes estaciones del año. Sin estos estudios, que caractericen la dependencia de los castores por sus diferentes recursos, no se puede realmente poner a prueba la hipótesis sugerida en este trabajo. Pero dados los antecedentes con que se cuenta en la actualidad, se considera altamente factible que el mecanismo de oportunidad de recursos esté subyaciendo al éxito de los castores.

Finalmente, se propone el mecanismo de autofacilitación, el cual ha sido poco estudiado en la literatura de invasiones (Crooks 2002, Cuddington & Hastings 2004). En la literatura revisada se encontraron antecedentes que sugieren la existencia de una correlación positiva entre la extensión de la modificación ambiental y la densidad de colonias activas (Briones et al. 2001). Lamentablemente no se conocen estudios que caractericen las densidades de colonias activas, abandonadas y sitios prístinos en los diferentes paisajes de Tierra del Fuego, necesarios para trabajar con el modelo de parches propuesto por Wright et al. (2004). A su vez se debe tener en cuenta que este modelo supone una población en estado estable, lo cual no es aplicable a la población de Tierra del Fuego. Una forma alternativa de evaluar esta hipótesis es cuantificando el efecto que tienen las modificaciones ecosistémicas

sobre la condición fisiológica de los castores. Sin estos antecedentes no es posible realmente poner a prueba la hipótesis de autofacilitación, y los antecedentes existentes solo ofrecen un débil indicio de que este mecanismo estaría actuando en este proceso de invasión.

Las tres hipótesis propuestas no son excluyentes entre sí y aluden a tres tipos de interacciones biológicas independientes, que podrían estar actuando en forma conjunta, para dar cuenta del éxito invasor de *C. canadensis*. Además de estas interacciones biológicas, debe considerarse el papel del factor climático en el éxito invasor de los castores. Como se mencionó anteriormente, condiciones climáticas similares a las del lugar de origen de los invasores pueden ser favorables para su establecimiento, o bien un comportamiento generalista por parte de estos. El rango de distribución de los castores abarca casi la totalidad del continente norteamericano, desde Canadá hasta California (Morgan 1986). Dada esta gran gama de condiciones climáticas en las que los castores pueden subsistir, no es esperable que el factor climático *per se* sea determinante para su establecimiento en Tierra del Fuego, sino más bien la plasticidad de los castores frente a este factor. Si se comparan las regiones climáticas entre los posibles lugares de origen de los individuos importados y Tierra del Fuego, se observa que esta última no es marcadamente diferente. Tierra del Fuego se encuentra en la región subpolar, presenta veranos cortos con temperaturas entre los 4 y 15 °C e inviernos largos con temperaturas entre -3 y 6 °C. La precipitación anual es desde 350 hasta 1.000 mm con precipitación nival de 160 mm y formación de "permafrost" desde 20 cm hasta 1 m de profundidad (Moore 1983, Tuhkanen 1992). El clima de Ontario se clasifica como continental húmedo, con temperaturas promedio de 19 °C en verano y -4 °C en invierno (e.g., hasta -13 °C hacia latitudes mayores) y una precipitación anual de 800 mm a 1.000 mm (Phillips 1990). Nueva Escocia presenta una fuerte influencia marítima con temperaturas promedio entre 11 hasta 19 °C en verano y -2 hasta -6 °C en invierno y una precipitación anual promedio pluvial de 1.400 mm y nival de 2.500 mm (Phillips 1990). Si bien el clima de Tierra del Fuego tiende a ser menos riguroso y contrastante entre estaciones que el de Ontario y Nueva Escocia, dicha diferencia no parece tan importante para el establecimiento exitoso de los

castores, como su plasticidad frente a diferentes condiciones climáticas y las potenciales interacciones biológicas evaluadas en esta revisión.

La metodología empleada en esta revisión compara estudios ecológicos realizados en los hábitats nativos *versus* los invadidos. Esto permite identificar, al menos provisionalmente, mecanismos subyacentes a una invasión biológica. Sin embargo, este tipo de ejercicio comparativo no reemplaza estudios que explícitamente evalúen cada uno de estos mecanismos y cuantifiquen su importancia en el éxito de las invasiones biológicas. Dichos estudios siguen siendo escasos para los vertebrados invasores en Chile, como fue advertido por Jaksic (1998). La presente revisión ofrece una guía para diseñar futuros estudios destinados a identificar los mecanismos subyacentes a la invasión de *Castor canadensis* en Tierra del Fuego y su potencialidad para colonizar el continente.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Sergio Castro, Ariel Farías y Kongo por las sugerencias hechas al manuscrito. A Cristián Muñoz (Universidad de Magallanes), Nicolás Soto (Servicio Agrícola y Ganadero XII Región), Jesús Maza y Bárbara Saavedra (Wildlife Conservation Society) por entregarme valiosas referencias de difícil acceso; así como a dos revisores anónimos y Cristián Estades, por sus importantes correcciones. Este manuscrito fue desarrollado con el apoyo del proyecto de Tesis CONICYT 2405-0122 y de los programas 2 y 4 del Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad, FONDAP 1501-0001. Pablo Marquet agradece al Proyecto Instituto Milenio P05-002. Clive Jones agradece a la Fundación Andrew W. Mellon y al Instituto de Estudios Ecosistémicos (IES por su sigla en inglés). Esta es una contribución al programa del IES.

LITERATURA CITADA

- ALEKSIUK M (1970) The seasonal food regime of arctic beavers. *Ecology* 51: 264-270.
 ANDRADE BS (2005) Gestión para la caza y aprovechamiento de fauna dañina en XII Región. Informe preparado para el Servicio Agrícola y

- Ganadero de Magallanes, Punta Arenas, Chile. 107 pp.
- ANDERSON CHB, CR GRIFFITH, AD ROSEMOND, R ROI & O DOLLENZ (2006a) The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile. Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biological Conservation* 128: 467-474.
- ANDERSON CHB, R ROZZI, JC TORRES-MURA, SM MC-GEHEE, MF SHERRIFFS, E SCHUTTLER & AD ROSEMOND (2006b) Exotic vertebrate fauna in the remote and pristine sub-Antarctic Cape Horn Archipelago, Chile. *Biodiversity and Conservation* 15: 3295-3313.
- ANDOW DA, PM KAREIVA, SA LEVINE & A OKUBO (1990) Spread of invading organisms. *Landscape Ecology* 4: 177-188.
- ARMESTO JJ, C VILLAGRÁN & MTK ARROYO (eds) (1995) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 488 pp.
- ARROYO MTK, C DONOSO, RE MURÚA, EF PISANO, RP SCHLATTER & I SEREY (1995) Towards an ecologically sustainable forestry project: concepts, analysis and recommendations. Protecting biodiversity and ecosystem process in the Río Condor Project – Tierra del Fuego. Departamento de Investigación y Desarrollo (DID), Universidad de Chile, Santiago, Chile. 253 pp.
- ATALAH AG, W SIELFELD & C VENEGAS (1980) Antecedentes sobre el nicho trófico de *Canis griseus* Gray 1836, en Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)* 11: 259-271.
- BELOVSKY GE (1984) Summer diet optimization by beaver. *American Midland Naturalist* 111: 209-222.
- BRIONES M, RP SCHLATTER, A WOŁODARSKY & C VENEGAS (2001) Clasificación ambiental para hábitats de *Castor canadensis* (Kuhl 1820, Rodentia), de acuerdo a características de cuencas en un sector de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales (Chile)* 29: 75-93.
- BUSHER PE (1996) Food caching behavior of beavers (*Castor canadensis*): selection and use of woody species. *American Midland Naturalist* 135: 343-348.
- CASTILLO N (2006) Determinación de la composición botánica de la dieta de *Castor canadensis* en la isla Tierra del Fuego. Tesis título de Ingeniero en Ejecución Agropecuario, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile. 59 pp.
- COLLEN P & RJ GIBSON (2001) The general ecology of beavers (*Castor* spp.) as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish a review. *Review in Fish Biology and Fisheries* 10: 439-461.
- CORONATO A, J ESCOBAR, C MALLEA, C ROIG & M LIZARRALDE (2003) Características geomorfológicas de ríos de montaña colonizados por *Castor canadensis* en Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral (Argentina)* 13: 15-26.
- CROOKS JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- CUDDINGTON K & A HASTINGS (2004) Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178: 335-347.
- DACIUK J (1978) Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia, IV. Estado actual de las especies de mamíferos introducidos en la Región Araucana (Rep. Argentina) y grado de coacción ejercido en algunos ecosistemas surcordilleranos. *Anales de Parques Nacionales (Argentina)* 14: 105-130.
- DAVIS MA & K THOMPSON (2000) Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Ecological Society of America Bulletin* 81: 226-230.
- DIETER CHD & TR McCABE (1989) Factors influencing beaver lodge-site selection on a prairie river. *American Midland Naturalist* 112: 408-411.
- DRAKE JA, HA MOONEY & F DiCASTRI (eds) (1989) *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, London, United Kingdom. 506 pp.
- DUKES JS & HA MOONEY (2004) Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 411-437.
- ERICKSON A (1944) Parasites of beavers, with a note on *Paramphistomum castori* Kofoid and Park, 1937 a synonym of *Stichorchis subtriquetrus*. *American Midland Naturalist* 31: 625-630.
- FESQ-MARTIN M, A FRIEDMANN, M PETERS, J BEHRMANN & R KILIAN (2004) Late-glacial and Holocene vegetation history of the Magellanic rain forest in southwestern Patagonia, Chile. *Vegetation History & Archaeobotany* 13: 249-255.
- FRYXELL JM (2001) Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers. *Journal of Animal Ecology* 70: 310-316.
- FRYXELL JM & CM DOUCET (1993) Diet choice and the functional response of beavers. *Ecology* 74: 1297-1306.
- FUSTEC J, J-P CORMIER & T LODÉ (2003) Beaver lodge location on the upstream Loire River. *Comptes Rendus Biologies* 326: S192-S199.
- GROVES RH & F DiCASTRI (eds) (1991) *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press, New York, New York, USA. 485 pp.
- GURNELL AM (1998) The hydrogeomorphological effects of beaver dam-building activity. *Progress in Physical Geography* 22: 167-189.
- GURNEY WS & JH LAWTON (1996) The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos* 76: 273-283.
- HALL JG (1960) Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagehen Creek, California. *Ecology* 41: 484-494.
- HARTMANN G (1994) Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden. *Conservation Biology* 8: 713-717.
- HILL EH (1982) Beaver. In: Chapman JA & GA Feldhammer (eds) *Wild mammals of North America*: 256-281. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- JAKSIC FM & JL YÁÑEZ (1983) Rabbit and fox introduction in Tierra del Fuego: history and assessment of the attempts at biological control of the rabbit infestation. *Biological Conservation* 26: 367-374.
- JAKSIC FM, JL YÁÑEZ & JR RAU (1983) Trophic relations of the southernmost population of *Dusicyon* in Chile. *Journal of Mammalogy* 64: 693-697.
- JAKSIC FM (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity & 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.

- JOHNSTON CA & RJ NAIMAN (1987) Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: the influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology* 1: 47-57.
- JOHNSTON CA & RJ NAIMAN (1990) Aquatic patch creation in relation to beaver population trends. *Ecology* 71: 1617-1621.
- JONES CG, JH LAWTON & M SHACHAK (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- JONES CG, JH LAWTON & M SHACHAK (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- KOLAR CS & DM LODGE (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199-204.
- LIZARRALDE M (1993) Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio (Chile)* 22: 351-358.
- LIZARRALDE M, G DEFERRARI, J ESCOBAR & S ÁLVAREZ (1996a) Estado de la población de *Castor canadensis* introducida en Tierra del Fuego y su estudio cromosómico. Proyecto CONICET (PID-BID 50/52). 18 pp.
- LIZARRALDE M, G DEFERRARI & J ESCOBAR (1996b) Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the southern beech forest of Tierra del Fuego (Argentina). *Ecología Austral* 6: 101-105.
- LIZARRALDE M, J ESCOBAR & G DEFERRARI (2004) Invader species in Argentina: a review about the beaver (*Castor canadensis*) population situation on Tierra del Fuego ecosystems. *Interiencia* 29: 352-355.
- MACDONALD DW, FH TATTERSALL, ED BROWN & D BALHARRY (1995) Reintroducing the European beaver to Britain: nostalgic meddling or restoring biodiversity? *Mammal Review* 25: 161-200.
- MARKHAM BJ (1971) Catálogo de los anfibios, reptiles, aves y mamíferos de la provincia de Magallanes (Chile). Publicaciones del Instituto de la Patagonia Serie Monografías (Chile) 1: 1-64.
- MASSOIA E & JC CHÉBEZ (eds) (1993) Mamíferos silvestres del archipiélago Fueguino. Ediciones L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina. 261 pp.
- MARTÍNEZ-PASTUR G, VM LENCINAS, J ESCOBAR, P QUIROGA, L MALMIERCA & M LIZARRALDE (2006) Understorey succession in *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina) affected by *Castor canadensis*. *Applied Vegetation Science* 9: 143-154.
- MELLA J, M DÍAZ, B SAAVEDRA, P SABAT, C SMITH, C VELOSO & AM HUMAÑA (1995) Castores. Comité Científico Proyecto Río Condor. Estudio de Línea de Base Informe del Subproyecto 94-14 Castores. 39pp.
- MITTERMEIER R, C MITTERMEIER, P ROBLES-GIL, J PILGRIM, G FONSECA, J BROOKS & J KONSTANT (2001) Wilderness: earth's last wild places. Conservation International, Washington, District of Columbia, USA. 573 pp.
- MOONEY HA & RJ HOBBS (eds) (2000) Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, District of Columbia, USA. 457 pp.
- MOORE DM (ed) (1983) Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, England & Missouri Botanical Garden, Oswestry, USA, 396 pp.
- MORGAN LH (1986) The American beaver. Dover Publications Inc., New York, New York, USA. 286 pp.
- MURDOCH WW, J CHESSON & PL CHESSON (1985) Biological control in theory and practice. *American Naturalist* 125: 344-366.
- NAIMAN RJ, JM MELILLO & JE HOBIE (1986) Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67: 1254-1269.
- NOLET BA, A HOEKSTRA & MM OTTENHEIM (1994) Selective foraging on woody species by the beaver (*Castor fiber*), and its impact on a riparian willow forest. *Biological Conservation* 70: 117-128.
- NORTHCOTT THA (1965) An investigation of the factors affecting carrying capacity of selected areas in Newfoundland for the beaver, *Castor canadensis*. Master of Science in Wildlife Management thesis, Memorial University of Newfoundland, Newfoundland, Canada. 133 pp.
- PAYNE NF (1984) Mortality rates of beaver in Newfoundland. *Journal of Wildlife Management* 48: 117-126.
- PHILLIPS D (1990) The climates of Canada. Canadian Government Publishing. Ontario, Canada. 176 pp.
- POTVIN F & L BRETON (1992) Impact of an experimental wolf reduction on beaver in Papineau-Labelle Reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 70: 180-183.
- ROSELL F, H PARKER & NB KILE (1996) Causes of mortality in beaver (*Castor fiber* and *canadensis*). *Fauna* 49: 34-46.
- ROSENZWEIG ML (2001) The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3: 361-367.
- SHEA K & P CHESSON (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170-176.
- SIELFELD KW & C VENEGAS (1980) Poblamiento e impacto ambiental de *Castor canadensis* Kuhl, en Isla Navarino, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)* 11: 247-257.
- SKEWES RO, F GONZALEZ, L RUBILAR, OM QUEZADA, RR OLAVE, V VARGAS & AC AVILA (1999) Investigación, aprovechamiento y control del castor, islas Tierra del Fuego y Navarino. Servicio de Gobierno Regional XII Región, Magallanes y Antártica Chilena, Punta Arenas, Chile. 164 pp.
- SKEWES O, F GONZALEZ, R OLAVE, AC AVILA, V VARGAS, P PAULSEN & HE KOENIG (2006) Abundance and distribution of American beaver, *Castor canadensis* (Kuhl, 1820), in Tierra del Fuego and Navarino islands, Chile. *European Journal of Wildlife Research* 4: 292-296.
- SMEYONOFF BT (1951) The river beaver in Archangel province. *Transaction of Russian Game Reports* 1: 5-45.
- SMITH DW & RO PETERSON (1991) Behavior of beaver in lakes with varying water levels in northern Minnesota. *Environmental Management* 15: 395-401.
- TILMAN D (2004) Niche tradeoffs, neutrality and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861.
- TORTORELLI L (1947) Los incendios de bosques en la Argentina. Ministerio de Agricultura, Buenos Aires, Argentina. 238 pp.
- TOWNSEND JE (1953) Beaver ecology in western Montana with special reference to movements. *Journal of Wildlife Management* 34: 459-479.

- TUHKANEN S (1992) The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennica* 145: 1-65.
- VEBLEN TT, BR BURNS, T KITSBERGER, A LARA & R VILLALBA (1995) The Ecology of the conifers of southern South America. En: Enright NJ & RS Hill (Eds) *Ecology of the southern conifers*: 120-155. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- VITOUSEK PM, HA MOONEY, J LUBCHENCO & JM MELILLO (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- WILLIAMSON MH & A FITTER (1996) The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.
- WRIGHT JP, CG JONES & AS FLECKER (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96-101.
- WRIGHT JP, WSC GURNEY & CG JONES (2004) Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos* 105: 336-348.
- ZUROWSKI W (1992) Building activities of beavers. *Acta Theriologica* 37: 403-411.

Editor Asociado: Cristián Estados

Recibido el 7 de diciembre de 2005; aceptado el 21 de diciembre de 2006

