



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

*Axis axis* em foco: efeitos da introdução e modelagem da  
invasão

Matheus Fragoso Etges

Porto Alegre, junho de 2016

*Axis axis* em foco: efeitos da introdução e modelagem da  
invasão

**Matheus Fragoso Etges**

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia, do Instituto de Biociências da  
Universidade Federal do Rio Grande do  
Sul, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em  
Ecologia.

**Orientador:** Prof. Dr. Demétrio Luis Guadagnin

**Comissão Examinadora**

Prof. Dr. Sérgio Martin Zalba

Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Profa. Dra. Maria João Ramos Pereira

Porto Alegre, junho de 2016



**Calvin e Haroldo**

## **Agradecimentos**

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e ao Instituto de Biociências pela formação e suporte financeiro e logístico durante as saídas de campo e a CAPES pela bolsa concedida durante estes dois anos.

À Federação Gaúcha de Caça e Tiro do Rio Grande do Sul, pelo financiamento e suporte ao projeto.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Demétrio Guadagnin, pelos momentos de orientação, trocas de informação, alimentos exóticos e momentos de risada.

À equipe do Laboratório de Conservação e Manejo da Vida Silvestre, pela companhia nas horas de trabalho, apoio, sugestões, fofocas, piadas e risadas.

À minha família por todo apoio e atenção em todos os momentos de minha vida.

À minha namorada Maitê Dupont, por aturar minhas piadas e brincadeiras com paciência e amor desde o início do nosso relacionamento e, também, por toda a ajuda na faculdade e no mestrado.

Aos meus colegas da graduação, pela amizade, pelas boas risadas e pelos momentos de descontração, que tornaram a pós-graduação mais divertida.

## Resumo

Vertebrados exóticos são introduzidos intencionalmente como recurso, como uma alternativa para fins econômicos ou de lazer. Aqueles que se tornam capazes de expandir espontaneamente as novas populações em áreas naturais são conhecidas como invasores e frequentemente estão implicados em efeitos indesejados em populações, comunidades e ecossistemas autóctones. Uma destas espécies é o cervo axis *Axis axis*, introduzido mundialmente para a caça. Apesar da sua ampla distribuição e utilização, pouco se sabe sobre seus efeitos nas áreas invadidas e em quais regiões esta espécie pode se tornar invasora. Isto dificulta as tomadas de decisão, pois avaliar os efeitos da introdução e prever as áreas em risco de invasão são tarefas fundamentais para estratégias de prevenção, priorização e ações de controle. Assim, esse trabalho teve como objetivos revisar os efeitos do cervo axis em áreas invadidas, utilizando um protocolo de revisão sistemática, e modelar a possível distribuição mundial e regional desta espécie, utilizando variáveis bioclimáticas. Realizamos buscas por estudos sobre efeitos em áreas alóctones em três bancos de dados, utilizando três conjuntos de palavras chaves. Classificamos os estudos que atenderam aos critérios do protocolo segundo o nível de inferência sobre os efeitos em Efeito Demonstrado e Efeito Sugerido. Extraímos os tipos de efeitos relatados e a região de ocorrência. Para a modelagem de distribuição, utilizamos o algoritmo Maxent e variáveis preditoras bioclimáticas. Os pontos de ocorrência utilizados incluem sua distribuição original e três regiões onde a espécie é invasora e das quais foi possível obter ou estimar coordenadas. A revisão sistemática resultou em apenas quatro trabalhos classificados em Efeito Demonstrado, os quais apontam a competição com espécies nativas, alteração da composição florística e faunística e facilitação da entrada de outras espécies invasoras. Os efeitos sugeridos incluem seis trabalhos mostrando a ocorrência de parasitas, um caso de hibridização com outra espécie de cervídeo em cativeiro e um estudo mostrando a degradação das áreas de florestas causada pelo cervo axis em conjunto com outras espécies invasoras. O modelo de distribuição demonstra que amplas extensões da América do Sul, África Central e Sudeste Asiático são suscetíveis à invasão, portanto, nestas áreas deve-se evitar a introdução e controlar a expansão. O sul do Brasil, Uruguai, norte da Argentina e Paraguai são possíveis áreas de ocorrência segundo os modelos bioclimáticos.

**Palavras-chave:** *Axis axis*. Chital. Invasões biológicas. Modelagem de Nicho. Revisão Sistemática. Biodiversidade.

## Abstract

Alien vertebrates are intentionally introduced for leisure and economic purposes. Those who become able to expand their populations in the new areas are known as invasive and are often involved in undesirable effects in indigenous populations, communities and ecosystems. The axis deer was introduced worldwide for hunting. Despite its wide distribution and use, little is known about its effects on the invaded areas and regions in which this species can become invasive. This complicates the decision-making because assessing the effects of the introduction and predict areas at risk of invasion are key tasks for prevention strategies, prioritization and control actions. Like this. So, this study aimed to summarize the effects of the axis deer in invaded areas using a systematic review protocol and to model the potential distribution of this species globally and in South America using bioclimatic variables. To summarize the effects we conducted searches for studies on non-native areas in three databases, using three sets of key-words and classified the studies that met the criteria of the protocol according to the level of inference about the effects they investigated. We extracted the types mentioned effects and occurrence region. To model the potential distribution based on bioclimatic variables we used the program Maxent. We used occurrences from the original distribution and three regions where the species is invasive about which geographical coordinates could be obtained or estimated. Four studies demonstrated effects of the axis deer due to competition with native species, changes in the floristic and faunistic composition and facilitation of other invasion processes. Six studies speculated the occurrence of disease transmission, hybridization with other species and diffuse degradation of forest areas in combination with other invasive species. The distribution model demonstrated that large extensions of South America, Central Africa and Southeast Asia are susceptible to invasion. In the southern cone of South America Brazil, Uruguay, northern Argentina and Paraguay include extensive areas prone to invasion based on the bioclimatic models.

**Keywords:** *Axis axis*. Chital. Biological Invasions. Niche Modeling. Systematic review. Biodiversity.

## Sumário

<b>Agradecimentos</b> .....	iii
<b>Resumo</b> .....	iv
<b>Abstract</b> .....	v
<b>Lista de Figuras</b> .....	2
<b>Lista de Tabelas</b> .....	3
<b>Marco Teórico</b> .....	4
Invasões biológicas.....	4
Vertebrados Invasores .....	11
Espécie Alvo.....	13
Modelagem de Distribuição de Espécies.....	15
Objetivo .....	16
<b>Revisão sistemática dos efeitos ecológicos do cervo axis (<i>Axis axis</i> Erxleben, 1777) em áreas invadidas</b> .....	18
Resumo .....	19
Abstract .....	20
Introdução.....	20
Metodologia.....	21
Resultados .....	23
Discussão.....	24
Referências .....	26
<b>The Use of Specie Distribution Model for Evaluating Niche Shift and Spread Risk for an Introduced Deer (<i>Axis axis</i> Erxleben, 1777)</b> .....	33
Resumo .....	34
Abstract .....	34
Introduction .....	35
Methods .....	36
Results .....	39
Discussion .....	40
References .....	42
<b>Considerações finais</b> .....	52
<b>Referências bibliográficas</b> .....	54

# Lista de Figuras

## Capítulo 1

Figura 1. Fluxograma da revisão sistemática nos bancos de dados. a – Conjunto de palavras referentes a espécie, b – conjunto de palavras referente a espécies invasoras, c – conjunto de palavras referentes aos efeitos. Linhas simples representa a busca no banco de dados, linhas tracejadas indicam intersecção dos resultados, linhas pontilhadas indicam união e retirada de duplicatas e linhas duplas indicam a etapa de filtrarem pelos requisitos e separação em ED e ES

## Capítulo 2

Figure 1. Worldwide projections of *Axis axis* climatic niche. A – NM, B – IM, C – CM

Figure 2. Position of the climatic niche of *Axis axis* calculated with PCA – env method. The grey shading indicates the density of occurrences. The solid and dashed line represent, respectively, 100% and 50% of the available environment of the selected background, following Broennimann et al. (2012)

# Lista de Tabelas

## Capítulo 1

Tabela 1. Características dos estudos selecionados relacionado a região biogeográfica, bioma, local de origem, efeitos e detalhamento dos efeitos	30
---	----

## Capítulo 2

Table 1. Bioclimatic variables extracted from WorldClim. The variables that were used in the models are with asterisks	49
--	----

Table 2. Percentage contribution of predictor variables generated by the MaxEnt algorithm for the worldwide models. Variables that contributed more are highlighted in grey and variable that decreases the gain the most when it is omitted are in bold.	49
---	----

Table 3. Result for the similarity measures (Schoener's D and I statistic) from ENMTools for comparing the different prediction models	49
--	----

## Marco Teórico

### *Invasões biológicas*

Na definição *stricto senso*, invasões biológicas não são um fenômeno novo nem exclusivamente influenciado por humanos (Lockwood *et al.* 2013). Contudo, a frequência, a escala geográfica e o número de espécies envolvidas cresceram muito devido a relação direta com as migrações humanas e expansão do comércio e, conseqüentemente, com o transporte de produtos (Di Castri 1989). O número de espécies que aumentaram sua distribuição decorrente da ação humana cresceu exponencialmente nos últimos 500 anos sendo o maior aumento registrado nos últimos 200 anos (Di Castri 1989). A definição para espécies invasoras é muito debatida no meio acadêmico. Segundo Williamson (1996), espécies invasoras são aquelas que se movimentam para além de seu limite original de distribuição, geralmente como consequência de ação humana voluntária ou acidental. Para Cronk e Fuller (1995), seriam aquelas que se propagam naturalmente (sem assistência humana direta) em habitats naturais ou semi-naturais e que produzem uma alteração significativa na composição, estrutura ou processos dos ecossistemas. Colautti e MacIsaac (2004) compilaram uma lista de 32 possíveis denominações para espécies invasoras utilizadas na literatura e mostram que diferentes termos são utilizados dependendo do estágio em que se encontra o processo de invasão. A União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) define espécies exóticas invasoras como:

“Animais, plantas ou outros organismos introduzidos por humanos em lugares fora de sua área de distribuição natural, onde eles se estabelecem e se dispersam gerando um impacto negativo sobre o ecossistema e espécies locais.”

Modificado de <http://www.issg.org>

Visto as diferentes definições e nomenclaturas, neste trabalho iremos utilizar a mesma definição da IUCN, também corroborada pelo estudo de Mack *et al.* (2000). Isso devido a maior abrangência desta definição, englobando todos os organismos que foram introduzidos devido a ação humana intencional ou não.

Segundo Williamson (1996), de todas as espécies introduzidas apenas 10% se tornam invasoras devido a uma série de filtros ecológicos que as populações precisam superar. Kolar e Lodge (2001) complementam essa visão, apresentando etapas específicas que os indivíduos introduzidos devem passar até se tornar um invasor. Estas etapas ou estágios de invasão seriam: transporte, estabelecimento, dispersão e impacto.

O estágio de transporte inclui dois fatores: o vetor e a via. O vetor seria a maneira pela qual a espécie é carregada, enquanto a via seria o percurso entre a área fonte e o local de soltura (Mack 2003). Os vetores de transporte podem ser agrupados em dois, os intencionais e os não intencionais. Os vetores intencionais, segundo Lockwood *et al.* (2013), incluem esporte e alimentação; melhorias ambientais; controle biológico; conservação e atividades científicas.

Alimentação inclui espécies utilizadas na agricultura, na criação de animais e outros produtos não alimentícios. Como exemplo temos as criações de porcos, cabras, abelha africana, *Pinus*, entre outros. Muitos destes foram trazidos pelos colonizadores europeus para as Américas com o intuito de sobreviver no novo ambiente, sem pensar no que estas espécies poderiam causar fora dos assentamentos (Mack 2003). Além dessas espécies, Lockwood *et al.* (2013) ainda inclui organismos utilizados como forrageio para animais de produção, como o capim-annoni (*Eragrostis plana*) que foi introduzido no Rio Grande do Sul para suplementar a alimentação do gado (Sars 1978). Já, para a prática de esporte estão os animais utilizados nas atividades de caça e pesca

como os cervídeos introduzidos em fazendas de caça e peixes introduzidos em rios e lagoas (Long 2003).

O vetor Melhorias Ambientais inclui as espécies introduzidas com o propósito de deixar o ambiente agradável esteticamente ou culturalmente (Lockwood *et al.* 2013). Neste grupo estão as espécies utilizadas como mascotes e plantas ornamentais. Segundo Kraus (2003) o comércio de animais de estimação é o maior vetor de importação e soltura de espécies de vertebrados não nativos no mundo. No Brasil um exemplo é o caso do tigre-d'água (*Trachemys scripta*) que foi importado dos Estados Unidos para a comercialização como animal doméstico e hoje é encontrado na forma feral em lagos e lagoas (Bujes 2008; Ferronato *et al.* 2009).

No Controle Biológico estão todas as espécies utilizadas no controle de pragas (Lockwood *et al.* 2013). A ideia seria introduzir um inimigo natural (predador, parasita, competidor) que reduzisse a população da espécie alvo para um nível que não causasse mais efeitos negativos significantes (Hoddle 2004). Um exemplo seria a introdução da espécie *Cactoblastis cactorum* na Austrália e posteriormente na África e em ilhas do Caribe para o controle das populações de cactos (*Opuntia cacti*). Esta espécie rapidamente diminuiu as populações alvo, contudo ao se espalhar até o sul dos EUA, México, Cuba e outras regiões tornando-se uma ameaça para as espécies nativas de Cactos (Stiling 2002).

Em algumas circunstâncias os organismos são transportados com o propósito de conservação ou para proteger o futuro da espécie. Neste grupo inclui muitas plantas de jardins botânicos e muitos animais de zoológicos (Lockwood *et al.* 2013). Apesar de ser improvável que o transporte por motivos científicos e de conservação resulte em invasão (Cowie e Robinson 2003) mostram um caso em que uma espécie de gastrópode do gênero *Cerion* que foi introduzida na Florida para fins de

estudo morfológico e se estabeleceu com sucesso, atualmente apresentando uma população invasora.

O outro grande fator de introdução é o transporte não intencional. Neste grupo estão, entre outras, as espécies transportadas no lastro dos navios. Mack (2003) traz que os antigos navios mercantes utilizavam lastros sólido de entulho, cascalho, pedras e de solo retirados dos portos onde eles atracavam, assim muitos organismos acabavam por ser transportados entre os portos. (Carlton 1999) estima que mais de 10 mil espécies são transportadas diariamente na água de lastro. O mexilhão-dourado (*Limnoperna fortunei*) é um exemplo de espécie que foi introduzida não intencionalmente. Entre 1989 e 1991, o mexilhão-dourado chegou na América do Sul, onde se espalhou por toda a Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia e Brasil, causando efeitos econômicos e ecológicos (Pastorino *et al.* 1993; Boltovskoy *et al.* 2006; Boltovskoy *et al.* 2009).

Após superada a barreira do deslocamento, os indivíduos que chegaram ao novo local devem superar outros filtros a fim de se estabelecer e posteriormente se dispersar. Para se estabelecer é necessário sobreviver aos filtros bióticos e abióticos, mantendo o tamanho populacional. Esses filtros também podem ser divididos em diretos e indiretos (Lockwood *et al.* 2013). Elton (2013) e Levine *et al.* (2004) trazem que a competição pelos recursos seria a principal defesa contra espécies exóticas devido a sobreposição de nicho com espécies locais já adaptadas ao ambiente. Referente a plantas, Levine *et al.* (2004) ressaltam que após a competição os fatores que mais interferem seriam a herbivoria e a comunidade de fungos presentes no solo. Os filtros indiretos são aqueles onde as relações entre as espécies nativas proporcionam uma vantagem perante as invasoras. Um exemplo é a relação entre micorrizas e as plantas nativas onde, em certos casos, plantas invasoras não são compatíveis assim ficando em

desvantagem na competição por recursos (Richardson *et al.* 2000). Depois de estabelecidas, as populações precisam aumentar em número, se dispersar, expandir a área de ocupação e gerar efeitos ecológicos e/ou econômicos indesejados para serem consideradas invasoras.

As espécies invasoras são a segunda maior ameaça à biodiversidade, depois da perda/fragmentação do habitat, e o principal motivo de extinção de animais (Clavero e Garciaberthou 2005). Os efeitos podem ser diretos ou indiretos e podem afetar diferentes escalas ecológicas (Groom *et al.* 2006). Efeitos diretos são aqueles que resultam em uma interação imediata com outras espécies, como predação, competição e parasitismo. Os efeitos indiretos são aqueles oriundos dos diretos, como por exemplo modificação do habitat e efeitos de cascata trófica (Wotton e Hewitt 2004).

Ao nível de indivíduo os efeitos podem alterar o *fitness* através de mudanças de comportamento e/ou morfologia das espécies nativas, em resposta a predadores ou competidores introduzidos (Parker *et al.* 1999). Um estudo com a borboleta monarca (*Danaus plexippus*) mostrou alteração de comportamento na presença de uma planta invasora, onde as borboletas acabam por ovopositar na espécie invasora levando ao falecimento das larvas (Mattila e Otis 2003). Outro estudo mostrou que o roedor *Peromyscus polionotus* apresenta um forte evitamento de áreas ocupadas pela formiga de fogo (*Solenopsis invicta*), uma espécie nativa da Argentina introduzida nos Estados Unidos (Orrock e Danielson 2004). Os efeitos sobre os indivíduos quando analisados na perspectiva de populações podem levar ao declínio da taxa de reprodução e sobrevivência o que afeta o crescimento populacional. Se o efeito negativo na taxa de crescimento se mantiver, ao passar dos anos a população nativa pode se extinguir, principalmente se ela não for abundante ou já estiver em risco de extinção (Lockwood *et al.* 2013).

Os efeitos na população podem ser divididos em: predação, competição e efeitos físicos (Lockwood *et al.* 2013). O caso da tuatara (*Sphenodon punctatus*) na Nova Zelândia é um exemplo do efeito da predação. Este lagarto é encontrado em 25 ilhas na Nova Zelândia sendo que em oito ele divide o ambiente com o rato do pacífico (*Rattus exulans*) (Atkinson e Moller 1990). Nestas ilhas a população da tuatara apresenta metade do tamanho em comparação aquelas sem o roedor, isso devido a predação dos ovos. Além disso, nas ilhas sem o roedor 24% dos indivíduos amostrados eram de jovens enquanto nas ilhas com o roedor apenas 7% (Cree *et al.* 1995). No caso de competição, temos o estudo de Kelsey e Locken (1987) com a *Centaurea maculosa*, espécie de Asteraceae introduzida nos Estados Unidos e Canada, que produz compostos alelopáticos que retardam o crescimento das espécies nativas. Em relação aos efeitos de atributos físicos temos duas espécies de mexilhão: o mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei*) na América do Sul e o mexilhão-zebra (*Dreissena polymorpha*) nos Estados Unidos (Darrigran e Drago 2000; Ricciardi 2003). Estas duas espécies são responsáveis pelo declínio da densidade das populações nativas da família Unionidae ao se fixarem e crescerem por cima dos indivíduos nativos (Hebert *et al.* 1991; Montalto e De Drago 2003).

As alterações nas populações podem levar a uma mudança na composição da comunidade (Lockwood *et al.* 2013). Os resultados dessas mudanças podem ir desde alterações na composição até extinções em massa. Mamíferos herbívoros invasores como a cabra (*Capra hircus*), o javali (*Sus scrofa*), o cavalo (*Equus caballus*) alteram a comunidade por causar efeitos na base da cadeia trófica e conseqüentemente o efeito se propaga na comunidade (Courchamp *et al.* 2003). Um estudo realizado na Ilha de Santa Cruz na Califórnia mostra que ovelhas introduzidas tem preferência por espécies nativas e endêmicas o que levou a uma simplificação da comunidade. Esse efeito levou a

diminuição e, em alguns casos, o desaparecimento de espécies de aves que nidificam no solo (Van Vuren e Coblenz 1987). Na Nova Zelândia a introdução da truta marrom (*Salmo trutta*) além de alterar o uso do habitat e abundância dos peixes ela indiretamente regula a composição e abundância das algas nos rios por modificar, através da predação direta, a abundância e o comportamento dos invertebrados raspadores (Flecker e Townsend 1994; McIntosh e Townsend 1995).

Invasões levando a extinções em massa normalmente ocorrem quando um sistema evolutivamente isolado recebe um novo predador ou herbívoro. Nesse caso, o longo isolamento permitiu uma radiação adaptativa de uma linhagem, normalmente, na ausência de predadores ou herbívoros (Lockwood *et al.* 2013). Como exemplo temos o caso da introdução acidental da cobra-arbórea-marrom (*Boiga irregularis*) por volta do ano 1950 em Guam, ilha localizada na Micronésia (Fritts e Rodda 1998). Esta introdução levou a extinção de quase toda a fauna nativa de vertebrados, afetando aves, morcegos e répteis. Quarenta anos após a introdução, das 35 espécies de vertebrados, 22 foram extintas sendo 15 diretamente relacionadas a introdução da cobra-arbórea-marrom (Fritts e Rodda 1998). Em outro exemplo, temos o caso da introdução da perca-do-nilo (*Lates niloticus*) no lago Victória na África, na década de 50, pelos colonizadores britânicos. Este peixe foi introduzido para aumentar o ganho econômico local oriundo da pesca por ser maior que os peixes nativos (Goudswaard *et al.* 2002). Quando foi introduzido o lago Victória continha quase 400 espécies nativas da família Cichlidae, já na década de 80 após um grande crescimento populacional da perca-do-nilo, 200 espécies haviam desaparecido, e das 110 espécies registradas em 1982 apenas 10 foram encontradas em 1987 (Witte *et al.* 1992; Witte *et al.* 2000). Goudswaard *et al.* (2002) mostram que essa perda de espécies ocorreu devido à predação dos ciclídeos por

parte da perca-do-nylo e à competição por recurso com outros peixes exóticos que deveriam servir de alimento para a perca-do-nylo.

No nível de ecossistema, as mudanças nos tamanhos populacionais, no comportamento dos indivíduos ou na estrutura da comunidade podem alterar o fluxo de matéria e o regime dos distúrbios típicos. Em geral, os invasores que utilizam uma grande variedade de recursos irão alterar os processos ecossistêmicos (Schindler *et al.* 2001). Como exemplo, estudos realizados com a truta marrom em rios da Nova Zelândia mostram um aumento de até quatro vezes da concentração de nitrogênio e um aumento de até seis vezes na produção primária em rios em que a truta estava presente (Huryn 1998; Simon e Townsend 2003).

#### *Vertebrados Invasores*

Vertebrados podem ser introduzidos acidentalmente ou intencionalmente (Fagerstone 2003; Witmer *et al.* 2007). Acidentalmente seriam aqueles resultantes da fuga do cativeiro, de transporte acidental ou pela expansão da área de ocorrência devido a ação humana. Já as introduções intencionais ocorrem por motivos estéticos, para alimentação e transporte, caça e pesca, companhia ou controle biológico (Fagerstone 2003; Witmer *et al.* 2007). Segundo levantamento de Clout e Russell (2008) de 4.816 mamíferos estudados, 124 (2.6%) são invasores de sucesso. Dentre os mamíferos introduzidos é possível ver um viés intencional na escolha das espécies e ordens com maior sucesso como invasoras (Clout e Russell 2008). São elas: Artiodactyla (suínos, camelos, veados, bois, ovelhas, cabras e antílopes), Carnivora (canídeos, ursos, mustelídeos e gatos), Lagomorpha (coelhos e lebres), e Perissodactyla (equinos). Sendo que a família de mamíferos com a maior proporção de sucesso de invasão é a Cervidae com 29,2%. Clout e Russell (2008) demonstram esse contraste de viés nas escolhas de introdução comparando a ordem Chiroptera que é composta por mais de 1000 espécies e

nenhuma é invasora e a ordem Artiodactyla que possui 217 espécies e 32 são invasoras. Este quadro possivelmente retrata o maior interesse na introdução intencional de Cervidae e o baixo risco de transporte não-intencional de Chiroptera.

Jeschke e Strayer (2005) analisaram vertebrados introduzidos na América do Norte e na Europa e apontam uma taxa aproximada de 50% de sucesso de estabelecimento e dispersão para as espécies. Essa taxa contraria o índice de Williamson (1996) de que apenas 10% das espécies passam por cada estágio de invasão. No estudo de Forsyth e Duncan (2001), os autores demonstram que para 14 espécies de ungulados introduzidos na Nova Zelândia, 11 tem seu sucesso de invasão relacionado com a quantidade de indivíduos introduzidos sendo que a um marco em seis indivíduos, onde acima deste número o sucesso é provável. Outro estudo realizado pelos mesmos autores (Duncan e Forsyth 2006) acompanha 164 populações de mamíferos invasores de seis espécies em 85 ilhas da Nova Zelândia e mostra que populações pequenas apresentam um alto risco de extinção e após 25 anos as populações apresentam uma probabilidade elevada de persistir. Um estudo realizado em 297 ilhas da Nova Zelândia revelou que o transporte humano, facilitado pelos portos e habitantes permanentes, aumentou a probabilidade de mamíferos introduzidos estarem presentes, apesar de pequenos mamíferos também se dispersarem nadando entre as ilhas (Russell *et al.* 2004). Duas análises (uma com aves e outra com mamíferos) introduzidos na Austrália mostra que as espécies bem-sucedidas tinham maior área de habitat climaticamente adequado disponível para elas, apresentam uma grande distribuição na região nativa, foram introduzidos mais vezes, apresentam pequena massa corporal e com uma ninhada maior (Duncan *et al.* 2001; Forsyth *et al.* 2004).

## *Espécie Alvo*

*Axis axis* Erxleben (1777), conhecido também como chital ou cervo axis é um cervídeo de porte médio com altura de 80-100 cm até o ombro e um comprimento (excluindo a calda) de 119-185 cm para machos e 67-87 de altura e 114-147 cm de comprimento para fêmeas (Long 2003). Adultos apresentam pelagem marrom avermelhada com manchas brancas. Na época de acasalamento, os machos apresentam um par de galhadas em forma de lira com três pontas. Os machos são maiores que as fêmeas pesando, na Índia, entre 65-90 kg enquanto as fêmeas pesam 45-60 kg (Schaller 1967).

Esta espécie é originária da Índia, Nepal, Bangladesh, Butão e Sri Lanka (Grubb 2005) e foi introduzida em várias regiões do mundo, incluindo a Europa, Austrália, Java, Nova Guiné, Argentina, Uruguai, México, Estados Unidos e ilhas Andamã (De Vos *et al.* 1956; Long 2003; Grubb 2005; Romero *et al.* 2008). Os primeiros registros de introdução ocorreram na Austrália, em 1800, em parques perto de Sidney (De Vos *et al.* 1956; Long 2003). Em 1812–13 os indivíduos já estavam estabelecidos e se dispersando. A partir desses indivíduos ocorreram novas introduções em diversas regiões de Queensland em 1872, onde ainda hoje se encontram algumas populações (De Vos *et al.* 1956; Long 2003). Nos Estados Unidos o cervo axis foi introduzido no Texas em 1932, no Havaí em 1867, na Flórida em 1930 e na Califórnia em 1948 (De Vos *et al.* 1956; Long 2003). Em 1979 o cervo axis ocorria em 20 condados do Texas com a estimativa de mais de 7800 indivíduos e atualmente é o cervídeo invasor mais comum do Texas (Lever 1985). Na Flórida as populações não se expandiram, permanecendo restritas aos condados a onde foram introduzidas, enquanto que na Califórnia, devido a iniciativas de controle utilizando a caça, há menos de 350 indivíduos (Long 2003). No Havaí as populações de chital se expandiram chegando a

ter mais de 1700 indivíduos na ilha de Lania e 3000 indivíduos na ilha de Molokai, contudo com a liberação da caça e a restrição da importação, as populações foram reduzidas para menos de 100 indivíduos (Long 2003). Há registros de introdução na França e na Inglaterra, contudo os indivíduos não sobreviveram provavelmente ao baixo número de indivíduos introduzidos (Long, 2003; Dorst e Giban, 1954). Todas as introduções do cervo axis foram motivadas pela caça. O troféu de caça (cabeça com galhada) podem valer mais de mil reais nas fazendas de caça nos Estados Unidos da América (Belden 1994; Anderson 1999). Além disso, Anderson (1999) relata que sua carne é considerada uma das mais saborosas dentre os cervídeos.

O cervo axis pode habitar ambientes de cerrado semiaberto, matas costeiras, florestas estacionais decíduas, florestas perenes, florestas secundárias, floresta aberta, florestas caducifólias, borda de florestas, campos abertos, semidesertos com arbustos, tendo preferência por ecótonos floresta-campo (Long 2003). Schaller (1967) condiciona a distribuição do cervo axis a quatro fatores: necessidade de água, necessidade de sombra, afastamento de terrenos elevados ou acidentados e uma preferência por forrageio de gramíneas. O cervo axis facilmente se habitua à presença humana tanto nas áreas invadidas como na de origem. Rebanhos frequentemente são vistos em áreas abertas perto de habitações e inclusive utilizam áreas de camping para passar a noite, possivelmente devido a uma maior segurança de predadores que evitam estas áreas (Duckworth *et al.* 2015).

O cervo axis é predominantemente pastador, mas também consome folhas, flores, frutos e esporadicamente cascas de árvores (Sankar 1994; Shankar Raman *et al.* 1996; Raman 1997; Sankar e Acharya 2004). No Nepal há registros de consumo de cogumelos (Moe e Wegge 1997). Há registros de consumo de resíduos quando próximo de ambientes urbanos e periurbanos (Raman 1997).

A reprodução ocorre ao longo do ano, havendo período de maior intensidade. Na Índia a maior taxa de reprodução ocorre entre outubro a abril correspondendo ao período de pós monções. No Texas a época principal de reprodução ocorre de maio a agosto correspondendo à época de aumento da temperatura (fim da primavera e durante o verão), no Havaí o principal período ocorre entre novembro a abril (período com mais chuvas). A gestação tem duração de 210-240 dias e é normalmente de um filhote. As fêmeas amadurecem sexualmente depois de 14 a 17 meses e os indivíduos possuem uma longevidade de 12 a 20 anos em cativeiro (Long 2003). Esta espécie apresenta hábitos noturnos e diurnos e um comportamento gregário. Os grupos vão de 2 a 38 indivíduos, contudo já foram registradas manadas de até 300 indivíduos (Long 2003). Machos em época de reprodução formam grupos de até 25 indivíduos. A área de vida conhecida é de 180 a 890 ha (Long 2003).

#### *Modelagem de Distribuição de Espécies*

A modelagem de distribuição de espécies (MDS) ou modelagem de nicho compreende um conjunto de ferramentas numéricas que combinam observações de ocorrência e abundância das espécies com variáveis ambientais com o objetivo de prever a probabilidade de ocorrência no espaço (Elith e Leathwick 2009). Estas ferramentas podem ser utilizadas para diversos fins, como no auxílio à demarcação de áreas prioritárias para a conservação (Kremen *et al.* 2008), na restauração (Hirzel *et al.* 2004), em modelos de efeitos das mudanças climáticas (Iverson *et al.* 2008) e no controle de espécies invasoras (Stiels *et al.* 2015).

Atualmente há diversas ferramentas de modelagem que, segundo Franklin (2009) podem ser categorizadas em três grandes grupos: modelos estatísticos (modelos lineares generalizados, modelos aditivos generalizados, estatística bayesiana), métodos de aprendizado de máquina (redes neurais artificiais, algoritmos genéticos, máxima

entropia) e modelos que utilizam apenas dados de presença (Maxent, GARP, BIOCLIM). Cada metodologia tem seus pré-requisitos, vantagens e desvantagens. Entre as ferramentas utilizadas o Maxent tem se destacado pelas suas facilidades (Phillips *et al.* 2006). O Maxent é mais eficiente que as demais ferramentas de modelagem quando se utiliza poucas ocorrências (menos de 100 pontos), não necessita de ausências e apresenta uma interface amigável, com regulagem de parâmetros (Hernández *et al.* 2006; Phillips *et al.* 2006; Wisz *et al.* 2008).

Há duas abordagens principais no uso de modelagem da distribuição no contexto das invasões biológicas (Franklin 2009). A primeira é prever novas áreas passíveis de invasão com base nas informações do habitat nativo (Peterson e Robins 2003; Underwood *et al.* 2004; Mohamed *et al.* 2006; Mau-Crimmins *et al.* 2006; Loo *et al.* 2007). A segunda é utilizar as informações das regiões onde a espécie teve sucesso na invasão para prever o risco em áreas ainda não invadidas (Beerling *et al.* 1995; Roura-Pascual *et al.* 2006; Herborg *et al.* 2007; Loo *et al.* 2007). Contudo, a predição de novos locais de invasão é um desafio para a modelagem de nicho porque a atual distribuição do táxon pode não representar plenamente os ambientes nos quais ele pode ocupar (Franklin 2009). Há alguns fatores que permitem às espécies invasoras ocuparem ambientes fora de suas áreas nativas entre eles a liberação competitiva ou de predadores (Franklin 2009; Lockwood *et al.* 2013). Em contrapartida algumas espécies invasoras podem ocupar áreas menores que as previstas devido à competição com espécies nativas ou à limitação na dispersão (Franklin 2009; Lockwood *et al.* 2013). Assim é importante analisar se há mudanças no nicho entre as áreas invadidas e a nativa.

### *Objetivo*

Esta dissertação tem como objetivo geral reunir informações a respeito do cervo axis com a finalidade de auxiliar nas tomadas de decisão de ações de manejo e controle

desta espécie. O primeiro capítulo contém uma revisão sistemática dos efeitos do cervo axis nas áreas invadidas. A revisão tem como propósito juntar os efeitos para facilitar a utilização destas informações por gestores e pesquisadores, além de criar um protocolo de busca que possa ser utilizado para outras espécies invasoras. O segundo capítulo utiliza a técnica de modelagem de distribuição para prever possíveis áreas de invasão do cervo axis. Com os mapas gerados é possível prever a onde a espécie possui maior chance de se tornar invasora, assim estas áreas podem tomar medidas para que a espécie não se torne invasora.

**Revisão sistemática dos efeitos ecológicos do cervo axis  
(*Axis axis* Erxleben, 1777) em áreas invadidas**

# Revisão sistemática dos efeitos ecológicos do cervo axis (*Axis axis* Erxleben, 1777) em áreas invadidas<sup>1</sup>

Matheus Fragoso Etges<sup>2,4</sup>, Demétrio Luis Guadagnin<sup>3,4</sup>

<sup>2</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; matheus.ertges@gmail.com (autor para correspondência)

<sup>3</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; dlguadagnin@gmail.com

<sup>4</sup> LaCoMaViS – Laboratório Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

## Resumo

**Introdução:** Avaliar os efeitos da introdução de espécies exóticas é uma tarefa fundamental para avaliações de risco e ações de controle. Os cervídeos compõem o grupo de vertebrados com maior proporção de introduções intencionais. Entre eles o *Axis axis* é uma espécie invasora em vários continentes, assim saber os efeitos desta espécie é fundamental para a elaboração de medidas de controles eficientes.

**Objetivo:** Revisar as evidências sobre os efeitos ecológicos da introdução do cervo axis.

**Métodos:** Realizamos uma revisão sistemática nos bancos de dados Web of Science, Scopus e Google Acadêmico utilizando três conjuntos de palavras chaves abrangendo todas as variações existentes de denominação da espécie, de espécies ocorrentes fora da sua área de distribuição natural conhecida e de efeitos nos diferentes níveis de organização ecológica. Classificamos os estudos segundo categorias de efeitos (qual o efeito mencionado nos trabalhos), nível de evidência (demostrado ou sugerido), bioma, região biogeográfica e país.

**Resultados:** Nove estudos passaram por todos os critérios de elegibilidade (o estudo demonstrava ou sugeria algum efeito causado pelo cervo axis), sendo três estudos com efeitos demonstrados e seis com efeitos sugeridos. Dentre os efeitos demonstrados estão a competição e modificação da composição faunística e florística. Os efeitos sugeridos incluem presença de parasitas, hibridização em cativeiro e modificação da composição faunística e florística. Os estudos abarcam as regiões biogeográficas: Neártica, Oriental e Neotropical. Os biomas em que há estudos são: Campos, Savanas e Serrados Temperados; Florestas Tropicais e Subtropicais; Florestas Temperadas Mistas; Campos, Savanas e Matagais Tropicais; Charnecas, Chaparraís e Florestas secas mediterrâneas. Com relação aos países, há estudos nos Estados Unidos da América, Índia e Argentina.

**Conclusões:** Apesar da ampla distribuição do cervo axis em regiões invadidas e do antigo histórico de introduções, pouco estudos investigaram os efeitos, em poucas regiões. Os antecedentes existentes até o momento não são suficientes para qualificar os riscos ecológicos associados à introdução do cervo axis o que limita as possibilidades de análises de priorização de prevenção e controle.

---

<sup>1</sup> Artigo na formatação do periódico Biological Invasions

## *Abstract*

**Introduction:** To evaluate the effects of the introduction of exotic species is a key task for risk assessments and control measures. Cervids are the vertebrates with the highest proportion of intentional introductions. Among them, the *Axis Axis* is an invasive species on several continents, and know the effects of this kind is essential to the development of measures of effective controls.

**Objective:** To summarize the level of evidence about the ecological effects of the axis deer in invaded areas.

**Methods:** We conducted a systematic review searching publications in the databases Web of Science, Scopus and Google Scholar considering three sets of keywords covering all existing variations of the designation of the species, of species occurring outside their known natural range and of effects at different levels of ecological organization. We classified the studies according to categories of effects (which effect mentioned in the works), level of evidence (demonstrated or suggested), biome, biogeographical and country.

**Results:** Nine studies fulfilled all the eligibility criteria. Three studies demonstrated effects and six speculated. Among the demonstrated effects are competition and change of faunal and floristic composition. The suggested effects include the presence of parasites, hybridization in captivity and modification of faunal and floristic composition. The studies covered tree biogeographical regions: Nearctic, East and Neotropical. Biomes in which there are studies: Temperate Grassland, Savannas and Scrublands; Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests; Temperate Broadleaf and Mixed Forests; Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas, and Scrublands; Mediterranean Forests, Woodlands, and Scrub. Regarding countries, studies in the United States, India and Argentina.

**Conclusions:** Despite the widespread distribution of axis deer in invaded areas and ancient history of introductions few studies have investigated and demonstrated the effects in a few regions. Existing records to date are not sufficient to qualify the ecological risks associated with the introduction of axis deer, which limits the possibilities of prioritizing prevention and control analysis.

## *Introdução*

Diversas espécies de mamíferos foram intencionalmente introduzidas ao redor do mundo (Fagerstone 2003; Witmer *et al.* 2007) sendo a caça uma das principais motivações (Long 2003). Entre os mamíferos utilizados na caça, os cervídeos são muito visados, especialmente como troféus (Nentwing 2007). Esta família possui a maior taxa de sucesso de invasão entre os mamíferos (Clout e Russell 2008), com antecedentes de introdução em todos os continentes com exceção da Antártica, tendo se estabelecido facilmente nas novas áreas. Efeitos econômicos e ambientais indesejados têm sido associados a estas introduções. Por exemplo, nos Estados Unidos e na Áustria os

cervídeos são responsáveis por uma perda de 750 milhões de dólares (Conover 1997) e de 220 milhões de euros (Reimoser 2003), respectivamente, em danos a cultivos agrícolas. Reimoser (2003) sugere que a introdução de cervídeos induza mudanças na estabilidade ecológica e na diversidade de espécies em florestas pelo consumo de mudas de árvores. Dolman e Wäber (2008) mostram que cervos invasores afetam o *pool* gênico das espécies de cervos nativos através da hibridação introgressiva, além de excluírem competitivamente das áreas de pasto. Tratando-se de um grupo de risco, os efeitos destas espécies devem ser conhecidos para possibilitar análises de risco e ações de manejo.

O histórico de efeitos das espécies invasoras é muitas vezes utilizado como referência para prever efeitos em novas áreas e priorizar ações de prevenção e controle (Ricciardi 2003; Branch e Nina Steffani 2004; Kulhanek *et al.* 2011). A revisão sistemática e a meta-análise são os melhores níveis de evidência científica, pois baseiam seus resultados em protocolos sistemáticos de busca e interpretação dos antecedentes de pesquisa, sendo mais abrangentes e menos tendenciosas que outras formas de revisão (Pullin e Knight 2001; Pullin e Stewart 2006; Staples e Niazi 2007; Doerr *et al.* 2015). Uma revisão não sistemática sobre cervídeos invasores, realizada por Dolman e Wäber (2008), identificou uma lacuna sobre os efeitos da introdução do cervo axis, mesmo tratando-se de uma espécie introduzida globalmente para a caça (Long 2003). Este estudo tem como objetivo esclarecer qual o nível de evidência sobre os efeitos ecológicos do cervo axis em áreas invadidas com o propósito de auxiliar futuros trabalhos de priorização e controle.

## *Metodologia*

### *Espécie foco*

O cervo axis, *Axis axis* (Erxleben, 1777), é originário da Índia, Sri Lanka, Nepal, Butão, Bangladesh (Grubb 2005). A espécie foi introduzida com sucesso na Europa, Austrália, Java, Nova Guiné, México, Argentina, Uruguai, Estados Unidos e ilhas Andamã (De Vos *et al.* 1956; Bentley e Downes 1968; Long 2003; Grubb 2005; Romero *et al.* 2008). No Brasil esta espécie foi registrada pela primeira vez em 2009, provavelmente em expansão a partir de áreas invadidas no Uruguai e Argentina (Sponchiado *et al.* 2011).

### *Protocolo da busca e análise da literatura*

Construímos um protocolo de busca utilizando os critérios da PRISMA (Moher *et al.* 2009) para criação de revisões sistemáticas e meta análises. Realizamos as buscas utilizando os bancos de dados Web of Science (WoS), Scopus e Google Acadêmico. Selecionamos os dois primeiros bancos por serem as bases de referência em Ecologia e o Google Acadêmico por também localizar literatura cinza. Estrutturamos a busca utilizando três grupos de palavras chave. O primeiro grupo incluiu o nome da espécie e nomes populares: “*axis axis*” OR “*chital deer*” OR “*spotted deer*”. O segundo grupo inclui todas as expressões utilizadas para se referenciar uma espécie com ocorrência fora da sua área original de distribuição, conforme Lockwood *et al.* (2013): *alien OR exotic OR introduced OR invasive OR "non native" OR "non indigenous"*. O terceiro grupo incluiu palavras relacionadas a todos os possíveis efeitos de vertebrados invasores, conforme Blackburn *et al.* (2014): *impact OR competition OR predation OR hybrid\* OR "disease transmission" OR parasi\* OR graz\* OR herbiv\* OR rooting OR browsing OR digging OR trampling*. Usamos as aspas para que a busca fosse feita utilizando ambas as palavras, o conector OR para ser selecionada no mínimo uma das palavras do conjunto e o asterisco com o propósito de abranger um número maior de variações da palavra. Nos bancos de dados Web of Science e Scopus realizamos buscas independentes para cada conjunto de palavras, a seguir foi feita a intersecção dos resultados entre os conjuntos utilizando as ferramentas disponíveis nos bancos de dados e por fim unimos os bancos retirando as duplicatas utilizando o software Mendeley (fig. 1). Como filtro final de seleção, lemos os títulos e resumos de todos os artigos localizados. No banco de dados Google Acadêmico utilizamos somente o primeiro conjunto de palavras (fig. 1) e examinamos os 100 primeiros artigos localizados.

Os requisitos para inclusão dos trabalhos foram: (i) o *Axis axis* deve fazer parte do estudo e (ii) o trabalho deve prover algum dado quantitativo do efeito direto, indireto ou sugestões de possível efeito do cervo axis. Classificamos os trabalhos selecionados segundo o tipo de efeito, nível de evidência e região do estudo. Conforme Blackburn *et al.* (2014) consideramos as seguintes categorias de efeitos: Competição (com espécies nativas), Híbridização (com espécies nativas), Transmissão de doenças (para espécies nativas), Modificação (da riqueza e/ou abundância da flora ou fauna resultante da herbivoria) e Facilitação (da entrada ou dispersão de outras espécies invasoras). Classificamos o nível de evidência em duas categorias: Efeito Demonstrado (ED), quando este foi testado utilizando métodos científicos válidos; Efeito Sugerido (ES) quando os estudos apenas relatavam a possibilidade de um efeito, baseados em

informações de outras espécies, hipóteses plausíveis, ou estudos que demonstravam efeitos resultantes de mais de uma espécie invasora sem distinguir a representatividade de cada uma. Além dos efeitos, identificamos o bioma (Olson *et al.* 2001), as regiões biogeográficas (Morrone 2002) e o país onde foram realizados os trabalhos.

## *Resultados*

### *Descrição da literatura*

Da intersecção de cada conjunto de palavras resultaram 18 trabalhos na base de dados WoS, 17 trabalhos na base Scopus e 2 trabalhos no Google Acadêmico. Após a união dos bancos e retirada das duplicatas restaram 23 artigos. Estes passaram pelos critérios de inclusão resultando em três trabalhos com efeitos demonstrados e seis com efeitos sugeridos (Fig. 1 e Tab. 1). As áreas em que os estudos foram realizados são as Ilhas Andamã pertencente à Índia (Ali 2004; Ali e Pelkey 2013; Mohanty *et al.* 2016), Argentina ( Debárbora *et al.* 2012) e Estados Unidos (Riemann *et al.* 1979; Richardson e Demarais 1992; Asher *et al.* 1999; Faas e Weckerly 2010; Mertins *et al.* 2011) (Tab. 1). Os estudos disponíveis foram realizados em três diferentes regiões biogeográficas, sendo cinco estudos na região Neártica, um deles demonstrando efeito; três estudos na região Oriental, dos quais dois demonstram efeitos e um estudo na região Neotropical sugerindo efeitos (Tab. 1). Efeitos da invasão pelo cervo axis foram relatados em cinco diferentes biomas, sendo três em *Campos, Savanas e Serrados Temperados* (TemG), um em *Florestas Temperadas Mistas* (TemF), três em *Florestas Tropicais e Subtropicais* (TroF), um em *Campos, Savanas e Matagais Tropicais* (TroG) e um em *Charnecas, Chaparraís e Florestas Secas Mediterrâneas* (MedF).

### *Efeitos demonstrados*

Dois estudos (Ali 2004; Mohanty *et al.* 2016) mostram alteração na estrutura vegetal, levando a uma diminuição da riqueza e abundância de plantas nativas devido à sobre-exploração das mudas, diminuindo assim o recrutamento da região. Quando a estrutura da comunidade é afetada podem ocorrer efeitos de cascata trófica, como foi encontrado no estudo de Mohanty *et al.* (2016). Estes autores relacionaram a diminuição da riqueza e abundância de espécies nativas de lagartos devido às mudanças na estrutura da comunidade vegetal em áreas onde o cervo axis foi introduzido. Além de mudanças na vegetação, a revisão resultou em um estudo demonstrando que o cervo

axis exclui competitivamente o veado-de-cauda-branca das zonas de pastagem (Faas e Weckerly 2010).

### *Efeitos Sugeridos*

Foram recuperados seis estudos relatando efeitos possíveis. Na sua maioria são estudos sobre a presença de parasitas em indivíduos de vida livre e em cativeiro (Tab. 1) que apenas ressaltam a possibilidade de transmissão das doenças para os indivíduos de espécies nativas. O estudo de Richardson e Demarais (1992) demonstra que quando parasitado, em condições de cativeiro, o cervo axis apresenta um maior fitness que o veado-de-cauda-branca, podendo assim aumentar sua vantagem competitiva também em vida livre quando nestas circunstâncias. Dos dois estudos restantes, um apresenta um caso de hibridização viável em cativeiro pelo cruzamento de *Axis axis* com *Cervus nippon* (Asher *et al.* 1999), sem informações sobre a fertilidade da prole. O outro estudo (Ali e Pelkey 2013) relata a degradação da floresta nativa em ilhas do conjunto Andamã através de comparações realizadas por imagens de satélite. Este estudo foi classificado como efeito possível por não discriminar o papel das diferentes espécies de herbívoros invasores, entre outros fatores potenciais, nos efeitos relatados.

### *Discussão*

Cervídeos em geral estão entre os vertebrados mais introduzidos intencionalmente no planeta (Clout e Russell 2008). Os efeitos documentados sobre a invasão pelo cervo axis são também descritos para outras espécies de cervídeos introduzidos. O efeito de exclusão competitiva foi registrado na Grã-Bretanha onde a população de corça (*Capreolus capreolus*) diminuiu com a expansão do gamo (*Dama dama*) devido ao seu comportamento, provavelmente gerada pela diferença de tamanho entre as espécies (Dolman e Wäber 2008). Agressões entre espécies de cervídeos também foram relatadas entre Gamo e o veado-vermelho (*Cervus elaphus*) na Alemanha e entre veado-vermelho e o veado-mula (*Odocoileus hemionus*) nos Estados Unidos (Barto *et al.* 1996; Stephens *et al.* 2003) onde também há diferença de tamanho. A exclusão competitiva pode representar uma ameaça para o veado-campeiro (*Ozotoceros bezoarticus*) no sul do Brasil, região para a qual o cervo axis está expandindo sua distribuição, pois esta espécie apresenta características físicas e habitats alimentares semelhantes ao veado-de-cauda-branca (Achaval *et al.* 2007; Machado *et al.*

2008; Sponchiado *et al.* 2011) que sofreu efeitos negativos com a expansão do Chital (Faas e Weckerly 2010).

Com relação aos efeitos da herbivoria pelos cervídeos já foi relatado que estes podem mudar a estrutura e composição de diferentes extratos florestais e consequentemente da regeneração florestal, geralmente associado ao um aumento da abundância das espécies não palatáveis ou resistentes à herbivoria (Kirby 2001; Horsley *et al.* 2003; Joys *et al.* 2004; Rooney *et al.* 2004; Stone *et al.* 2004; Focardi e Tinelli 2005; Gill e Fuller 2007). O acúmulo das modificações na vegetação pode resultar em um efeito de cascata trófica. Esse efeito, sendo causado por cervídeos, já foi documentado afetando invertebrados, aves e pequenos mamíferos (Flowerdew e Ellwood 2001; Allombert *et al.* 2005a; Allombert *et al.* 2005b; Gill e Fuller 2007).

A ocorrência de parasitas em cervídeos invasores faz com que haja mais hospedeiros potenciais na natureza, assim levando ao aumento das populações de parasitas, que por consequência elevando os índices de contágio (Telfer e Bown 2012). Apesar de não haver estudos comprovando a transmissão de parasitas para as espécies nativas, há trabalhos que sugerem como causa do declínio de populações nativas, a transmissão de parasitas do veado-vermelho (Flueck *et al.* 2003; Flueck e Smith-Flueck 2006). No caso de animais de produção, há pelo menos um estudo comprovando a transmissão (Barre *et al.* 2002). Outro potencial efeito é a hibridização com espécies nativas. No caso do cervo axis foi registrado a hibridização com o *Cervus nippon* em cativeiro levando a uma prole viável (Asher *et al.* 1999). Contudo, há o trabalho de Goodman *et al.* (1999) que mostra a ocorrência de hibridação em vida livre entre populações do introduzido *Cervus nippon* com *Cervus elaphus* na Escócia, sendo a prole fértil.

Os efeitos documentados são passíveis de ocorrer em todas as regiões onde o cervo axis foi introduzido, visto que os biomas onde os estudos foram realizados coincidem em grande parte com os das áreas onde ele foi introduzido, mas não apresenta trabalhos. Os estudos documentados nesse trabalho auxiliam na criação de medidas de controle nas áreas invadidas, contudo a prevenção e medidas de precaução dos efeitos de espécies invasoras são estratégias menos custosas visto que a extinção de populações invasoras é algo raro (Sinclair *et al.* 2006). Isso ocorre porque à medida que a densidade de indivíduos diminui, o custo e o esforço para manter o manejo aumenta (Hone 2007). Para posteriores pesquisas seria de grande utilidade a reelaboração deste

trabalho, utilizando o mesmo protocolo, ao decorrer dos anos para acrescentar e reforçar os efeitos aqui documentados.

### *Referências*

- Achaval F., Clara M., Olmos A. (2007). Mamíferos de La República Oriental del Uruguay. Zonalibro Industria Gráfica, Montevideo.
- Ali R (2004) The effect of introduced herbivores on vegetation in the Andaman Islands. *Curr Sci* 86:1103–1112.
- Ali R, Pelkey N (2013) Satellite images indicate vegetation degradation due to invasive herbivores in the andaman islands. *Curr Sci* 105:209–214.
- Allombert S, Gaston AJ, Martin JL (2005a) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations RID E-5059-2010. *Biol Conserv* 126:1–13. doi: 10.1016/j.biocon.2005.04.001
- Allombert S, Stockton S, Martin JL (2005b) A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conserv Biol* 19:1917–1929. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00280.x
- Asher GW, Gallagher DS, Tate ML, Tedford C (1999) Hybridization between sika deer (*Cervus nippon*) and axis deer (*Axis axis*). In: *Journal of Heredity*. pp 236–240
- Barre N, Bianchi M, De Garine-Wichatitsky M (2002) Effect of the association of cattle and rusa deer (*Cervus timorensis russa*) on populations of cattle ticks (*Boophilus microplus*). *Ann N Y Acad Sci* 969:280–289. doi: 10.1111/j.1749-6632.2002.tb04393.x
- Bartos L, Vankova D, Siler J, Losos S (1996) Fallow deer tactic to compete over food with red deer. *Aggress Behav* 22:375–385. doi: 10.1002/(SICI)1098-2337(1996)22:5<375::AID-AB6>3.0.CO;2-I
- Bentley A, Downes MC (1968) Deer in new guinea part 1: notes on the field identification of certain deer species likely to be encountered in papua and new guinea. *Papua New Guinea Agric J* 20:1–14.
- Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol*. doi: 10.1371/journal.pbio.1001850
- Branch GM, Nina Steffani C (2004) Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 300:189–215.

- Clout MN, Russell JC (2008) The invasion ecology of mammals: A global perspective. *Wildl Res* 35:180–184. doi: 10.1071/WR07091
- Conover M (1997) Monetary and intangible valuation of deer in the United States. *Wildl Soc Bull* 25:298–305.
- De Vos A, Manville RH, Van Gelder RG (1956) *Introduced Mammals and their influence on Native Biota.*, 1st edn. New York Zoological Society
- Debárbora VN, Nava S, Cirignoli S, et al (2012) Ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing endemic and exotic wild mammals in the Esteros del Iberá wetlands, Argentina. *Syst Appl Acarol* 17:243–250.
- Doerr E., Dorrough J, Davies M., et al (2015) Maximizing the value of systematic reviews in ecology when data or resources are limited. *Austral Ecol* 40:1–11.
- Dolman PM, Wäber K (2008) Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildl. Res.* 35:202–214.
- Faas CJ, Weckerly FW (2010) Habitat Interference by Axis Deer on White-Tailed Deer. *J Wildl Manage* 74:698–706. doi: 10.2193/2009-135
- Fagerstone KA (2003) *Mitigating Impacts of Terrestrial Invasive Species.* Encyclopedia of Pest Mnnagement, Colorado
- Flowerdew JR, Ellwood SA (2001) Impacts of woodland deer on small mammal ecology. In: *Forestry.* pp 277–287
- Flueck WT, Smith-Flueck JAM, Naumann CM (2003) The current distribution of red deer (*Cervus elaphus*) in southern Latin America. *Z Jagdwiss* 49:112–119. doi: 10.1007/BF02190451
- Flueck WT, Smith-Flueck JM (2006) Predicaments of endangered huemul deer, *Hippocamelus bisulcus*, in Argentina: A review. *Eur. J. Wildl. Res.* 52:69–80.
- Focardi S, Tinelli A (2005) Herbivory in a Mediterranean forest: Browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica* 28:239–247. doi: 10.1016/j.actao.2005.05.010
- Gill RMA, Fuller RJ (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. In: *Ibis.* pp 119–127
- Goodman SJ, Barton NH, Swanson G, et al (1999) Introgression through rare hybridization: A genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics* 152:355–371.
- Grubb P (2005) *Artiodactyla.* In: WILSON D, Reeder DM (eds) *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.*, 3rd edn. Johns Hopkins

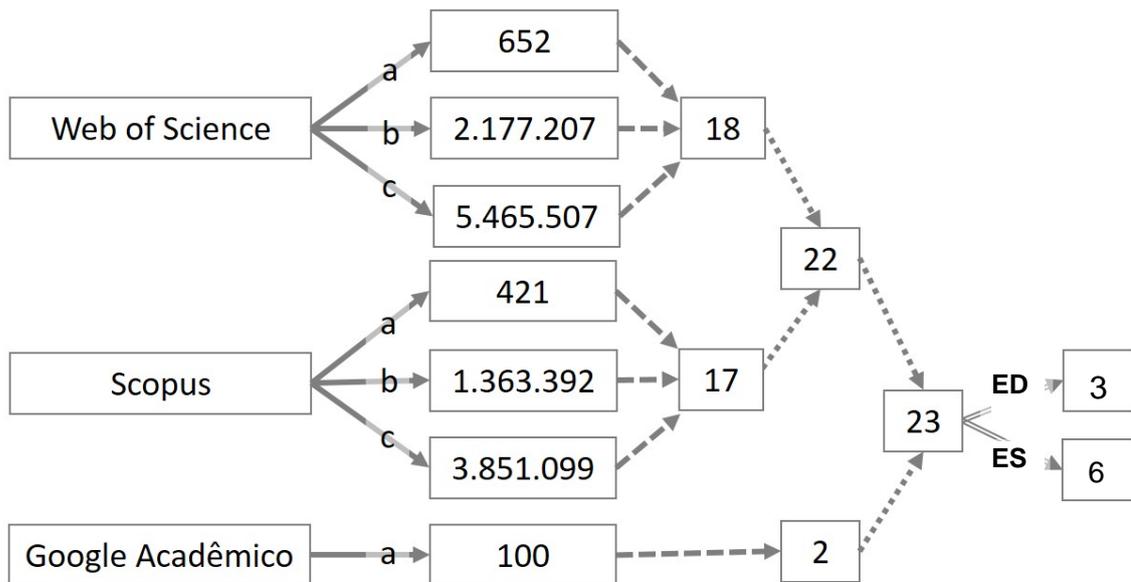
- University Press, Baltimore, pp 637–722
- Hone J (2007) *Wildlife Damage Control*, 1st edn. CABI Publishing
- Horsley SB, Stout SL, DeCalesta DS (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecol Appl* 13:98–118. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0098:WTDIOT]2.0.CO;2
- Joys AC, Fuller RJ, Dolman PM (2004) Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. *For Ecol Manage* 202:23–37. doi: 10.1016/j.foreco.2004.06.035
- Kirby KJ (2001) The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. In: *Forestry*. pp 219–229
- Kulhanek SA, Ricciardi A, Leung B (2011) Is invasion history a useful tool for predicting the impacts of the world’s worst aquatic invasive species? *Ecol Appl* 21:189–202. doi: 10.1890/09-1452.1
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2013) *Invasion ecology*, 2nd edn. Wiley-Blackwell
- Long JL (2003) *Introduced Mammals of the world. Their History, Distribution and Influence*.
- Machado A.B., Drummond G.M., Paglia A.P. (2008). *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Mertins JW, Mortenson J a, Bernatowicz J a, Hall PB (2011) *Bovicola tibialis* (Phthiraptera:Trichodectidae): occurrence of an exotic chewing louse on cervids in North America. *J Med Entomol* 48:1–12. doi: 10.1603/ME10057
- Mohanty NP, Harikrishnan S, Sivakumar K, Vasudevan K (2016) Impact of invasive spotted deer (*Axis axis*) on tropical island lizard communities in the Andaman archipelago. *Biol Invasions* 18:9–15. doi: 10.1007/s10530-015-1006-0
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG (2009) Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *PLoS Med* 6:264–269. doi: 10.1371/journal.pmed.1000097
- Morrone JJ (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *J. Biogeogr.* 29:149–152.
- Nentwing W (ed) (2007) *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, et al (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51:933. doi: 10.1641/0006-

3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

- Pullin AS, Knight TM (2001) Effectiveness in conservation practice: Pointers from medicine and public health. *Conserv. Biol.* 15:50–54.
- Pullin AS, Stewart GB (2006) Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conserv. Biol.* 20:1647–1656.
- Reimoser F (2003) Steering the impacts of ungulates on temperate forests. *J Nat Conserv* 252:243–252. doi: <http://dx.doi.org/10.1078/1617-1381-00024>
- Ricciardi A (2003) Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: An empirical approach applied to zebra mussel invasions. *Freshw Biol* 48:972–981. doi: 10.1046/j.1365-2427.2003.01071.x
- Richardson ML, Demarais S (1992) Parasites and Condition of Coexisting Populations of White-Tailed and Exotic Deer in South-Central Texas. *J Wildl Dis* 28:485–489.
- Riemann H, Zaman MR, Ruppner R, et al (1979) Paratuberculosis in cattle and free-living exotic deer. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 174:841–3.
- Romero JÁ, Legorreta RAM, de Ita AO, et al (2008) *Animales exóticos en México: Una amenaza para la biodiversidad.*, 1st edn. Semarnat, México
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conserv. Biol.* 18:787–798.
- Sinclair ARE, Fryxell JM, Caughley G (2006) *Wildlife Ecology, Conservation, and Management.*
- Sponchiado J, Melo GL, Caceres NC (2011) First record of the invasive alien species *Axis axis* (Erxleben, 1777) (Artiodactyla: Cervidae) in Brazil. *Biota Neotrop* 11:403–406. doi: 10.1590/S1676-06032011000300032
- Staples M, Niazi M (2007) Experiences using systematic review guidelines. *J Syst Softw* 80:1425–1437. doi: 10.1016/j.jss.2006.09.046
- Stephens RM, Alldredge AW, Phillips GE (2003) Aggressive interactions of Rocky Mountain Elk, *Cervus elaphus nelsoni*, during the calving season toward Mule Deer, *Odocoileus hemionus*, in central Colorado. *Can Field-Naturalist* 117:316–317.
- Stone J, Dolman PM, Fuller RJ (2004) Impacts of deer grazing on regenerating coppice stools and ground flora - an enclosure study in Bradfield Woods, England. *Q J For* 98:257–262.
- Telfer S, Bown K (2012) The effects of invasion on parasite dynamics and

communities. *Funct Ecol* 26:1288–1299. doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02049.x

Witmer G, Burke P, Pitt W, Avery M (2007) Management of invasive vertebrates in the United States: an overview. *Manag Vertebr Invasive Species Proc an Int Symp* 56:127–137.



**Figura 1.** Fluxograma da revisão sistemática nos bancos de dados. a – Conjunto de palavras referentes a espécie, b – conjunto de palavras referente a espécies invasoras, c – conjunto de palavras referentes aos efeitos. Linhas simples representa a busca no banco de dados, linhas tracejadas indicam intersecção dos resultados, linhas pontilhadas indicam união e retirada de duplicatas e linhas duplas indicam a etapa de filtrarem pelos requisitos e separação em ED e ES.

**Tabela 1.** Características dos estudos selecionados relacionado a região biogeográfica, bioma, local de origem, efeitos e detalhamento dos efeitos. EUA= Estados Unidos da América

Estudo	Nível de Evidencia	Região Biogeográfica	Bioma	Local	Efeitos	Detalhes
Faas & Weckerly (2010)	<b>Demonstrados</b>	Neártica	TemG	Texas (EUA)	Competição	Exclusão competitiva de indivíduos do veado-de-cauda-branca ( <i>Odocoileus virginianu</i> ) em vida livre.
Mohanty <i>et al.</i> (2016)		Oriental	TroF	Ilhas Andamã (Índia)	Modificação	Aumento da densidade de Chital correlacionada com a diminuição da riqueza e abundancia de lagartos devido a alteração na estrutura vegetal.
Ali (2004)		Oriental	TroF	Ilhas Andamã (Índia)	Modificação	Diminuição da riqueza e abundância local de espécies vegetais.
Ali & Pelkey (2013)	<b>Sugeridos</b>	Oriental	TroF	Ilhas Andamã (Índia)	Modificação	Possível degradador do ambiente florestal junto com <i>Elephas maximus</i> .
Asher <i>et al.</i> (1998)		Neártica	TemF	Tenessi (EUA)	Hibridização	Hibridização com <i>Cervus nippon</i> em cativeiro.
Mertins <i>et al.</i> (2011)		Neártica	TemG	Novo México (EUA)	Transmissão de doenças	Portador de <i>Bovicola tibialis</i> em cativeiro.
Richardson & Demarais (1992)		Neártica	TemG	Texas (EUA)	Transmissão de doenças	Presença de <i>Haernonchus contortus</i> , <i>Oesophagostornurn venulosurn</i> , <i>Amblyornrna americanurn</i> , <i>Dermacentor albipictus</i> , <i>Ixodes scapularis</i> , <i>Lipoptena rnazamae</i> . Melhor condição física na presença dos parasitas em comparação ao veado-de-cauda-branca em cativeiro.
Riemann <i>et al.</i> (1979)		Neártica	MedF	California (EUA)	Transmissão de doenças	Portador de <i>Mycobacterium paratuberculosis</i> no <i>Point Reyes National Seashore</i>
Debárbora <i>et al.</i> (2012)		Neotropical	TroG	Esteros del Iberá (Argentina)	Transmissão de doenças	Portador de <i>Haemaphysalis juxtakochi</i> e <i>Amblyomma dubitatum</i> na Reserva Natural de Iberá.

**The Use of Specie Distribution Model for Evaluating  
Niche Shift and Spread Risk for an Introduced Deer  
(*Axis axis* Erxleben, 1777)**

# The Use of Specie Distribution Model for Evaluating Niche Shift and Spread Risk for Introduced Deer (*Axis axis* Erxleben, 1777)<sup>1</sup>

Matheus Fragoso Etges<sup>2,4</sup>, Demétrio Luis Guadagnin<sup>3,4</sup>

<sup>2</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; matheus.ertges@gmail.com (autor para correspondência)

<sup>3</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; dlguadagnin@gmail.com

<sup>4</sup> LaCoMaViS – Laboratório de Manejo e Conservação da Vida Silvestre. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

## Resumo

As espécies invasoras podem causar danos ecológicos e econômicos, levando a grandes esforços de controle. Uma vez estabelecidas em uma nova área podem ficar restringidas ao seu nicho original (conservação de nicho) ou mudar para novas áreas (mudança de nicho). Prever o risco de invasão de uma região por uma espécie exótica é um requisito para estratégias de prevenção e priorização. Os cervídeos são os vertebrados com maior proporção de introduções intencionais. Dentre estes, o cervo axis *Axis axis* é uma das espécies mais foi introduzida para caça, sendo invasora em diversas regiões do planeta. Este trabalho teve como objetivo criar um modelo global distribuição potencial de *Axis axis*, baseado em variáveis bioclimáticas. Usamos o algoritmo Maxent e testamos se houve uma mudança no nicho ocupado pela espécie nas regiões invadidas. Nossos resultados indicam que grandes extensões da América do Sul, África Central e no Sudeste Asiático são suscetíveis à invasão e, portanto, seria recomendado que estas regiões realizassem medidas de prevenção e controle focadas para esta espécie. O melhor modelo de previsão da distribuição atual do cervo axis foi gerado usando ocorrências das áreas nativas e invadidas. A análise do nicho ocupado mostrou uma mudança no nicho climático, enfatizando a importância de testar modelos com ocorrências de ambas regiões, original e invadida, em modelos de previsão da susceptibilidade de uma região à invasão.

## Abstract

Invasive species can cause ecological and economical damages, leading to a major economic spending to control. Once in a new area, invasive species may be constrained either by niche conservatism or by shift to new available niches. Tools and studies that assist in prioritization and prevention and indicate which species are potentially invasive are highly valued because it reduces the cost of management. This work aims to create a global model of potential areas of invasion by *Axis axis*, which has been introduced around the globe for hunting. We used the Maxent tool and tested whether there was a shift in the niche occupied by the species in the invaded regions. Our results indicate that large tracts of South America, Central Africa and Southeast Asia are susceptible to invasion and thus should be in alert. The best model predicting

---

<sup>1</sup> Artigo na formatação do periódico Biological Invasions

the current distribution of the axis deer was generated using occurrences both native and invaded occurrences. The analysis of the occupied niche showed a shift in the climatic niche, emphasizing the importance of using the occurrences of both regions in prediction models and the invasion potential of the axis deer.

### *Introduction*

Economic and sociocultural developments over the past century have led to a partial breakdown of biogeographical barriers resulting in an unprecedented spread of organisms into areas beyond their native ranges (Di Castri 1989). Many of these species were introduced purposely, especially vertebrates (Witmer *et al.* 2007). Some eventually invade natural areas and cause ecological and economical damages (Witmer *et al.* 2007). For example, in the UK the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) causes a loss of 1.2 billion dollars per year (Pimentel *et al.*, 2001) and are related with the extinction of the British population of the large blue butterfly *Maculina arion* (Manchester and Bullock 2000). The wild boar (*Sus scrofa*) in Australia cause at least 80 million dollars a year in crop damage (Emmerson and McCulloch 1994) and cause a negative effect on seedling density, soil invertebrate density and leaf litter cover in Australia lowland tropical rainforest (Taylor *et al.* 2011). In the United States and Austria, deer are responsible for a loss of 750 million dollars (Conover 1997) and 220 million euros per year (Reimoser 2003), respectively and reducing plant densities altering forest structure (Dolman and Wäber 2008).

Eradication and control of established populations of introduced species are costly and difficult to implement, thus reinforcing the need of strategies aiming at prevention, early warning and rapid response (Panzacchi *et al.* 2007; Bomford and O'Brien 1995). The implementation of such strategies requires the development and adoption of screening tools designed to identify potentially harmful species before importing them into a country (Keller *et al.* 2007). A useful tool for helping prioritization, early detection and control are species distribution models (SDMs), or niche-based models (Guisan and Thuiller 2005). Species distribution models became a major tool in ecology (Elith *et al.* 2006). These models are based on the ecological niche concept (Soberón 2007). It is plausible that biotic interactions and dispersal limitation also constrain the distribution of a species, making the realized niche of a species a subset of the fundamental niche (Soberón 2007). Climatic niche models are special cases of SDMs, relying solely on climatic parameters as predictors (Elith *et al.* 2006).

They are used to predict the potential niche, which correspond to the regions meeting the physiological requirements for the species occurrence (Jiménez-Valverde et al. 2011).

Species distribution models are based in the niche conservatism concept, it is, the tendency of a species to maintain ancestral ecological requirements (Wiens and Graham 2005; Peterson 2011). These tools can be used to potentially predict invasions in new locations because in areas with a climate that is similar to the native region, introduced species may have a higher probability of successfully establishing populations (Blackburn and Duncan 2001; Jeschke and Strayer 2006; Hayes and Barry 2008; Bomford et al. 2009). However, recent studies have found niche shifts after the invasion in plants (Broennimann et al. 2007; Petitpierre et al. 2012; Early and Sax 2014; González-Moreno 2015), insects (Medley 2010; Da Mata 2010), fish (Lauzeral et al. 2011), amphibians (Rödder and Lötters 2010; Tingley et al. 2014), lizard (Rödder and Lötters 2009), birds (Stiels 2015) and mammals (Di Febbraro et al. 2013). Thus, to increase the reliability of SDMs to predict species invasions it is important to examine whether niche shifts are occurring (GUISAN et al. 2014).

Here we modeled the potential areas of invasion by the axis deer *Axis axis* worldwide. In several biogeographical regions this species has been introduced for hunting with a high success rate in the documented cases of introduction, and is currently expanding (Nentwig 2007; Clout & Russell 2008; Sponchiado *et al.* 2011). We asked two questions: What are the areas at risk of invasion at a global level? Does *Axis axis* maintain the same climatic niche as in its native range?

## *Methods*

### *Studied species*

*Axis axis* (Erxleben 1777) is a mid-sized deer species with shoulder height of 90 cm on average. Adults have a rich russet brown coat, flecked with white spots running from head to rump in nearly linear rows along each flank. In season, males have a pair of lyre-shaped 3-tine antlers that are shed annually. Male axis deer are larger than females. Bucks in India average 65-90 kg, while does weigh 45-60 kg (Schaller 1967). They are predominantly grazers but consume leaves, flowers, fruit, mushrooms and bark sporadically (Sankar 1994; Sankar and Acharya 2004; Raman 2013; Raman *et al.* 1996; Moe and Wegge 1994) and are able to eat rubbish in peri-urban areas (Raman *et*

*al.* 1996). The species is native from regions in India, Sri Lanka, Nepal, Bhutan and Bangladesh (Grubb 2005; Raman 2013), but was successfully introduced for hunting in the United States, Argentina, Uruguay, Australia, Mexico, Croatia, New Zealand, New Guinea, Andaman Islands (Vos *et al.* 1956; Bentley and Downes 1968; Grubb 2005; Romero *et al.* 2008; Long 2003). Correctly, the Axis deer is expanding they distribution in south Brazil from Uruguay and Argentina (Sponchiado *et al.* 2011).

#### *Climate data*

We extracted 19 bioclimatic variables (Tab. 1) from WorldClim at 5 arc-minutes resolution (Hijmans *et al.* 2005). We chose this resolution because our aim was to broadly screen for climatically suitable areas across the main geographic regions in the world.

#### *Distribution data*

We extract 359 georeferenced records from the Global Biodiversity Information Facility, India Biodiversity Portal, Atlas of Living Australia, iNaturalist and other occurrences from gray literature. Duplicates were removed and was used only one occurrence per pixel remaining 142 (54 native, 88 invasive) records. To reduce the bias we used only records that are in areas where there are invasive populations, this validation was performed with the support of literature and information registered in the database of the available records. (Elith *et al.* 2010).

#### *Modeling Approach*

Modeling was run on MAXENT v.3.3.3k (Phillips *et al.* 2004, 2006; <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). MAXENT is a presence-only approach using environmental variables as predictors of the distribution. A machine-learning algorithm recently has been shown to have close relationships to other statistical approaches (Renner and Warton 2013). MAXENT has repeatedly outperformed other modeling approaches (Elith *et al.* 2006; Heikkinen *et al.* 2006), with superior performance specially when dealing with a limited number of data points (Hernandez *et al.* 2006; Wisz *et al.* 2008).

First, to reduce effects of multicollinearity in the Maxent models we conducted a Pearson's correlation analysis (Guisan and Thuiller 2005) using the SDMTools software (Brown 2014) based on background climatic data for the native and invasive regions. For each pairs of variables with correlation equal to or higher to 0.75 was used only one of the pair. Six variables were used in the models: Annual Mean Temperature, Mean

Diurnal Range, Temperature Seasonality, Annual Precipitation, Precipitation of Driest Quarter, and Precipitation of Coldest Quarter.

We used default settings of Maxent with some exceptions: we increased the regularization multiplier to 1.5 to produce a more general response curves (Elith *et al.* 2010) and the maximum iterations value to 5000 allowing the model adequate time for convergence in order to prevent the model over-predict or under-predict the correlations. The location data were randomly split into 80% training and a 20% testing subset. We used the Maxent default settings for the background points (10.000 points), extracted from a 1.000 km buffer in the native region for the Native Model (NM), and from the whole US, Uruguay and Argentina regions for the Invasive Model (IM). Both areas summed formed the Complete Model (CM). We selected the buffer dimension for the NM model to enroll the possible geographical barriers in the native areas. We used geopolitical divisions in the IM because the occurrence used are exclusive for these regions. We performed 100 splits applying the bootstrap replication with the option “Random Seed” so that each replica was unique. We obtained the final model averaging the 100 runs projected for the world map. For this projection, we used the option “fade by clamping”, which removes heavily clamped pixels from the final predictions to minimize over prediction of suitable areas (Phillips 2008; Phillips *et al.* 2009). We used Jackknife analyzes on the regularized gain of the training data to examine the relative importance of each predictor variable in the model performance and used the area under the curve (AUC) (Swets 1988; Fielding and Bell 1997) for model evaluation. Despite recent critiques on their use (Lobo *et al.* 2008; Jimenez-Valverde 2012) AUC values are still widely used in SDMs applications.

#### *Niche Overlap among Native and Invasive Ranges*

We followed two approaches to analyze niche overlap - indirect ordination and comparison of the worldwide projections created by Maxent (Guisan *et al.* 2014). We used the methodology presented by Broennimann *et al.* (2012) to ordinate the data - we ran a PCA over all 19 bioclimatic variables, stretched over the summarized background of the native and the non-native area. To reduce a potential bias in the sampling strategy, we followed the kernel density function presented by Broennimann *et al.* (2012). A ‘smoothed’ density of occurrences was generated for each grid cell in the climatic space for native and non-native data, respectively, strongly reducing the effects of sampling bias. Subsequently, the algorithm computes Schoener's *D* (Schoener 1970)

and performs tests of niche equivalency and similarity in both directions, from the native range to the non-native background and vice versa, to check for non-randomness of the results (Warren *et al.* 2008). To infer significance, both tests were based on 100 iterations, respectively. All tests were performed using the software R v3.3.2.

To compare the worldwide projections produced in Maxent, we used the ENMTools Software to calculate niche overlap using two similarity measures: Schoener's D and I statistic, derived from Hellingers' distance. Both similarity measures range from zero (when predicted environmental suitability does not overlap) to one (when all grid cells are estimated to be equally suitable for both models) (Warren *et al.* 2010).

## *Results*

### *Maxent Modeling*

All the models showed excellent predictive abilities (AUC of NM = 0.904, IM = 0.987, CM = 0.971) according to Elith *et al.* (2006). The geographical projection of the axis deer climatic niche predicted by the NM model failed to predict a large extent of the invaded range in Uruguay and Argentina in South America and in Texas in the US. The IM failed to predict a large extent of the native distribution. The CM accurately predicted both the native and invasive ranges (Fig. 1). The CM was the model that best predicted the areas where the axis deer was successfully introduced but were not used in the model (northeast, east and southeast coast in Australia; Florida; Andaman Islands and some areas in Mexico).

Worldwide projections of the CN predicted large, highly suitable areas on all continents, including a large extent of South America, Middle and Eastern regions of Africa, some islands in Central America and Southeast Asia.

The predictor variable with highest contribution were annual mean temperature to IM and CM models and annual precipitation to NM model. The Jackknife analysis indicated that the most informative variable about niche dimensions not present in other variables were temperature seasonality for NM and CM models and annual mean temperature for IM model (Table 2).

### *Niche overlap*

In the ordination analysis used to calculate niche overlap between invasion and native areas, we observed a low overlap (D metric = 0,088). Niche equivalency

hypothesis was rejected ( $p = 0,019$ ), revealing significant differences between niche in native and invasive ranges. Niche similarity yielded no significant results, leading to no rejection of the null hypotheses of niche similarities due to chance. Results of PCA showed a shift in the position of occupied climate space between the native and the non-native range (Fig. 2). The shift occurs in part within the common background of the both areas. The ENMTools results indicated that only a small similarity occurred between NM and IM for both metrics confirming the great difference between the maps generated by these models possibly reflecting the change in occupied climatic niche. (Tab. 3).

### *Discussion*

The analyzes performed in this study showed that invasive populations of the axis deer in the Americas occupy climatic conditions not represented in the native distribution of the species. This supports the hypothesis of a shift in the species' climatic niche after introductions (Holt *et al.* 2005). The result is also apparent from the failure of the model calibrated with only native occurrences (NM) and the one calibrated with only invasive occurrences (IM) in predicting respectively invasive and native distributions.

Although all models presented excellent AUCs, they showed very different performances in predicting native and invasive distributions. NM accurately predicted the native distribution in Southern Asia, whereas it failed to predict the invasive distribution in US and Uruguay. However, the models were successful in predicting the occurrences in Mexico, where the species invaded protected areas (Romero 2008). The IM predicted the occurrence in south Brazil where the species is expanding its range (Sponchiado 2011), and in some areas in south Australia. Although there is no confirmed record of invasive populations of axis deer in south Australia, there are a few mentions in the Atlas of Living Australia database. On the other hand, IM failed to predict the distribution of *Axis axis* in the native areas and predicted a large unsuitable area in Mexico. The CM performed consistently better than the IM and NM, accurately predicting both native and invasive distributions. Predictions calculated by CM correctly described the distribution of axis deer in some areas in Mexico, South Brazil, Australia and Florida. This model failed to predict the occurrence in Mexico's northern areas but was successful in showing the potential occurrence in Queensland, where some invasive populations exist (Jesser 2005). Furthermore, the model correctly

predicted the possibility of occupation of the species in Florida where it has become established (Long 2003; Belden 1994).

The greater reliability shown by CM compared to NM and IM confirmed results reported in other studies (Broennimann *et al.* 2007; Broennimann and Guisan 2008), where it is emphasized that SDMs calibrated with occurrences both from native and invasive ranges are more accurate in identifying areas vulnerable to future introductions. Thuiller *et al.* (2005) argued that taking into account both ranges allows the fitted realized niche to better approximate the fundamental niche of the species. The failure of NM and IM in predicting respectively invasive and native distributions supports findings by other studies (Rödder and Lötters 2010; Tingley *et al.* 2014; Rödder and Lötters 2009; Stiels 2015; Di Febbraro *et al.* 2013) where the failure was ascribed to a shift in species' niche during the invasion process. The non-equivalency between native and invasive niches was confirmed by the ordination and ENM analyzes, which further support the hypothesis of a shift in the species' climatic niche. Based on the CM, South America and Middle and Eastern regions of Africa, some islands in Central America and Southeast Asia are considered highly suitable for the axis deer, highlighting the need to develop strategies of preventions and early warning (Wittenberg and Cock 2001).

There are some possible explanations for the niche shift of the axis deer in introduced regions. Perhaps they have the capacity to occupy similar climatic areas in the native range, but fail to do so because of dispersal limitations, since the distribution of the species is limited to the north by the Himalayas, to the east by a large flooded areas and to the west by desert regions competitors pressure whereas the *Axis porcinus* specie is parapatry. Alternatively, since the niche shift occurred within the native environment background area, axis deer might have historically occupied areas from which it is presently absent for some reason (fragmentation, hunting, habitat loss,...). A further explanation may be simply that we lack historical georeferenced records and therefore these areas do not become part of the estimated native bioclimatic envelopes for *A. axis*. Finally, another option is the occurrence of micro-evolutionary adaptations to the new environments during or post invasion process (Broennimann and Guisan 2008).

Biological invasions are major threats to biodiversity. Many vertebrate species are intentionally introduced and cervidae have been particularly successful. The axis deer a priority species in the management of biological invasions because is a target in

several biogeographical realms is targeted for introduction for hunting, possesses a high success rate in the documented cases of introduction and is currently expanding (Nentwig 2007; Clout & Russell 2008; Sponchiado *et al.* 2011). Here we showed that the axis deer is capable of invading extensive areas in several continents where it was either already introduced or still absent and is capable of adjusting niche requirements in the introduced ranges, does reinforcing the species as a target for prevention and early warning.

### *References*

- Belden, R. C. (1994). Review of Exotic Ungulates: A Case Study in Florida. In Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies (Vol. 48, pp. 78-87).
- Bentley A.; Downes M.C., 1968: Deer in New Guinea part 1 notes on the field identification of certain deer species likely to be encountered in Papua and New Guinea. Papua New Guinea Agricultural Journal 20(1-2): 1-14
- Blackburn, T. M., & Duncan, R. P. (2001). Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature*, 414(6860), 195-197.
- Bomford, M., & O'Brien, P. (1995). Eradication or control for vertebrate pests?. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 23(2), 249-255.
- Bomford, M., Darbyshire, R. O., & Randall, L. (2009). Determinants of establishment success for introduced exotic mammals. *Wildlife Research*, 36(3), 192-202.
- Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4(5), 585-589.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., ... & Graham, C. H. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497.
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10(8), 701-709.

- Brown J.L. 2014, SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic, and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution* DOI: 10.1111/2041-210X.12200
- Clout, M. N., & Russell, J. C. (2008). The invasion ecology of mammals: a global perspective. *Wildlife Research*, 35(3), 180-184.
- Conover, M. R. (1997). Monetary and intangible valuation of deer in the United States. *Wildlife Society Bulletin*, 25(2), 298-305.
- Da Mata, R. A., Tidon, R., Côrtes, L. G., De Marco Jr, P., & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological invasions*, 12(5), 1231-1241.
- Di Castri, F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the old world. In Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. & Williamson, M. (eds) *Biological Invasions: A Global Perspective*. SCOPE 37: 1–30. Chichester: John Wiley & Sons.
- Di Febbraro, M., Lurz, P. W., Genovesi, P., Maiorano, L., Girardello, M., & Bertolino, S. (2013). The use of climatic niches in screening procedures for introduced species to evaluate risk of spread: a case with the American eastern grey squirrel. *PloS one*, 8(7), e66559.
- Dolman, P. M., & Wäber, K. (2008). Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildlife Research*, 35(3), 202-214.
- Early, R., & Sax, D. F. (2014). Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12), 1356-1365.
- Elith\*, J., H. Graham\*, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., J. Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., E. Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., S. Wisz, M. and E. Zimmermann, N. (2006), Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129–151. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

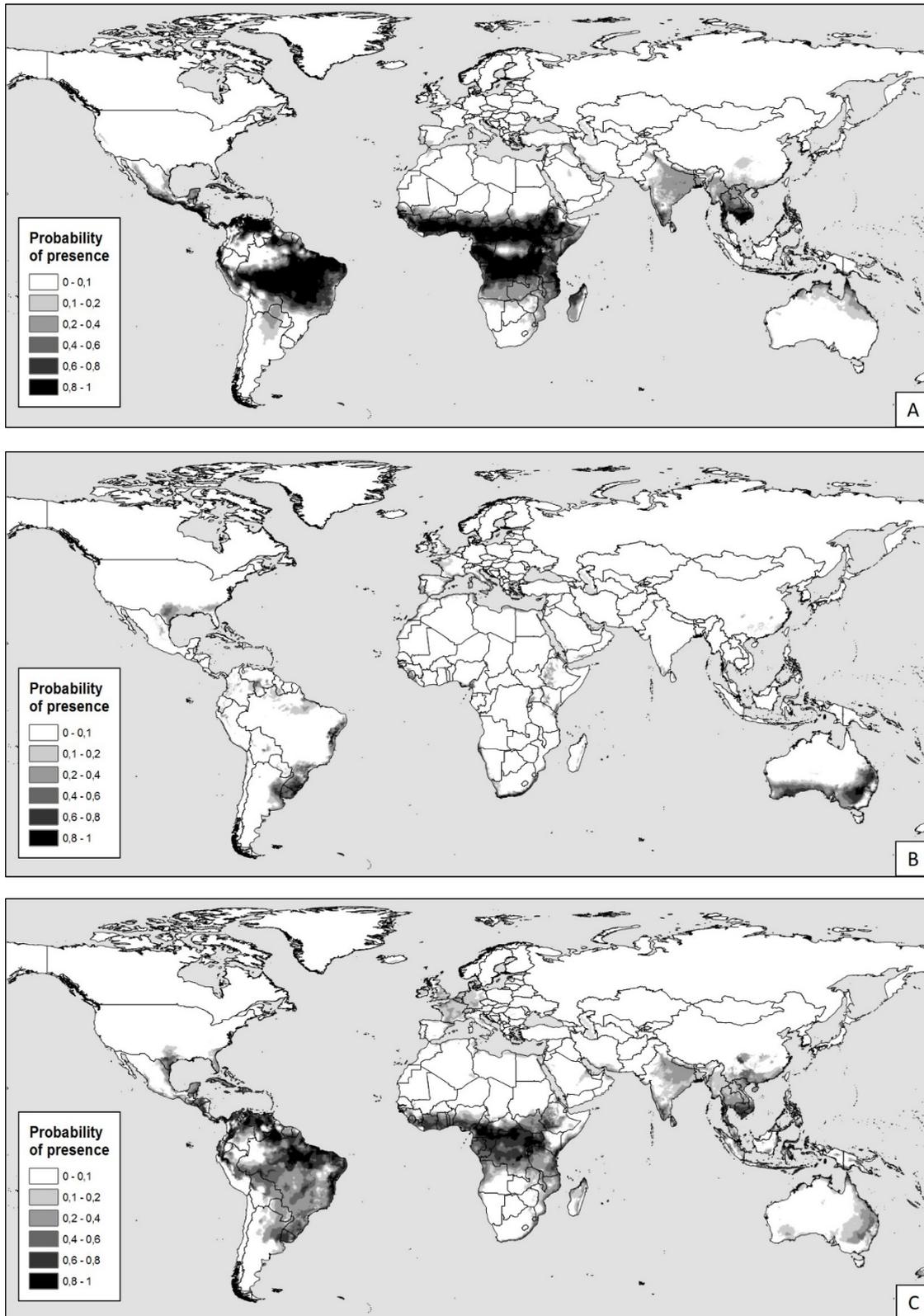
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in ecology and evolution*, 1(4), 330-342.
- Emmerson, G., & McCulloch, J. (1994). *Feral peril: Queensland's introduced plants and animals*. Queensland Parliamentary Library, Publications and Resources Section.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental conservation*, 24(01), 38-49.
- González-Moreno, P., Diez, J. M., Richardson, D. M., & Vilà, M. (2015). Beyond climate: disturbance niche shifts in invasive species. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 360-370.
- Grubb, P. (2005) *Artiodactyla*. In: Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (Eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (Vol. 1)*. JHU Press.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., & Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, 29(5), 260-269.
- Hayes, K. R., & Barry, S. C. (2008). Are there any consistent predictors of invasion success?. *Biological Invasions*, 10(4), 483-506.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W., & Sykes, M. T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30(6), 751-777.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), 1965-1978.
- Holt, R.D., Barfield, M. & Gomulkiewicz, R. (2005). Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests?. *In: Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography (eds Sax, D.F., Stachowicz, J.J. & Gaines, S.D.)*, pp. 259–290. *Sinauer Associates, Sunderland, MA*.

- Jeschke, J. M., & Strayer, D. L. (2006). Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology*, 12(9), 1608-1619.
- Jesser, P. (2005). Deer in Queensland. Pest status review. Department of Natural Resources and Mines, Queensland.
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507.
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A. T., Soberón, J., Overton, J. M., Aragón, P., & Lobo, J. M. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785-2797.
- Keller, R. P., Lodge, D. M., & Finnoff, D. C. (2007). Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1), 203-207.
- Lauzeral, C., Leprieur, F., Beauchard, O., Duron, Q., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2011). Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 20(3), 407-414.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global ecology and Biogeography*, 17(2), 145-151.
- Long, J. L. (2003). *Introduced mammals of the world: their history, distribution and influence*. Csiro Publishing.
- Long, J. L. (2003). *Introduced mammals of the world: their history, distribution and influence*. Csiro Publishing. 612 p.
- Manchester, S. J., & Bullock, J. M. (2000). The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), 845-864.
- Medley, K. A. (2010). Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 122-133.

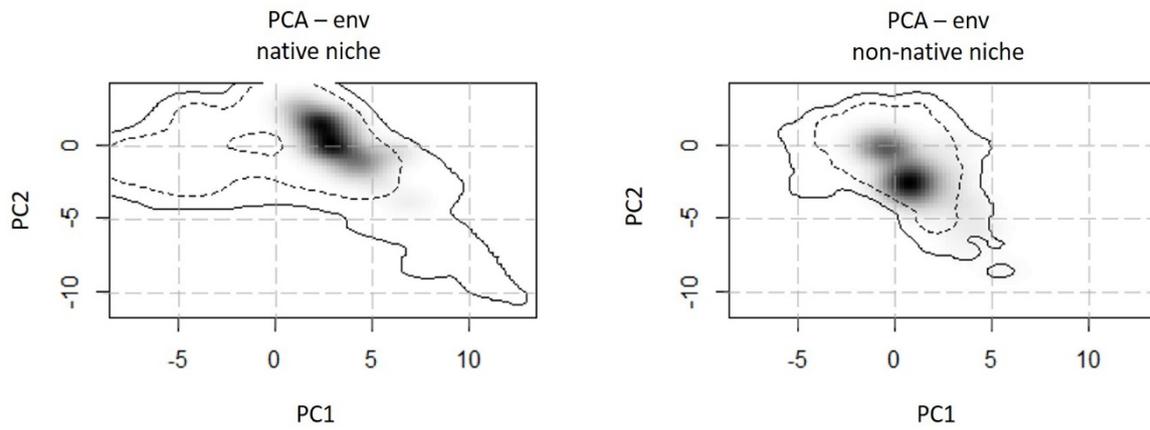
- Nentwig, W. (Ed.). (2007). *Biological invasions* (Vol. 193). Springer Science & Business Media.
- OConnell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., & Tsomondo, T. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric Ecosyst Environ*, 84(1), 120
- Panzacchi, M., Cocchi, R., Genovesi, P., & Bertolino, S. (2007). Population control of coypu *Myocastor coypus* in Italy compared to eradication in UK: a cost-benefit analysis. *Wildlife Biology*, 13(2), 159-171.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2012). Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335(6074), 1344-1348.
- Phillips, S. (2008). A brief tutorial on Maxent. AT & T Research. <<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial.doc>>.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259.
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004, July). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning* (p. 83). ACM.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181-197.
- Reimoser, F. (2003). Steering the impacts of ungulates on temperate forests. *Journal for Nature Conservation*, 10(4), 243-252.
- Renner, I. W., & Warton, D. I. (2013). Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology. *Biometrics*, 69(1), 274-281.

- Rödder, D., & Lötters, S. (2009). Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18(6), 674-687.
- Rödder, D., & Lötters, S. (2010). Explanative power of variables used in species distribution modelling: an issue of general model transferability or niche shift in the invasive Greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*). *Naturwissenschaften*, 97(9), 781-796.
- Romero, Jorge Álvarez et al. (2008) *Animales exóticos en México: Una amenaza para la biodiversidad*. México: Semarnat. 518 p.
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 408-418.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Sponchiado, J., Melo, G. L., & Cáceres, N. C. (2011). First record of the invasive alien species *Axis axis* (Erxleben, 1777)(Artiodactyla: Cervidae) in Brazil. *Biota Neotropica*, 11(3), 403-406.
- Stiels, D., Gaißer, B., Schidelko, K., Engler, J. O., & Rödder, D. (2015). Niche shift in four non-native estrildid finches and implications for species distribution models. *Ibis*, 157(1), 75-90.
- Swets, J. A. (1988). Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857), 1285-1293.
- Taylor, D. L., Leung, L. P., & Gordon, I. J. (2011). The impact of feral pigs (*Sus scrofa*) on an Australian lowland tropical rainforest. *Wildlife Research*, 38(5), 437-445.
- Thuiller, W., Lavorel, S., & Araújo, M. B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 347-357.
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F., & Kearney, M. R. (2014). Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(28), 10233-10238.

- Vos, A. D., Manville, R. H., & Gelder, R. V. (1956). Introduced mammals and their influence on native biota.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607-611.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 519-539.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., & Guisan, A. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Witmer, G.W., P.W. Burke, W.C. Pitt and M.L. Avery. (2007). Management of invasive vertebrates in the United States: an overview. *Managing Vertebrate Invasive Species*. Paper 56.
- Wittenberg, R., & Cock, M. J. (Eds.). (2001). *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices*. CABI.



**Figure 1.** Worldwide projections of Axis axis climatic niche. A – NM, B – IM, C – CM.



**Figure 2.** Position of the climatic niche of *Axis axis* calculated with PCA – env method. The grey shading indicates the density of occurrences. The solid and dashed line represent, respectively, 100% and 50% of the available environment of the selected background, following Broennimann et al. (2012).

**Table 1.** Bioclimatic variables extracted from WorldClim. The variables that were used in the models are with asterisks.

Codes	Meaning
BIO 1	Annual Mean Temperature*
BIO 2	Mean Diurnal Range*
BIO 3	Isothermality
BIO 4	Temperature Seasonality*
BIO 5	Max Temperature of Warmest Month
BIO 6	Min Temperature of Coldest Month
BIO 7	Temperature Annual Range
BIO 8	Mean Temperature of Wettest Quarter
BIO 9	Mean Temperature of Driest Quarter
BIO 10	Mean Temperature of Warmest Quarter
BIO 11	Mean Temperature of Coldest Quarter
BIO 12	Annual Precipitation*
BIO 13	Precipitation of Wettest Month
BIO 14	Precipitation of Driest Month
BIO 15	Precipitation Seasonality
BIO 16	Precipitation of Wettest Quarter
BIO 17	Precipitation of Driest Quarter*
BIO 18	Precipitation of Warmest Quarter
BIO 19	Precipitation of Coldest Quarter*

**Table 2.** Percentage contribution of predictor variables generated by the MaxEnt algorithm in the worldwide models. Variables with the largest contribution are highlighted in grey and variable that decreases the gain the most when it is omitted are in bold.

Variable		Percent contribution		
		NM	IM	CM
BIO 1	Annual Mean Temperature	11.8	<b>42.3</b>	43
BIO 2	Mean Diurnal Range	0.7	2	3.3
BIO 4	Temperature Seasonality	<b>36.2</b>	21.8	<b>27.3</b>
BIO 12	Annual Precipitation	<b>36.8</b>	6.5	11.2
BIO 17	Precipitation of Driest Quarter	10.5	24.6	3.7
BIO 19	Precipitation of Coldest Quarter	4	2.8	11.5

**Table 3.** Result for the similarity measures (Schoener's D and I statistic) from ENMTools for comparing the different prediction models. The closer to 1 the greater the similarity.

Metric	IM x CM	NM x CM	NM x IM
<i>D</i>	0.327	0.696	0.187
<i>I</i>	0.614	0.894	0.410

## Considerações finais

No primeiro capítulo estruturamos com sucesso um protocolo de busca sistemática para compilar os efeitos de espécies em áreas invadidas. Com este protocolo foi possível demonstrar que o cervo axis modifica a composição da vegetação através herbivoria e que isso pode levar a efeitos indiretos em outros animais. Além da herbivoria se relatou o comportamento de exclusão competitiva, onde o chital apresenta um comportamento agressivo afugentando outra espécie de cervídeo menor. Contudo foi baixo o número de estudos demonstrando os efeitos, a maioria dos estudos encontrados apenas os sugerem, assim dificultando a elaboração de projetos de controle e prevenção. Entre os efeitos sugeridos, o que mais foi encontrado são estudos de presença de parasitas que apenas sugerem a transmissão para espécies nativas ou que o cervo axis possa servir de reservatório aumentando o índice de contágio. Dentre as regiões a onde se encontram estudos se destacam os Estados Unidos por apresentarem no mínimo um estudo para cada região onde o cervo foi introduzido e as Ilhas Andamã que é a localização com a maior quantidade de estudos. Não foi encontrado nenhum estudo para a Austrália, Uruguai, México, países em que há populações invasoras.

No segundo capítulo serviu para criar um modelo de distribuição potencial do cervo axis com o intuito de alertar as regiões onde a espécie pode vir a se tornando invasora. Com enfoque na América do Sul constatamos que o chital apresenta uma alta probabilidade de se tornar invasor no Brasil. Reforçando esta hipótese, algumas ocorrências já estão sendo registradas no Rio Grande do Sul, perto da fronteira com o Uruguai. Assim medidas para o monitoramento e controle já devem ser criadas para não permitir uma maior expansão.

Nesse trabalho, também ressaltamos a importância de se utilizar tanto ocorrências da área de distribuição original quanto das áreas invadidas, visto que encontramos uma diferença no nicho climático ocupado nas áreas invadidas com relação as áreas originais. Essas diferenças podem ocorrer devido ou a microevoluções durante o processo de invasão, ou devido ao processo de urbanização da Índia que fragmentando os habitats nativos e estes não mais estão disponíveis, ou a barreiras geográficas que não permitem a ocupação total do nicho potencial da espécie.

Os próximos estudos irão focar na presença do cervo axis no Rio Grande do Sul, visto o alerta da modelagem e das ocorrências. Pretende-se utilizar as ocorrências relatadas para o estado em uma modelagem de distribuição mais precisa, que incorpore variáveis com um grau de refinamento maior como de uso e cobertura do solo, proximidade de cursos d'água entre outras. Além disso, refazer a busca sistemática após determinado tempo seria de grande auxílio para acompanhar o progresso das pesquisas sobre os efeitos dessa espécie ou até mesmo utilizar este mesmo protocolo para outras espécies invasoras com o intuito de auxiliar nas tomadas de decisão.

## Referências bibliográficas

- Ali R (2004) The effect of introduced herbivores on vegetation in the Andaman Islands. *Curr Sci* 86:1103–1112.
- Ali R, Pelkey N (2013) Satellite images indicate vegetation degradation due to invasive herbivores in the andaman islands. *Curr Sci* 105:209–214.
- Allombert S, Gaston AJ, Martin JL (2005a) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations RID E-5059-2010. *Biol Conserv* 126:1–13. doi: 10.1016/j.biocon.2005.04.001
- Allombert S, Stockton S, Martin JL (2005b) A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conserv Biol* 19:1917–1929. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00280.x
- Anderson SB (1999) Axis deer overview and profile.
- Asher GW, Gallagher DS, Tate ML, Tedford C (1999) Hybridization between sika deer (*Cervus nippon*) and axis deer (*Axis axis*). In: *Journal of Heredity*. pp 236–240
- Atkinson IAE, Moller HK (1990) The handbook of New Zealand mammals.
- Barre N, Bianchi M, De Garine-Wichatitsky M (2002) Effect of the association of cattle and rusa deer (*Cervus timorensis russa*) on populations of cattle ticks (*Boophilus microplus*). *Ann N Y Acad Sci* 969:280–289. doi: 10.1111/j.1749-6632.2002.tb04393.x
- Bartos L, Vankova D, Siler J, Losos S (1996) Fallow deer tactic to compete over food with red deer. *Aggress Behav* 22:375–385. doi: 10.1002/(SICI)1098-2337(1996)22:5<375::AID-AB6>3.0.CO;2-I
- Berling DJ, Huntley B, Bailey JP (1995) Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *J Veg Sci* 6:269–282. doi: 10.2307/3236222
- Belden RC (1994) Review of exotic ungulates: A case study in Florida. *Proc Forty-Eighth Annu Conf - Southeast Assoc Fish Wildl Agencies* 78–87/r669.
- Bentley A, Downes MC (1968) Deer in new guinea part 1: notes on the field identification of certain deer species likely to be encountered in papua and new guinea. *Papua New Guinea Agric J* 20:1–14.
- Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol*. doi: 10.1371/journal.pbio.1001850

- Boltovskoy D, Correa N, Cataldo D, Sylvester F (2006) Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biol. Invasions* 8:947–963.
- Boltovskoy D, Karatayev A, Burlakova L, et al (2009) Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia* 1–14. doi: 10.1007/s10750-009-9956-9
- Branch GM, Nina Steffani C (2004) Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 300:189–215.
- Bujes C de S (2008) *Biologia e conservação de quelônios no Delta do Rio Jacuí–RS: aspectos da história natural de espécies em ambientes alterados pelo homem.* UFRGS
- Carlton JT (1999) The scale and ecological consequences of biological invasions in the world's oceans. In: *Invasive species and biodiversity management.* pp 195–212
- Clavero M, Garcaberthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* 20:110.
- Clout MN, Russell JC (2008) The invasion ecology of mammals: A global perspective. *Wildl Res* 35:180–184. doi: 10.1071/WR07091
- Colautti RI, MacIsaac HI (2004) A neutral terminology to define “invasive” species. *Divers Distrib* 10:135–141. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x
- Conover M (1997) Monetary and intangible valuation of deer in the United States. *Wildl Soc Bull* 25:298–305.
- Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol Rev* 78:347–383. doi: 10.1017/S1464793102006061
- Cowie RH, Robinson DG (2003) Pathways of Introductions of Nonindigenous Land and Freshwater Snails and Slugs. In: Ruiz GM, Carlton JT (eds) *Invasive species: vectors and management strategies.*, 1st edn. Island Press, pp 93–122
- Cree A, Daugherty CH, Hay JM (1995) Reproduction of a Rare New Zealand Reptile, the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Rat-Free and Rat-Inhabited Islands. *Conserv Biol* 9:373–383. doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.9020373.x
- Cronk QCB, Fuller J. (1995) *Plant Invaders.* Chapman & Hall, London
- Darrigran G, Drago IE (2000) Distribuição de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), em la Cuenca Del Plata. *Region Neotropical. Medio Ambient.*

- Ambient. Aquat. 13:75–79.
- De Vos A, Manville RH, Van Gelder RG (1956) *Introduced Mammals and their influence on Native Biota.*, 1st edn. New York Zoological Society
- Debárbora VN, Nava S, Cirignoli S, et al (2012) Ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing endemic and exotic wild mammals in the Esteros del Iberá wetlands, Argentina. *Syst Appl Acarol* 17:243–250.
- Di Castri F (1989) History of biological invasions with special emphasis on the Old World. In: *Biological invasions: a global perspective.* pp 1–30
- Doerr E., Dorrough J, Davies M., et al (2015) Maximizing the value of systematic reviews in ecology when data or resources are limited. *Austral Ecol* 40:1–11.
- Dolman PM, Wäber K (2008) Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildl. Res.* 35:202–214.
- Duckworth JW, Kumar NS, Anwarul Islam M, et al (2015) *Axis axis*. In: *IUCN Red List Threat. Species 2015 e.T41783A22158006.*
- Duncan RP, Bomford M, Forsyth DM, Conibear L (2001) High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: A role for climate. *J Anim Ecol* 70:621–632. doi: 10.1046/j.1365-2656.2001.00517.x
- Duncan RP, Forsyth DM (2006) Modelling population persistence on islands: mammal introductions in the New Zealand archipelago. *Proc Biol Sci* 273:2969–2975. doi: 10.1098/rspb.2006.3662
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:677–697. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elton CS (2013) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants.* Springer, Chicago
- Faas CJ, Weckerly FW (2010) Habitat Interference by Axis Deer on White-Tailed Deer. *J Wildl Manage* 74:698–706. doi: 10.2193/2009-135
- Fagerstone KA (2003) *Mitigating Impacts of Terrestrial Invasive Species.* Encyclopedia of Pest Management, Colorado
- Ferronato BO, Marques TS, Guardia I, et al (2009) The turtle *Trachemys scripta elegans* (Testudines, Emydidae) as an invasive species in a polluted stream of southeastern Brazil. *Herpetol Bull* 29–34.
- Flecker AS, Townsend CR (1994) Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecol Appl* 4:798–807. doi: 10.2307/1942009

- Flowerdew JR, Ellwood SA (2001) Impacts of woodland deer on small mammal ecology. In: *Forestry*. pp 277–287
- Flueck WT, Smith-Flueck JAM, Naumann CM (2003) The current distribution of red deer (*Cervus elaphus*) in southern Latin America. *Z Jagdwiss* 49:112–119. doi: 10.1007/BF02190451
- Flueck WT, Smith-Flueck JM (2006) Predicaments of endangered huemul deer, *Hippocamelus bisulcus*, in Argentina: A review. *Eur. J. Wildl. Res.* 52:69–80.
- Focardi S, Tinelli A (2005) Herbivory in a Mediterranean forest: Browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica* 28:239–247. doi: 10.1016/j.actao.2005.05.010
- Forsyth DM, Duncan RP (2001) Propagule Size and the Relative Success of Exotic Ungulate and Bird Introductions to New Zealand. *Am Nat* 157:583–595. doi: 10.1086/320626
- Forsyth DM, Duncan RP, Bomford M, Moore G (2004) Climatic suitability, life-history traits, introduction effort, and the establishment and spread of introduced mammals in Australia. *Conserv Biol* 18:557–569. doi: 10.1111/j.1523-1739.2004.00423.x
- Franklin J (2009) Mapping species distributions: spatial inference and prediction. *Board Memb Landsc Ecol J Veg Sci* 336. doi: 10.1007/s10980-011-9603-5
- Fritts TH, Rodda GH (1998) THE ROLE OF INTRODUCED SPECIES IN THE DEGRADATION OF ISLAND ECOSYSTEMS: A Case History of Guam. *Annu Rev Ecol Syst* 29:113–140. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.113
- Gill RMA, Fuller RJ (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. In: *Ibis*. pp 119–127
- Goodman SJ, Barton NH, Swanson G, et al (1999) Introgression through rare hybridization: A genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics* 152:355–371.
- Goudswaard PC, Witte F, Katunzi EFB (2002) The tilapiine fish stock of Lake Victoria before and after the Nile perch upsurge. *J Fish Biol* 60:838–856. doi: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb02413.x
- Groom MJ, Meffe KG, Carroll RC (2006) *Principles of conservation biology*, 3rd edn. Sinauer Associates
- Grubb P (2005) Artiodactyla. In: WILSON D, Reeder DM (eds) *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.*, 3rd edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 637–722

- Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, et al (2014) Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 29:260–269.
- Hebert PDN, Wilson CC, Murdoch MH, Lazer R (1991) Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. *Can J Zool* 69:405–409. doi: 10.1139/z91-063
- Herborg LM, Jerde CL, Lodge DM, et al (2007) Predicting invasion risk using measures of introduction effort and environmental niche models. *Ecol Appl* 17:663–674. doi: 10.1890/06-0239
- Hernández PA, Graham, Catherine H, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography (Cop)* 29:773–785. doi: 10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x
- Hirzel AH, Posse B, Oggier PA, et al (2004) Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: The case of the bearded vulture. *J Appl Ecol* 41:1103–1116. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00980.x
- Hodde MS (2004) Restoring Balance: Using Exotic Species to Control Invasive Exotic Species. *Conserv. Biol.* 18:38–49.
- Hone J (2007) *Wildlife Damage Control*, 1st edn. CABI Publishing
- Horsley SB, Stout SL, DeCalesta DS (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecol Appl* 13:98–118. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0098:WTDIOT]2.0.CO;2
- Huryn AD (1998) Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia* 115:173–183. doi: 10.1007/s004420050505
- Iverson LR, Prasad AM, Matthews SN, Peters M (2008) Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *For Ecol Manage* 254:390–406. doi: 10.1016/j.foreco.2007.07.023
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:7198–7202. doi: 10.1073/pnas.0501271102
- Joys AC, Fuller RJ, Dolman PM (2004) Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. *For Ecol Manage* 202:23–37. doi: 10.1016/j.foreco.2004.06.035

- Kelsey RG, Locken LJ (1987) Phytotoxic properties of cnicin, a sesquiterpene lactone from *centaurea maculosa* (spotted knapweed). *J Chem Ecol* 13:19–33. doi: 10.1007/BF01020348
- Kirby KJ (2001) The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. In: *Forestry*. pp 219–229
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16:199–204.
- Kraus F (2003) Invasion pathways for terrestrial vertebrates. *Invasive species vectors and management Strateg* 68–92.
- Kremen C, Cameron A, Moilanen A, et al (2008) Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science* (80- ) 320:222–226. doi: 10.1126/science.1155193
- Kulhanek SA, Ricciardi A, Leung B (2011) Is invasion history a useful tool for predicting the impacts of the world's worst aquatic invasive species? *Ecol Appl* 21:189–202. doi: 10.1890/09-1452.1
- Lever C (1985) *Naturalized Mammals of the World*. Prentice Hall Press
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7:975–989.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2013) *Invasion ecology*, 2nd edn. Wiley-Blackwell
- Long JL (2003) *Introduced Mammals of the world. Their History, Distribution and Influence*.
- Loo SE, Mac Nally R, Lake PS (2007) Forecasting New Zealand mudsnail invasion range: Model comparisons using native and invaded ranges. *Ecol Appl* 17:181–189. doi: 10.1890/1051-0761(2007)017[0181:FNZMIR]2.0.CO;2
- Mack R (2003) Plant naturalizations and invasions in the eastern United States: 1634–1860. *Ann Missouri Bot Gard* 90:77–90. doi: 10.2307/3298528
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, et al (2000) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10:689–710. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2
- Mattila HR, Otis GW (2003) A comparison of the host preference of monarch butterflies (*Danaus plexippus*) for milkweed (*Asclepias syriaca*) over dog-strangler vine (*Vincetoxicum rossicum*). *Entomol Exp Appl* 107:193–199. doi: 10.1046/j.1570-7458.2003.00049.x

- Mau-Crimmins TM, Schussman HR, Geiger EL (2006) Can the invaded range of a species be predicted sufficiently using only native-range data? Lehmann lovegrass (*Eragrostis lehmanniana*) in the southwestern United States. *Ecol Modell* 193:736–746. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.09.002
- McIntosh AR, Townsend CR (1995) Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams. *Can J Fish Aquat Sci* 52:1821–1833. doi: 10.1139/f95-175
- Mertins JW, Mortenson J a, Bernatowicz J a, Hall PB (2011) *Bovicola tibialis* (Phthiraptera:Trichodectidae): occurrence of an exotic chewing louse on cervids in North America. *J Med Entomol* 48:1–12. doi: 10.1603/ME10057
- Moe SR, Wegge P (1997) The effects of cutting and burning on grass quality and axis deer (*Axis axis*) use of grassland in lowland Nepal. *J Trop Ecol* 13:279. doi: 10.1017/S0266467400010452
- Mohamed KI, Papes M, Williams R, et al (2006) Global invasive potential of 10 parasitic witchweeds and related Orobanchaceae. *Ambio* 35:281–288. doi: 10.1579/05-R-051R.1
- Mohanty NP, Harikrishnan S, Sivakumar K, Vasudevan K (2016) Impact of invasive spotted deer (*Axis axis*) on tropical island lizard communities in the Andaman archipelago. *Biol Invasions* 18:9–15. doi: 10.1007/s10530-015-1006-0
- Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG (2009) Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *PLoS Med* 6:264–269. doi: 10.1371/journal.pmed.1000097
- Montalto L, De Drago IE (2003) Tolerance to desiccation of an invasive mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae), under experimental conditions. *Hydrobiologia* 498:161–167. doi: 10.1023/A:1026222414881
- Morrone JJ (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *J. Biogeogr.* 29:149–152.
- Nentwing W (ed) (2007) *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media
- Núñez MA, Relva MA, Simberloff D (2008) Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecol* 33:317–323. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01819.x
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, et al (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51:933. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

- Orrock JL, Danielson BJ (2004) Rodents balancing a variety of risks: Invasive fire ants and indirect and direct indicators of predation risk. *Oecologia* 140:662–667. doi: 10.1007/s00442-004-1613-4
- Parker I, Simberloff D, Lonsdale W (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol Invasions* 1:3–19. doi: 10.1023/A:1010034312781
- Pastorino G, Darrigran G, Martin S, Lunaschi L (1993) *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del río de La Plata. *Neotropica* 39:101–102.
- Peterson AT, Robins CR (2003) Using Ecological-Niche Modeling to Predict Barred Owl Invasions with Implications for Spotted Owl Conservation. *Conserv Biol* 17:1161–1165. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.02206.x
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Modell* 190:231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pullin AS, Knight TM (2001) Effectiveness in conservation practice: Pointers from medicine and public health. *Conserv. Biol.* 15:50–54.
- Pullin AS, Stewart GB (2006) Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conserv. Biol.* 20:1647–1656.
- Raman TRS (1997) Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of chital or axis deer in southern India. *J Biosci* 22:203–218. doi: 10.1007/BF02704733
- Reimoser F (2003) Steering the impacts of ungulates on temperate forests. *J Nat Conserv* 252:243–252. doi: <http://dx.doi.org/10.1078/1617-1381-00024>
- Ricciardi A (2003) Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: An empirical approach applied to zebra mussel invasions. *Freshw Biol* 48:972–981. doi: 10.1046/j.1365-2427.2003.01071.x
- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, et al (2000) Plant invasions--the role of mutualisms. *Biol Rev* 75:65–93. doi: 10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x
- Richardson ML, Demarais S (1992) Parasites and Condition of Coexisting Populations of White-Tailed and Exotic Deer in South-Central Texas. *J Wildl Dis* 28:485–489.
- Riemann H, Zaman MR, Ruppner R, et al (1979) Paratuberculosis in cattle and free-living exotic deer. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 174:841–3.
- Romero JÁ, Legorreta RAM, de Ita AO, et al (2008) Animales exóticos en México: Una

- amenaza para la biodiversidad., 1st edn. Semarnat, México
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conserv. Biol.* 18:787–798.
- Roura-Pascual N, Suarez A V., McNyset K, et al (2006) Niche differentiation and fine-scale projections for Argentine ants based on remotely sensed data. *Ecol Appl* 16:1832–1841. doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[1832:NDAFPF]2.0.CO;2
- Russell JC, Clout MN, McArdle BH (2004) Island biogeography and the species richness of introduced mammals on New Zealand offshore islands. *J Biogeogr* 31:653–664. doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.01037.x
- Sankar K (1994) The Ecology of Three Large Sympatric Herbivores (Chital, Sambar, Nilgai) with Special Reference for Reserve Management in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan. Univ. of Rajasthan
- Sankar K, Acharya B (2004) SPOTTED DEER OR CHITAL: *Axis axis* Erxleben, 1777. In: SANKAR K, Goyal SP (eds) *Ungulates of India*. Wildlife Institute Of India, Dehradun, pp 171–180
- Sars (1978) Relatório e apreciação sobre o valor nutritivo, produtividade e comportamento do “capim Annoni 2” (*Eragrostis plana* Nees). Porto Alegre
- Schaller GB (1967) *The Deer and the Tiger: a study of wildlife in India*. University Of Chicago Press, Chicago
- Schindler DE, Knapp RA, Leavitt PR (2001) Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into Mountain Lakes. *Ecosystems* 4:308–321.
- Shankar Raman TR, Menon RKG, Sukumar R (1996) Ecology and management of chital and blackbuck in Guindy National Park, Madras. *J Bombay Nat Hist Soc* 93:178–192.
- Simon KS, Townsend CR (2003) Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshw Biol* 48:982–994. doi: 10.1046/j.1365-2427.2003.01069.x
- Sinclair ARE, Fryxell JM, Caughley G (2006) *Wildlife Ecology, Conservation, and Management*.
- Sponchiado J, Melo GL, Caceres NC (2011) First record of the invasive alien species *Axis axis* (Erxleben, 1777) (*Artiodactyla: Cervidae*) in Brazil. *Biota Neotrop* 11:403–406. doi: 10.1590/S1676-06032011000300032

- Staples M, Niazi M (2007) Experiences using systematic review guidelines. *J Syst Softw* 80:1425–1437. doi: 10.1016/j.jss.2006.09.046
- Stephens RM, Alldredge AW, Phillips GE (2003) Aggressive interactions of Rocky Mountain Elk, *Cervus elaphus nelsoni*, during the calving season toward Mule Deer, *Odocoileus hemionus*, in central Colorado. *Can Field-Naturalist* 117:316–317.
- Stiels D, Gaißer B, Schidelko K, et al (2015) Niche shift in four non-native estrildid finches and implications for species distribution models. *Ibis (Lond 1859)* 157:75–90. doi: 10.1111/ibi.12194
- Stiling P (2002) Potential Non-target Effects of a Biological Control Agent, Prickly Pear Moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae), in North America, and Possible Management Actions. *Biol Invasions* 4:273–281. doi: 10.1023/A:1020988922746
- Stone J, Dolman PM, Fuller RJ (2004) Impacts of deer grazing on regenerating coppice stools and ground flora - an enclosure study in Bradfield Woods, England. *Q J For* 98:257–262.
- Telfer S, Bown K (2012) The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Funct Ecol* 26:1288–1299. doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02049.x
- Underwood EC, Klinger R, Moore PE (2004) Predicting patterns of non-native plant invasions in Yosemite National Park, California, USA. *Divers Distrib* 10:447–459. doi: 10.1111/j.1366-9516.2004.00093.x
- Van Vuren D, Coblenz BE (1987) Some ecological effects of feral sheep on Santa Cruz island, California, USA. *Biol Conserv* 41:253–268. doi: 10.1016/0006-3207(87)90089-9
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media, London
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, et al (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers Distrib* 14:763–773. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x
- Witmer G, Burke P, Pitt W, Avery M (2007) Management of invasive vertebrates in the United States: an overview. *Manag Vertebr Invasive Species Proc an Int Symp* 56:127–137.
- Witte F, Goldschmidt T, Wanink J, et al (1992) The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake

Victoria. *Environ. Biol. Fishes* 34:1–28.

Witte F, Msuku BS, Wanink JH, et al (2000) Recovery of cichlid species in Lake Victoria: an examination of factors leading to differential extinction. *Rev Fish Biol Fish* 10:233–241. doi: 10.1023/A:1016677515930

Wotton DM, Hewitt CL (2004) Marine biosecurity post-border management: Developing incursion response systems for New Zealand. *New Zeal J Mar Freshw Res* 38:553–559. doi: 10.1080/00288330.2004.9517260