



Mastozoología Neotropical

ISSN: 0327-9383

ISSN: 1666-0536

kittlein@gmail.com

Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos
Argentina

Di Bitetti, Mario S; Mata, Julia; Svenning, Jens-Christian
EXOTIC MAMMALS AND REWILDING IN THE NEOTROPICS
Mastozoología Neotropical, vol. 29, núm. 1, 2022, Enero-Junio, p. 780
Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos
Tucumán, Argentina

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45774494001>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en [redalyc.org](https://www.redalyc.org)

[redalyc.org](https://www.redalyc.org)

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

EXOTIC MAMMALS AND REWILDING IN THE NEOTROPICS

MAMÍFEROS EXÓTICOS Y RESTAURACIÓN FAUNÍSTICA EN EL NEOTRÓPICO

South America has been characterized in recent years by droughts that resulted in wildfires of catastrophic dimensions in several regions. These fires produce an irreparable loss of forests and wildlife, contributing to landscape degradation and global climate change (Armenteras 2021). In the province of Córdoba, Argentina, wildfires affected more than 300 000 ha in the year 2020, most of them of Chaco forests (Mari et al. 2021). In Corrientes province, more than 1 000 000 ha burned just in the first two months of 2022 (Saucedo et al. 2022). Forest fires in the Atlantic Forest of Misiones province of Argentina and in the Brazilian Pantanal have also been frequent and of previously unknown proportions. These fires have affected some mammal populations, with primates being one of the most vulnerable victims (Moraes Tomas et al. 2021). Wildfires of huge proportions have become common in many areas of the world, notably in Australia and SW USA, with similar consequences on ecosystems and wildlife.

Recent studies by Karp et al. (2021) and Dantas & Pausas (2022) convincingly document that, at least in part, the existence of these huge wildfires can be linked to the Late Pleistocene – Early Holocene extinction of numerous large mammals, including many large herbivores that were likely major consumers of the plant biomass. Furthermore, Dantas & Pausas (2022) explore the possibility that the Chaco, Southern Atlantic Forest, and other South American ecoregions currently characterized by forest biomes have been, since the late Miocene and until about 16 000-8 000 years ago, biomes dominated by savannahs (in line with Doughty et al. 2016). Furthermore, these were not necessarily dominated by tall-grass savannahs, like those that currently characterize the Iberá National Park of Argentina, but potentially included wide areas of short grasslands, maintained in that state by the diversity of large herbivores that lived in these ecosystems, in analogy with the situation in East African savannas (Doughty et al. 2016). In other words, the current state of these Neotropical ecoregions, dominated by continuous forests that *Homo sapiens* has been responsible for fragmenting and converting to other uses in recent decades, is a relatively new situation. Until the Early Holocene, about 10 000 years ago, the landscape of these regions was likely dominated by savannahs with forest fragments of varying shapes and sizes, partially maintained by a great diversity of native herbivorous mammals, many of which exceeded 1 000 kg (Svenning & Faurby 2017), and which became extinct after the establishment of humans in these lands about 15 000 years ago (Prates & Perez 2021), likely in interaction with more moderate levels of fire. Although climate changes are often hypothesized to have helped humans to extinguish these giant mammals, their extinctions are strongly linked to big-game hunting lithic technology (Prates & Perez

2021) and stretches into the relatively stable Holocene for many species, 10 000-8 000 years BP (Prado et al. 2015; Ubilla et al. 2018; Dantas et al. 2022).

After this selective extinction, the mammalian fauna of South America was not only impoverished, but also biased towards small mammals, as has occurred in other regions of the planet (Stuart 2015; Smith et al. 2018), drastically reducing the trophic niche space occupied by the assemblage of herbivorous mammals and losing many of the ecological functions previously performed by the extinct megafauna (Galetti et al. 2018). While ubiquitous across tropical America, this loss was especially severe in a portion of South America that corresponds to the northeast of Argentina, Paraguay and the southeast of Brazil, as this region harbored a particularly high number of large and giant herbivores (Svenning & Faurby 2017). Adding to this faunal downsizing, many of the remaining medium-sized herbivores have experienced local or regional extirpation in more recent times (Dirzo et al. 2014; Young et al. 2016). This has further reduced the functional niche space occupied by mammalian herbivores (Lundgren et al. 2020). The very few, but welcome rewilding initiatives, such as the one taking place in Iberá (Zamboni et al. 2017; Donadio et al. 2022), have started to implement the reintroduction of large and medium-sized mammals and birds that have become extinct in recent decades and centuries. With these reintroductions also comes the restoration of the ecological processes exerted by these animals including the expansion of the functional niche space occupied by the herbivore mammal assemblage (Mata 2021).

The recent extinction of the megafauna and the associated drastic changes that occurred at the level of entire biomes, can explain, in addition to the catastrophic wildfires described above, some ecological and evolutionary phenomena that are difficult to explain by other causes. For example, Janzen & Martin (1982) noted several decades ago the presence of anachronisms in Neotropical plants. The most parsimonious explanation for the existence of these anachronisms is that they are adaptations to extinct mega-mammals (Galetti et al. 2018). These anachronisms include not only the presence of fruits whose dispersal agents are large mammals not found within extant communities, but also the presence of physical and chemical defenses against large herbivores similar to those observed in the trees of Old-World savannahs, where very large mammals are still present (Dantas & Pausas 2022).

In the south-eastern Amazon, Atlantic Forest and Chaco appear, in a restricted and patchy form, small savannahs (Dantas & Pausas 2022) where populations of mammals typical of grasslands or borders persist in isolation, despite these ecoregions being supposedly characterized by continuous forest. Examples include the guiara, *Euryzygomatomys spinosus*, and the southern short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, whose presence in the Atlantic Forest is patchy and mostly associated with grassland, cultivated, or edge environments (Astúa 2015; Loss et al. 2015). Another example of a rodent with a patchy distribution associated to grasslands is the crimson-nosed rat *Bibimys* sp. (P. Teta, pers. comm.). A further good example is the giant rat *Kunsia tomentosus* (Teta et al. 2019). These species are likely to be relicts of populations and communities that were abundant and widely distributed in this region not too long ago.

The Atlantic Forest has lost 85-90% of its original forest cover (Ribeiro et al. 2009), without having documented the regional extinctions of plants and vertebrates estimated based on the species-area relationship expected for tropical forests islands (Wilson 1988), and well documented in Amazonian forest patches (Ferraz et al. 2007). This deficit has been explained as an extinction debt (Kuussaari et al. 2009). In light of recent evidence (e.g., Dantas & Pausas

2022), an alternative or complementary explanation is that the fauna and flora of this ecoregion are adapted to forest environments naturally fragmented not only by climate oscillations, but also by the presence of mega-herbivores that kept the expansion of the forests over the savannahs at bay. A transition from a woodland savannah biome to a tropical rainforest biome that occurred in part of the Atlantic Forest after the extinction of megafauna could explain why major extinctions associated to its drastic fragmentation during the Anthropocene have not been documented in this region, which was dominated in the Pleistocene by the fragmentation, not the continuity, of its forests (but see Develey & Phalan (2021) for examples of recent extinctions of birds in the Atlantic Forest).

The ecological and biogeographical aspects highlighted in the preceding paragraphs suggest that the environments of the Chaco, some portions of the Atlantic Forest and other regions of South America may be in a state of ecological “imbalance”. Their species and communities are not fully adapted to some of the current ecological processes (not only the excessive hunting pressure exerted by humans, but also the presence of large-scale fires, the absence of browsing and grazing by large herbivores, or the absence of top-down regulation by apex predators) that deviate from the typical conditions across millions of years preceding the last few thousand years. The need to restore natural ecosystems enjoys consensus among ecologists, naturalists, and environmentalists, but is there consensus on what to restore and on the best way to achieve it?

Rewilding is an increasingly used approach for ecological restoration (e.g., Carver et al. 2021), but not yet in the Neotropics, where it still generates controversy (Root-Bernstein et al. 2017). Especially controversial is trophic rewilding, defined as “species introductions to restore top-down trophic interactions and associated trophic cascades to promote self-regulating biodiverse ecosystems” (Svenning et al. 2016). Perhaps the largest trophic rewilding effort in South America, based on the reintroduction of several species of recently regionally extinct mammals, is taking place in the Iberá Wetland ecoregion of Argentina (Torres et al. 2018; Donadio et al. 2022). These reintroductions have not been exempted of heated debates in the scientific community, most notably in some of the annual SAREM (Argentine Society for the Study of Mammals) meetings. Despite these clashes, this rewilding project is successfully underway with the reintroduction of several species of mammals, including the giant anteater *Myrmecophaga tridactyla*, the Pampas deer *Ozotoceros bezoarticus*, the collared peccary *Pecari tajacu*, and the jaguar *Panthera onca* (Zamoni et al. 2017).

Perhaps it is time to start having, again, debates within the community of mammologists and ecologists, about the possibility of promoting more holistic rewilding projects, which may include the introduction of exotic species as a tool to restore lost functionality of communities (Svenning et al. 2016; Lundgren et al. 2020). Until now, the Latin American scientific community has generally opposed the presence of perceived exotic mammals in natural settings, without even considering what their effects are. A xenophobic and nationalist conception has dominated, which has produced a demonization of exotics. A non-dichotomic view of exotics (see Lemoine & Svenning 2022) may help avoid this demonization of all the exotics and make better decisions in relation to ecological restoration (e.g., on whether to try to eradicate or introduce a species). Most of the studies published on the effects of exotic or domestic mammals on native communities, including some by the leading author (Di Bitetti et al. 2020), assumed that their effects were mostly negative. Even though it seems the case with some exotic (e.g., beavers in Tierra del Fuego; Silva & Saavedra 2008) or domestic mammals (e.g., negative effects of cattle ranching on

several herbivores, Ripple et al. 2015), it is not a universal truth, and domestic and wild exotic mammals may sometimes have positive effects on communities and ecosystems (Lundgren et al. 2020). Until now, action has been taken under the precept that exotic species have always unwanted effects, without analyzing the pros and cons of their introduction or eradication. For example, when the private reserve Rincón del Socorro, now Iberá National Park, was acquired by The Conservation Land Trust, intense activity began to eradicate or control exotic mammal species, including wild boar *Sus scrofa* and chital *Axis axis*. By 2010 the last water buffalos *Bubalus arnee bubalis* that roamed in this area were eradicated (Rodríguez-Planes et al. 2019), thus eliminating the only species capable of consuming the dead biomass of tall grasses that accumulated in the flooded grasslands (malezales) of Rincón del Socorro. This plant biomass is now controlled with scheduled fires or consumed by unintentional ones with unwanted consequences.

Perhaps it is time for a broad debate on exotic mammal species, including their potential use in trophic rewilding programs. It is very possible that this use will occur in the near future in association with a paradigm shift that is occurring in the fields of applied ecology and conservation sciences (Carver et al. 2021). The effects of some exotic or domestic species can be more positive than negative in certain settings, helping restore lost ecological functions and ecological services and promoting biodiversity conservation (Baggio et al. 2021). The effect of already established exotic species should be assessed, weighting pros and cons, before attempting their eradication, as they may sometimes replace the functions of recently extinct species (Lundgren et al. 2020) or provide otherwise beneficial functions for biodiversity (Lemoine & Svenning 2022). Their introduction can sometimes be used as tool in ecological restoration programs (Lundgren et al. 2020). They may contribute not only to restore lost ecological functions (e.g., Galetti et al. 2018), or to reduce wildfires, but even to mitigate the effects of climate change (Bakker & Svenning 2018). They may even be used to partially restore lost phylogenetic diversity, with the reintroduction of lost genera or families (see discussion on equids below). It is thus likely that in the coming years, alien species will cease to be always demonized, and some may be seen as potential elements in rewilding. The particularities of each ecological community and the objectives of the rewilding project will determine the desirability of introducing feral or exotic species.

The pros and cons of a given alien species should be carefully assessed, but in a more open-minded manner than has often happened. For example, vegetation reduction by large herbivores is not necessarily negative as usually assumed, but may rather contribute to environmental heterogeneity. Cases of clear overgrazing at bigger scales may relate to ecological imbalances such as trophic downgrading (i.e., loss of top predators). It is important to have careful assessments of any introduction, e.g., that an alien species does not simply functionally replace, or even competitively exclude, a native one. Since the ranges of some exotic species expand rapidly and are almost impossible to contain (e.g., wild boar *Sus scrofa* and axis deer *Axis axis*), it will also be important to evaluate the potential effects of exotic species introductions at a large scale (e.g., continental), since their beneficial local or regional effects may turn negative when reaching other communities. New introductions should be carefully assessed via controlled experiments and be selected based on functional and phylogenetic-historical considerations (Lundgren et al. 2020; Svenning et al. 2016). For example, equids (*Equus neogeus* s.l., (Fig. 1); *Hippidion* spp., (Fig. 2) represent a functional and phylogenetic group with deep history in the Neotropics, going extinct in the region in the early Holocene

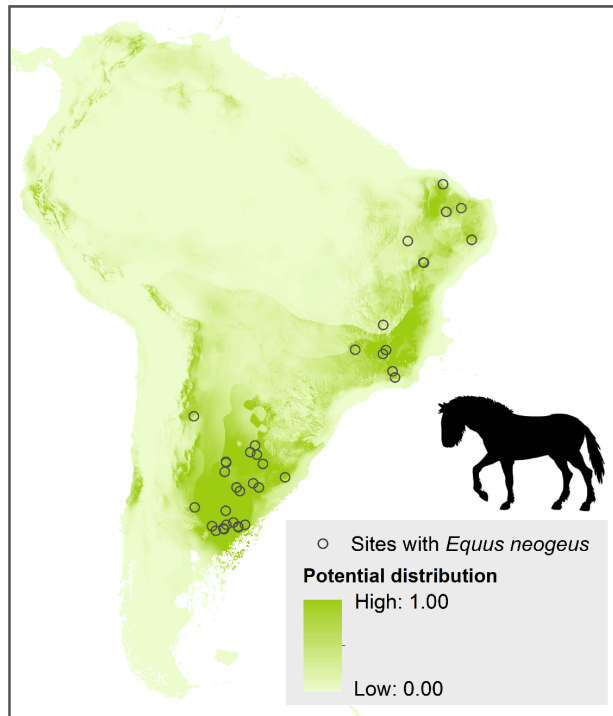


Fig. 1. Potential distribution in South America of the extinct Neotropical equid *Equus neogeus* during the late Pleistocene – early Holocene. The extinction of this large herbivore during the early Holocene coincides with that of several other megaherbivore species and is associated with the development of a new lithic technology, a fish-tail projectile point, used by humans to hunt large mammals. Modified from Prates & Perez (2021) with permission from the authors. Silhouette of the horse by Mercedes Yrayzoz (vectorized by T. Michael Keesey); from <https://creativecommons.org/licenses/by/3.0>.

and, as such, are obvious good candidates for tolerating established feral populations or introductions in trophic rewilding contexts. However, the feral horses *Equus ferus caballus* and feral donkeys *Equus africanus asinus* that exists in several areas of South America have been mostly seen as exotic problem animals, and programs for their eradication have been proposed or implemented (Administración de Parques Nacionales 2014; Scorolli 2016; Borghi et al. 2019; Scorolli et al. 2019), with few ecologists proposing that their presence in wildlife conservation areas may represent unplanned but successful cases of ecological restoration (Grau 2018). Reported ecological problems associated to the presence of these mammals (Borghi et al. 2019; Scorolli et al. 2019), could represent either cases of confirmation bias (i.e., only their negative effects are reported) or trophic downgrading, i.e., missing top predators.

Trophic rewilding should consider not only the restoration of top-down regulation through the reintroduction of apex predators (e.g., jaguars), but the possibility of expanding the trophic niche and restoring the ecological functions of herbivores by not only reintroducing the locally extinct herbivores, but also by the introduction of trophic surrogates of the extinct megafauna that populated South America from deep into the Cenozoic until the very end of the Pleistocene and early Holocene. This requires expanding our time frame and resetting our baseline data for biodiversity conservation (Lundgren et al. 2018; see Monsarrat & Svenning (2021) for a discussion of baselines for rewilding). Trophic rewilding should be ideally done within an

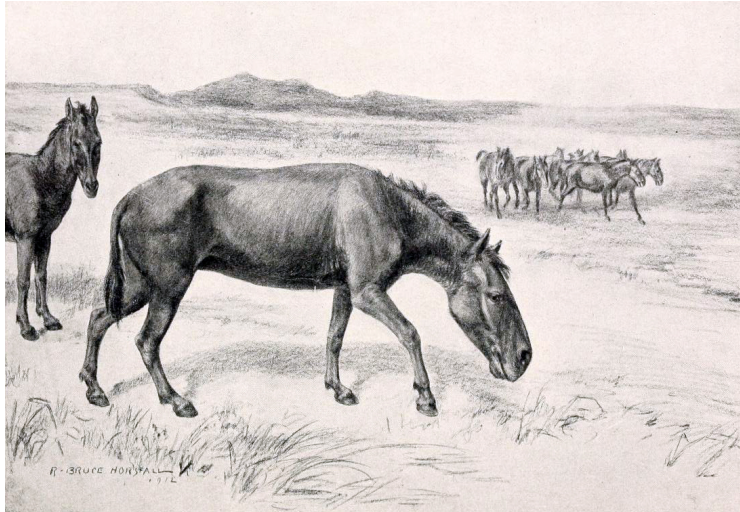


Fig. 2. Illustration of *Hippidion principale*, one of the equid species that populated South America during the Pleistocene. The ecological role that this and other equid species played in the Neotropical ecosystems could be replaced by extant *Equus* species, such as the horse *Equus ferus caballus* or the donkey *Equus africanus asinus*, which can be used as surrogates of the extinct species in trophic rewilding projects. Source: Wikimedia Commons. Author: Robert Bruce Horsfall, from W.B. Scott's "A History of Land Mammals in the Western Hemisphere." New York: The Macmillan Company.

experimental and monitoring framework that scientifically assess the pros and cons of the introductions, evaluating not only ecosystem or biodiversity benefits but economic, cultural and societal ones (Svenning et al. 2016; Bakker & Svenning 2018).

América del Sur ha tenido, en los últimos tres años, sequías que generaron incendios forestales de dimensiones catastróficas en varias regiones. Estos incendios producen una pérdida irreparable de bosques y fauna silvestre, contribuyendo a la degradación del paisaje y al cambio climático global (Armenteras 2021). En la provincia de Córdoba, Argentina, los incendios forestales afectaron más de 300 000 ha en el año 2020, mayormente de bosques chaqueños (Mari et al. 2021). En la provincia de Corrientes se han quemado más de un millón de hectáreas solo en los primeros dos meses de 2022 (Saucedo et al. 2022). Los incendios forestales en el Bosque Atlántico de la provincia de Misiones en Argentina y en el Pantanal brasileño también han sido frecuentes y de proporciones desconocidas hasta ahora. Estos incendios han afectado poblaciones de mamíferos, siendo los primates uno de los grupos más vulnerables (Moraes Tomas et al. 2021). Los incendios forestales de enormes proporciones se han vuelto comunes en muchas áreas del mundo, especialmente en Australia y el suroeste de EE. UU., con consecuencias similares en los ecosistemas y en la fauna silvestre.

Estudios recientes de Karp et al. (2021) y Dantas & Pausas (2022) documentan de manera convincente que, al menos en parte, la existencia de estos enormes incendios forestales puede vincularse con la extinción, durante el Pleistoceno tardío - Holoceno temprano, de numerosos mamíferos grandes, incluidos muchos herbívoros gigantes que eran grandes consumidores de la biomasa vegetal. Además, Dantas & Pausas (2022) exploran la posibilidad de que el Chaco, la porción sur del Bosque Atlántico y otras ecorregiones sudamericanas actualmente

caracterizadas por biomas boscosos hayan sido, desde finales del Mioceno y hasta hace unos 16 000 - 8 000 años, biomas dominados por sabanas (en línea con Doughty et al. 2016). Además, estos paisajes no estaban necesariamente dominados por sabanas de pastos altos, como las que caracterizan actualmente al Parque Nacional Iberá de Argentina, sino que potencialmente incluían amplias áreas de pastizales cortos, mantenidos en ese estado por la diversidad de grandes herbívoros que vivían en estos ecosistemas, algo parecido a lo que ocurre en las sabanas de África Oriental (Doughty et al. 2016). En definitiva, el estado actual de estas ecorregiones neotropicales, dominadas por bosques continuos que el *Homo sapiens* se ha encargado de fragmentar y reconvertir para otros usos en las últimas décadas, es una situación relativamente nueva. Hasta el Holoceno temprano, hace unos 10 000 años atrás, el paisaje de estas regiones probablemente estuvo dominado por sabanas con fragmentos de bosque de diferentes formas y tamaños, parcialmente mantenido por una gran diversidad de mamíferos herbívoros nativos, muchos de los cuales superaban los 1 000 kg (Svenning & Faurby 2017). Estos inmensos mamíferos se extinguieron tras el establecimiento, hace unos 15 000 años atrás, de los humanos en estas tierras (Prates & Perez 2021), probablemente en interacción con incendios más moderados. Aunque a menudo se plantea la hipótesis de que los cambios climáticos ayudaron a los humanos a extinguir a estos mamíferos gigantes, sus extinciones están claramente vinculadas a la aparición de una tecnología lítica de caza mayor (Prates & Perez 2021) y muchas de estas especies desaparecen del registro fósil en el Holoceno (10 000 – 8 000 años AP), un período climáticamente estable (Prado et al. 2015; Ubilla et al. 2018; Dantas et al. 2022).

Luego de esta extinción selectiva, la fauna de mamíferos de América del Sur no solo se vio empobrecida, sino también sesgada hacia los pequeños mamíferos, como ocurrió en otras regiones del planeta (Stuart 2015; Smith et al. 2018), reduciéndose drásticamente el espacio ocupado por el nicho trófico del ensamble de mamíferos herbívoros y perdiéndose muchas de las funciones ecológicas que antes desempeñaba la megafauna extinta (Galetti et al. 2018). Aunque se extendió por toda América, esta pérdida fue especialmente grave en la porción de América del Sur que corresponde al noreste de Argentina, Paraguay y el sureste de Brasil, ya que esta región albergaba una cantidad particularmente alta de herbívoros de gran tamaño (Svenning & Faurby 2017). Además de esta reducción de tamaño de la fauna, muchos de los herbívoros medianos sobrevivientes a la extinción general han sido extirpados local o regionalmente en tiempos más recientes (Dirzo et al. 2014; Young et al. 2016). Esto ha reducido aún más el espacio ocupado por el nicho funcional de los mamíferos herbívoros (Lundgren et al. 2020). Las muy pocas, pero bienvenidas iniciativas de restauración ecológica mediante reasilvestramiento o restauración faunística (“rewilding”), como la que se lleva a cabo en la ecorregión del Iberá (Zamboni et al. 2017; Donadio et al. 2022), han comenzado a implementar la reintroducción de mamíferos y aves de tamaño grande y mediano que se extinguieron regionalmente en las últimas décadas. Con estas reintroducciones se intentan restaurar los procesos ecológicos ejercidos por estos animales, incluyendo la expansión del espacio ocupado por el nicho funcional del ensamble de mamíferos herbívoros (Mata 2021).

La reciente extinción de la megafauna y los consecuentes cambios drásticos a nivel de biomas completos, pueden explicar, además de los catastróficos incendios forestales descritos anteriormente, algunos fenómenos ecológicos y evolutivos que son difíciles de explicar por otras causas. Por ejemplo, Janzen & Martin (1982) señalaron hace varias décadas atrás la presencia de anacronismos en plantas neotropicales. La explicación más parsimoniosa de la

existencia de estos anacronismos es que se trata de adaptaciones a los megamamíferos extintos (Galetti et al. 2018). Estos anacronismos incluyen no solo la presencia de frutos cuyos agentes de dispersión son grandes mamíferos que están ausentes en los ensamblajes actuales, sino también la presencia de defensas físicas y químicas contra grandes herbívoros similares a las observadas en los árboles de las sabanas del Viejo Mundo, donde siguen existiendo mamíferos de muy gran tamaño (Dantas & Pausas 2022).

En el sureste del Amazonas, en el Bosque Atlántico y en el Chaco aparecen de forma restringida y fragmentada pequeñas sabanas (Dantas & Pausas 2022) donde persisten, en forma aislada, poblaciones de mamíferos propias de pastizales o bordes, a pesar de que estas ecorregiones se caracterizan supuestamente por bosques continuos. Ejemplos de estas especies incluyen a la rata guira, *Euryzygomatomys spinosus*, y el colicorto pampeano, *Monodelphis dimidiata*, cuya presencia en el Bosque Atlántico es irregular y se asocia principalmente a pastizales, cultivos o ambientes de borde (Astúa 2015; Loss et al. 2015). Otros ejemplos de roedores de distribución irregular asociados a pastizales son el ratón de hocico rosado *Bibimys* sp. (P. Teta, com. pers.) y la rata gigante *Kunsia tomentosus* (Teta et al. 2019). Es probable que estas especies sean relictos de poblaciones y comunidades que fueron abundantes y ampliamente distribuidas en esta región no hace mucho tiempo atrás.

El Bosque Atlántico ha perdido entre el 85% y el 90% de su cobertura boscosa original (Ribeiro et al. 2009). A pesar de esto, no se han documentado las extinciones regionales de plantas y vertebrados esperadas según los modelos de relación especie-área de bosques tropicales insulares (Wilson 1988), que han sido bien documentados en fragmentos de bosque amazónico (Ferraz et al. 2007). Este déficit se ha explicado como una deuda de extinción (Kuussaari et al. 2009). A la luz de la evidencia reciente (por ejemplo, Dantas & Pausas 2022), una explicación alternativa o complementaria es que la fauna y la flora de esta ecorregión están adaptadas a ambientes de bosque naturalmente fragmentados, no solo por las oscilaciones climáticas, sino también por la presencia de megaherbívoros que mantenían a raya la expansión de los bosques sobre las sabanas. Esta transición de un bioma de sabana boscosa a un bioma de selva tropical o subtropical, que ocurrió en parte del Bosque Atlántico después de la extinción de la megafauna, podría explicar por qué no se han documentado grandes extinciones asociadas a esta drástica fragmentación durante el Antropoceno de esta ecorregión caracterizada durante el Pleistoceno por la fragmentación, más que por la continuidad de sus bosques (pero ver Develey & Phalan (2021) para ejemplos de extinciones recientes de aves en el Bosque Atlántico).

Los aspectos ecológicos y biogeográficos destacados en los párrafos anteriores sugieren que los ambientes del Chaco, algunas porciones del Bosque Atlántico y otras regiones de América del Sur pueden estar en un estado de "desequilibrio" ecológico. Sus especies y comunidades no están totalmente adaptadas a algunos de los procesos ecológicos actuales (no sólo la excesiva presión de caza ejercida por los humanos, sino también la presencia de incendios de mucha intensidad, la ausencia de ramoneo y pastoreo por grandes herbívoros, o la ausencia de una regulación de arriba hacia abajo por parte de depredadores tope) que se alejan de las condiciones dominantes a lo largo de los millones de años que precedieron a los últimos milenios. La necesidad de restaurar los ecosistemas naturales goza de consenso entre ecólogos, naturalistas y ambientalistas, pero ¿hay consenso sobre qué restaurar y sobre cuál es la mejor manera de lograrlo?

El reasilvestramiento o restauración faunística (en inglés, *rewilding*) es un enfoque cada vez más utilizado para la restauración ecológica (por ejemplo, Carver et al. 2021), pero aún no en el Neotrópico, donde todavía genera controversia (Root-Bernstein et al. 2017). Especialmente

controvertido es el reasilvestramiento trófico (trophic rewilding), definido como “introducciones de especies para restaurar las interacciones tróficas de arriba hacia abajo y las cascadas tróficas asociadas, con el objetivo de promover ecosistemas biodiversos autorregulados” (Svenning et al. 2016). Quizás el mayor esfuerzo de reasilvestramiento trófico en América del Sur, basado en la reintroducción de varias especies de mamíferos recientemente extintos a nivel regional, se está llevando a cabo en la ecorregión del Iberá en Argentina (Torres et al. 2018; Donadio et al. 2022). Estas reintroducciones no han estado exentas de acalorados debates en la comunidad científica, sobre todo en algunas de las reuniones anuales de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM). A pesar de estas confrontaciones, este proyecto de reasilvestramiento está en marcha con éxito y ha logrado reintroducir múltiples especies de mamíferos, incluyendo el oso hormiguero gigante *Myrmecophaga tridactyla*, el venado de las pampas *Ozotoceros bezoarticus*, el pecarí de collar *Pecari tajacu* y el jaguar *Panthera onca* (Zamboni et al. 2017).

Quizá sea hora de generar, nuevamente, debates dentro de la comunidad de mastozoólogos y ecólogos, sobre la posibilidad de promover proyectos de reasilvestramiento más holísticos, que pueden incluir la introducción de especies exóticas como una herramienta para restaurar la funcionalidad perdida en las comunidades (Svenning et al. 2016; Lundgren et al. 2020). Hasta ahora, la comunidad científica latinoamericana mayormente se ha opuesto a la presencia de mamíferos que percibe como exóticos en ambientes naturales, sin siquiera considerar cuáles son sus efectos. Ha dominado una concepción xenófoba y nacionalista, que ha producido una demonización de lo exótico. Una visión no dicotómica de las especies exóticas (ver Lemoine & Svenning 2022) puede ayudar a evitar esta demonización de todas las especies exóticas y a tomar mejores decisiones para la restauración ecológica (por ejemplo, si se justifica tratar de erradicar o introducir una especie). La mayoría de los estudios publicados sobre los efectos de los mamíferos exóticos o domésticos en las comunidades nativas, incluidos algunos del primer autor de esta nota (Di Bitetti et al. 2020), asumieron que sus efectos eran en su mayoría negativos. Si bien parece ser el caso de algunos mamíferos exóticos (por ejemplo, los castores en Tierra del Fuego; Silva & Saavedra 2008) o domésticos (por ejemplo, los efectos negativos de la ganadería sobre varios herbívoros, Ripple et al. 2015), no es una verdad universal. Los mamíferos exóticos domésticos y silvestres a veces pueden tener efectos positivos en las comunidades y los ecosistemas (Lundgren et al. 2020). Hasta ahora se ha actuado bajo el precepto de que las especies exóticas siempre tienen efectos no deseados, sin analizar los pros y los contras de su introducción o erradicación. Por ejemplo, cuando The Conservation Land Trust adquirió la reserva privada Rincón del Socorro, ahora Parque Nacional Iberá, comenzó una intensa actividad para erradicar o controlar especies de mamíferos exóticos, incluido el cerdo cimarrón *Sus scrofa* y el ciervo axis *Axis axis*. Para el año 2010 se erradicaron los últimos búfalos de agua *Bubalus arnee bubalis* que habitaban esta zona (Rodríguez-Planes et al. 2019), eliminando así la única especie capaz de consumir la biomasa muerta de pastos altos que se acumulaba en los malezales inundados de Rincón del Socorro. Esta biomasa vegetal ahora es controlada con fuegos programados o consumida por fuegos no intencionales con consecuencias no deseadas.

Tal vez sea hora para un debate amplio sobre las especies de mamíferos exóticos, incluido su uso potencial en programas de reasilvestramiento trófico. Es muy probable que este uso de especies exóticas ocurra en un futuro cercano en asociación con el cambio de paradigma que se está produciendo en los campos de la ecología aplicada y las ciencias de la conservación (Carver et al. 2021). Los efectos de algunas especies exóticas o domésticas pueden ser más positivos que negativos en ciertos entornos, ayudando a restaurar funciones ecológicas perdidas

y servicios ecológicos, y promoviendo la conservación de la biodiversidad (Baggio et al. 2021). Se debería evaluar el efecto de las especies exóticas ya establecidas, sopesando los pros y los contras, antes de intentar su erradicación, ya que a veces pueden reemplazar las funciones de especies recientemente extintas (Lundgren et al. 2020) o proporcionar funciones que promueven la biodiversidad (Lemoine & Svenning 2022). Su introducción a veces se puede utilizar como herramienta en programas de restauración ecológica (Lundgren et al. 2020). Pueden contribuir no solo a restaurar funciones ecológicas perdidas (por ejemplo, Galetti et al. 2018), o a mitigar el impacto de los incendios forestales, sino también a mitigar los efectos del cambio climático (Bakker & Svenning 2018). Incluso pueden usarse para restaurar parcialmente la diversidad filogenética perdida, con la reintroducción de géneros o familias recientemente extintos (ver discusión sobre équidos a continuación). Por lo tanto, es probable que en los próximos años las especies exóticas dejen de ser siempre satanizadas, y algunas sean vistas como potenciales herramientas para la restauración ecológica. Las particularidades de cada comunidad ecológica y los objetivos del proyecto de reasilvestramiento determinarán la conveniencia de introducir especies ya asilvestradas o exóticas.

Los pros y los contras de cada especie exótica deben evaluarse cuidadosamente, pero con una mente más abierta y menos prejuiciosa. Por ejemplo, la reducción de la vegetación por parte de los grandes herbívoros no es necesariamente negativa como suele suponerse, sino que puede contribuir a la heterogeneidad ambiental. Los casos de sobrepastoreo a gran escala pueden estar relacionados con desequilibrios ecológicos, como la degradación trófica (trophic downgrading), es decir, la pérdida de depredadores tope y el control de arriba hacia abajo. Es importante hacer evaluaciones cuidadosas de cualquier introducción para que, por ejemplo, una especie exótica no termine simplemente reemplazando funcionalmente, o incluso excluyendo competitivamente, a una nativa. Dado que las áreas de distribución de algunas especies exóticas se expanden rápidamente y son casi imposibles de contener (por ejemplo, las del cerdo cimarrón y del ciervo axis), también será importante evaluar los efectos potenciales de las introducciones de especies exóticas a gran escala (por ejemplo, continental), ya que sus efectos benéficos locales o regionales pueden tornarse negativos al llegar a otras comunidades. Las nuevas introducciones deben evaluarse cuidadosamente a través de experimentos controlados y las especies elegidas deben seleccionarse en función de consideraciones funcionales y filogenético-históricas (Lundgren et al. 2020; Svenning et al. 2016). Por ejemplo, los équidos (*Equus neogeus* s.l., (Fig. 1); *Hippidion* spp., (Fig. 2) representan un grupo funcional y filogenético con una profunda historia en el Neotrópico, extinguiéndose en la región a principios del Holoceno. Por ello, podría haber más tolerancia de las poblaciones asilvestradas ya establecidas o incluso su introducción en contextos de reasilvestramiento trófico. Sin embargo, los caballos salvajes *Equus ferus caballus* y los burros salvajes *Equus africanus asinus* que existen en varias áreas de América del Sur han sido vistos, por los ecólogos y los agentes de conservación, mayormente como animales exóticos problemáticos, y se han propuesto o implementado programas para su erradicación (Administración de Parques Nacionales 2014; Scorolli 2016; Borghi et al. 2019; Scorolli et al. 2019). Existen muy pocas excepciones en las que ecólogos han propuesto que la presencia de équidos en áreas protegidas puede representar casos no planificados, pero exitosos, de restauración ecológica (por ejemplo, Grau 2018). Los problemas ecológicos que han sido reportados asociados a la presencia de estos mamíferos (Borghi et al. 2019; Scorolli et al. 2019), podrían representar casos de sesgo de confirmación (es decir, que solo se observan e informan sus efectos negativos) o de degradación trófica (es decir, la ausencia de depredadores tope).

El reasivestramiento trófico debe considerar no solo la posibilidad de restaurar la regulación de arriba hacia debajo de los ecosistemas a través de la reintroducción de depredadores tope (por ejemplo, jaguares), sino la posibilidad de expandir el nicho trófico y restaurar las funciones ecológicas de los herbívoros, no solo reintroduciendo los localmente extintos, sino también mediante la introducción de sustitutos tróficos de la megafauna extinta que pobló América del Sur desde el Cenozoico hasta el final del Pleistoceno y principios del Holoceno. Esto requiere expandir nuestro marco temporal y restablecer nuestra línea de base de referencia para la conservación de la biodiversidad (Lundgren et al. 2018; Monsarrat & Svenning (2021) para una discusión sobre las líneas de base para la restauración faunística). Idealmente, el reasivestramiento trófico debe realizarse dentro de un marco experimental y de monitoreo que evalúe científicamente los pros y los contras de las introducciones, evaluando no solo los beneficios del ecosistema o la biodiversidad, sino también los económicos, culturales y sociales (Svenning et al. 2016; Bakker & Svenning 2018).

Mario S. Di Bitetti

Associate Editor, Mastozoología Neotropical,
Instituto de Biología Subtropical (IBS), CONICET - Universidad Nacional de Misiones (UNaM),
Bertoni 85, 3370 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.
Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), Puerto Iguazú,
Misiones, Argentina.
Facultad de Ciencias Forestales, UNaM, Eldorado, Misiones, Argentina.
[Correspondence: Di Bitetti M. S. <dibitetti@yahoo.com.ar>]

Julia Mata & Jens-Christian Svenning

Center for Biodiversity Dynamics in a Changing World (BIOCHANGE),
Department of Biology, Aarhus University, Ny Munkegade 114, DK-8000 Aarhus C, Denmark.

ACKNOWLEDGEMENTS / AGRADECIMIENTOS

We are very grateful to Yamil Di Blanco for creating Figure 1, to Ivan Perez and Luciano Prates for providing the original files to produce this figure, and to Amaranta Rode for her assistance in formatting this figure. We also thank Pablo Teta for fruitful discussions and ideas on some mammal distributions.

Estamos muy agradecidos a Yamil Di Blanco por haber hecho la Figura 1, a Ivan Perez y Luciano Prates por habernos facilitado los archivos originales para reproducir esta figura, y a Amaranta Rode por su asistencia para formatearla. Agradecemos también a Pablo Teta por las ricas discusiones e ideas sobre los patrones de distribución de algunos mamíferos.

LITERATURE CITED / LITERATURA CITADA

- ARMENTERAS, D. ET AL. 2021. Fire-induced loss of the world's most biodiverse forests in Latin America. *Science Advances* 7:eabd3357. <https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.abd3357>
- ASTÚA, D. 2015. Order Didelphimorphia. In: D. E. Wilson, & R. A. Mittermeier (eds.), *Handbook of the Mammals of the World Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Editions, Barcelona, Spain.

- BAGGIO, R., G. E. OVERBECK, G. DURIGAN, & V. D. PILLAR. 2021. To graze or not to graze: A core question for conservation and sustainable use of grassy ecosystems in Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19:256–266. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.06.002>
- BAKKER, E. S., & J.-C. SVENNING. 2018. Trophic rewilding: impact on ecosystems under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 373:20170432. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0432>
- BORGHI, C. E., ET AL. 2019. *Equus africanus asinus*. In: SAyDS–SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Digital version: <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-exotica/equus-africanus-asinus> (Accessed on January 30, 2022). <https://doi.org/10.31687/saremlr.19.614>
- CARVER, S., ET AL. 2021. Guiding principles for rewilding. *Conservation Biology* 35:1882–1893. <https://conbio.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/cobi.13730>
- DANTAS, M. A. T., A. LIPARINI, L. ASEVEDO, L. DE MELO FRANÇA, & A. CHERKINSKY. 2022. Annual isotopic diet ($d^{13}C$, $d^{18}O$) of *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) from Brazilian Intertropical Region. *Quaternary International* 610:38–43. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.06.015>
- DANTAS, V. L., & J. G. PAUSAS. 2022. The legacy of the extinct Neotropical megafauna on plants and biomes. *Nature Communications* <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27749-9>.
- DEVELEY, P. F., & B. T. PHALAN. 2021. Bird extinctions in Brazil's Atlantic Forest and how they can be prevented. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624587>
- DI BITETTI, M. S., M. E. IEZZI, P. CRUZ, D. VARELA, & C. DE ANGELO. 2020. Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland. *Journal for Nature Conservation* 58:125900. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125900>.
- DONADIO, E., S. DI MARTINO, & S. HEINONEN. 2022. Rewilding Argentina: lessons for the 2030 biodiversity targets. *Nature* 603:225–227. <https://doi.org/10.1038/d41586-022-00631-4>
- DOUGHTY, C. E., S. FAURBY, & J.-C. SVENNING. 2016. The impact of the megafauna extinctions on savanna woody cover in South America. *Ecography* 39:213–222. <https://doi.org/10.1111/ecog.01593>
- DIRZO, R., H. S. YOUNG, M. GALETTI, G. CEBALLOS, N. J. B. ISAAC, & B. COLLEN. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1251817>
- FERRAZ, G., J. D. NICHOLS, J. E. HINES, P. C. STOUFFER, R. O. BIERREGAARD JR., & T. E. LOVEJOY. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315:238–241. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1133097>
- GALETTI, M., ET AL. 2018. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biological Reviews* 93:845–862. <https://doi.org/10.1111/brv.12374>.
- GRAU, H. R. 2018. El burro en la Puna: ¿invasor o restaurador? In: Grau, H. R., M. J. Babot, A. E. Izquierdo, & A. Grau (eds.) *La Puna Argentina: Naturaleza y cultura*. Serie Conservación de la Naturaleza N° 24. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. <https://doi.org/10.1659/mrd.mm233>
- JANZEN, D. H., & P. S. MARTIN. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. *Science* 215:19–27. <https://doi.org/10.1126/science.215.4528.19>

- KARP, A. T., J. T. FAITH, J. R. MARLON, & A. C. STAVER. 2021. Global response of fire activity to late Quaternary grazer extinctions. *Science* 374:1145–1148. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.abj1580>
- KUUSSAARI, M., ET AL. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24:564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>.
- LEMOINE, R. T., & J.-C. SVENNING. 2022. Nativeness is not binary - a graduated terminology for native and non-native species in the Anthropocene. *Restoration Ecology* <https://doi.org/10.1111/rec.13636>
- LUNDGREN, E. J., ET AL. 2020. Introduced herbivores restore Late Pleistocene ecological functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 117:7871–7878. <https://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1915769117>
- LOSS, A. C., M. A. C. PACHECO, Y. L. R. LEITE, V. CALDARA-JUNIOR, & L. G. LESSA. 2015. Range extension and first record of *Euryzgomatomys spinosus* (Rodentia, Echimyidae) in the Brazilian Cerrado. *Check List* 11:1742. <http://dx.doi.org/10.15560/11.5.1742>
- MATA, J. C. 2021. Ecological effects of megafauna and rewilding in a neotropical savanna ecosystem. PhD thesis. Aarhus University. Department of Biology. Denmark.
- MARI, N. A., M. AHUMADA, & D. PONS. 2021. Incendios en la Provincia de Córdoba: Año 2020. Informe inédito. INTA, Argentina. Digital version: https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta_incendios_en_la_provincia_de_cordoba_2020.pdf<https://doi.org/10.33414/ajea.5.718.2020>
- MONSARRAT, S., & J.-C. SVENNING. 2021. Using recent baselines as benchmarks for megafauna restoration places an unfair burden on the Global South. *Ecography* 44:1–12. <https://doi.org/10.1111/ecog.05795>
- MORAES TOMAS, W., ET AL. 2021. Distance sampling surveys reveal 17 million vertebrates directly killed by the 2020's wildfires in the Pantanal, Brazil. *Scientific Reports* 11:23547. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02844-5>
- PRADO, J. L., C. MARTINEZ-MAZA, & M. T. ALBERDI. 2015. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425:41–49. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.02.026>
- PRATES, L., & S. I. PEREZ. 2021. Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. *Nature Communications* 12:2175 <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22506-4>
- RIBEIRO, M. C., J. P., METZGER, A., CAMARGO MARTENSEN, F. J., PONZONI, & M. MAKIKO HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- RIPPLE, W. J., ET AL. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances* 1:e1400103. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400103>
- RODRÍGUEZ-PLANES, L. I., S. CIRIGNOLI, D. VARELA, M. MONTEVERDE, & M. S. KIN. 2019. *Bubalus arnee bubalis*. In: SAYDS–SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción*. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Digital version: <http://cma.sarem.org.ar>. (Accessed on January 30, 2022). <https://doi.org/10.31687/saremlr.19.610>

- ROOT-BERNSTEIN, M., M. GALETTI, & R. J. LADLE. 2017. Rewilding South America: Ten key questions. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:271–281. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.09.007>
- SAUCEDO, G, R. PERUCA, & D. KURTZ. 2022. Informe Técnico: Evolución de las áreas quemadas en Corrientes según coberturas vegetales. Unpublished report. INTA, Corrientes, Argentina.
- SCOROLLI, A. L. 2016. Manejo de caballos cimarrones: la situación en la Argentina. *Mastozoología Neotropical* 23:325–333.
- SCOROLLI, A., C. E. BORGHI, G. APRILE, & J. M. LARTIGAU. 2019. *Equus ferus caballus*. In: SAyDS–SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Digital version: <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-exotica/equus-ferus-caballus> (Accessed on January 30, 2022). <https://doi.org/10.31687/saremlr.19.613>
- SILVA, C. A., & B. SAAVEDRA. 2008. Knowing for controlling: ecological effects of invasive vertebrates in Tierra del Fuego. *Revista Chilena de Historia Natural* 81:123–136. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2008000100010>
- SMITH, F. A., R. E. ELLIOTT SMITH, S. K. LYONS, & J. L. PAYNE. 2018. Body size downgrading of mammals over the late Quaternary. *Science* 360:310–313. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aao5987>
- STUART, A. J. 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geological Journal* 50:338–363. <https://doi.org/10.1002/gj.2633>
- SVENNING, J.-C., & S. FAURBY. 2017. Prehistoric and historic baselines for trophic rewilding in the Neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:282–291. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.09.006>
- SVENNING, J.-C., ET AL. 2016. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 113:898–906. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>
- TETA, P., D. LOPONTE, & M. CARBONERA. 2019. Un nuevo registro fósil para la rata gigante *Kunsia tomentosus* (Rodentia, Cricetidae) reabre la discusión sobre su localidad típica y estado de conservación. *Mastozoología Neotropical* 26:191–197. <https://doi.org/10.31687/saremMN.19.26.1.0.04>
- TORRES, A., ET AL. 2018. Measuring rewilding progress. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373:20170433. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2017.0433>
- UBILLA, M., A. RINDERKNECHT, A. CORONA, & D. PEREA. 2018. Mammals in last 30 to 7 ka interval (late Pleistocene–Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): last occurrences, climate, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 25:291–300. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9380-2>
- WILSON, E. O. 1988. The current state of biological diversity. In: Wilson, E. O., & F. M. Peters (eds.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C., pp 318.
- YOUNG, H. S., D. J. MCCAULEY, M. GALETTI, & R. DIRZO. 2016. Patterns, causes and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:333–58. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>

ZAMBONI, T., S. DI MARTINO, & I. JIMÉNEZ-PÉREZ. 2017. *A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina)*. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:248–256. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.10.001>