

2013

**Efectos comunitarios de la invasión de
rana toro *Lithobates catesbeianus* en
Aceguá, Cerro Largo**

Noelia Gobel

noeliagobel@gmail.com



Orientador: Gabriel Laufer

Área Biodiversidad y Conservación

Museo Nacional de Historia Natural

Tesina de grado

Licenciatura en Ciencias
Biológicas, orientación
Ecología

Facultad de Ciencias
Universidad de la
República

ÍNDICE

1. Resumen.....	3
2. Introducción.....	4
2.1. Invasiones biológicas.....	4
2.2. La rana toro <i>Lithobates catesbeianus</i>	6
2.3. Ecología trófica de <i>L. catesbeianus</i>	7
3. Objetivos.....	9
3.1. Objetivo general.....	9
3.2. Objetivos específicos.....	9
4. Metodología.....	10
4.1. Sitio de estudio.....	10
4.2. Muestreo de campo y análisis de laboratorio.....	11
4.3. Análisis de datos.....	14
5. Resultados.....	17
5.1. Caracterización ambiental de los charcos.....	17
5.2. Patrones de estructura comunitaria.....	19
5.3. Dieta de peces.....	30
5.4. Tamaño y estadio de larvas de anfibios.....	32
6. Discusión.....	35
6.1. Efectos comunitarios de la invasión.....	36
6.2. Relación positiva con los peces nativos.....	37
6.3. Efecto en los anfibios nativos.....	38
7. Conclusiones.....	40
8. Agradecimientos.....	42
9. Bibliografía.....	43
10. Anexo.....	50

1. RESUMEN

Lithobates catesbeianus es anuro exótico recientemente reportado en Uruguay. Las primeras observaciones sugieren que afecta la estructura comunitaria de los cuerpos de agua que invade. El objetivo del presente trabajo es evaluar los cambios comunitarios ocurridos tras la invasión de rana toro en Aceguá y ayudar a comprender los mecanismos causales del patrón observado. Se plantea como hipótesis que en los cuerpos de agua invadidos la mayor parte de las especies de macroinvertebrados y renacuajos nativos son excluidos por depredación. La remoción de estos depredadores intermedios causa un incremento en los recursos disponibles (zooplancton), que es aprovechado por los peces, quienes escapan de la depredación de rana toro. Además, la presencia de rana toro puede acelerar la metamorfosis de las larvas nativas como respuesta de escape. Se estudiaron siete sistemas lénticos con diferente grado de invasión, mediante muestreos estacionales, donde se colectaron los diferentes componentes comunitarios. Los cuerpos de agua invadidos presentaron menor riqueza de depredadores intermedios (e.g. hemípteros, coleópteros y otros macroinvertebrados, larvas de anfibios y peces) que los no invadidos. Mientras que la densidad de macroinvertebrados no presentó diferencias entre charcos, la densidad de algunas larvas de anfibios nativos sí se vio afectada. Sin embargo, el tamaño y estadio de desarrollo de los renacuajos de los sistemas recientemente invadidos fue igual o mayor que en los no invadidos, sugiriendo ausencia de respuesta de dichas larvas frente a la depredación de rana toro. Finalmente, los peces aumentaron sus densidades y tallas en los charcos con mayor tiempo de invasión y su dieta resultó más diversa. Esto indica condiciones favorables para estos peces ante la invasión, posiblemente a causa de una liberación de recursos. La rana toro estaría ocasionando fuertes cambios desde el inicio de invasión que afectarían diferencialmente a los componentes comunitarios. Además, se evidencia la necesidad de controlar la población restringida de rana toro en Aceguá, donde ocurre una alta biodiversidad nativa.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Invasiones biológicas

La magnitud y relevancia de la crisis actual de la biodiversidad es un tema prioritario para académicos y políticos a escala global (Cardinale et al., 2012; Jenkins, 2003). Las invasiones biológicas, junto al cambio climático, son consideradas una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad (Sala et al., 2000). Como consecuencia del incremento de la introducción de especies exóticas y de la extinción local de especies nativas, se está generando un fenómeno denominado “homogenización de la biota” caracterizado por un incremento en la similitud entre comunidades distantes (Vitousek et al., 1996; Olden y Poff, 2003).

El creciente intercambio de bienes y servicios entre diferentes regiones del mundo está incrementando el movimiento de especies fuera de sus rangos históricos de distribución (Lockwood et al., 2006; Mack et al., 2000). Algunas de estas especies trasladadas, logran establecer nuevas poblaciones y un subgrupo de las mismas encuentra las condiciones propicias para su expansión. Podemos por lo tanto, ver a una invasión biológica como un proceso, en el cual tras la llegada de una nueva especie, ocurren las siguientes etapas: (1) establecimiento de las poblaciones fundadoras manteniendo una distribución y tamaño poblacional restringido; (2) expansión del rango de distribución y (3) saturación y alcance de un área de distribución constante (Lockwood et al., 2006; Neill y Arim, 2011). Debido a sus notorios efectos, la mayor parte de las invasiones son detectadas o consideradas nocivas recién durante la etapa de expansión (Fig. 1). En esta fase, las especies exóticas pueden generar fuertes impactos ecológicos en la biodiversidad nativa y en las funciones ecosistémicas, muchas veces con costos económicos y efectos en la salud humana y animal (Lockwood et al., 2006; Neill y Arim, 2011).

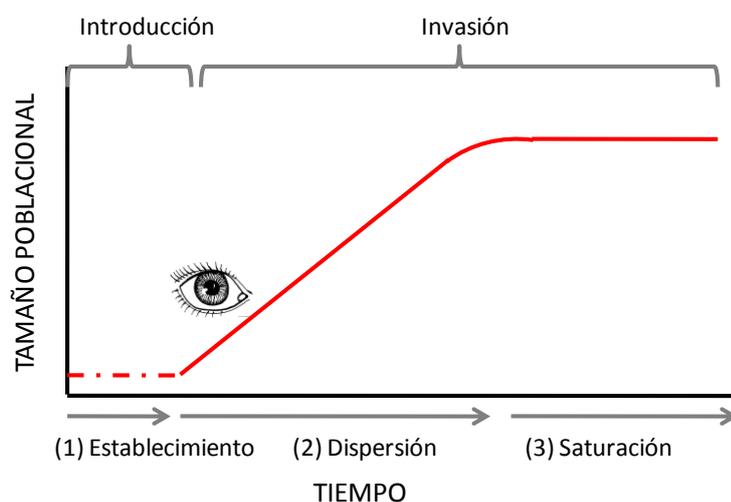


Figura 1. Etapas del proceso de invasión. La imagen ilustra el incremento del tamaño poblacional de la especie invasora en función del tiempo. El dibujo del ojo indica el momento donde se incrementa la detectabilidad de las invasiones biológicas.

Los impactos ecológicos de las especies exóticas invasoras pueden ser observados en los diferentes niveles de organización (Parker et al., 1999). Estas pueden alterar el pool de genes de las poblaciones nativas, ya sea de manera directa por hibridación e introgresión o indirecta debido a alteraciones en el patrón de selección natural o flujo génico entre las poblaciones nativas (Parker et al., 1999). A nivel de individuos, las interacciones antagónicas como la depredación, competencia y/o transmisión de enfermedades por parte de invasores, puede generar cambios en el desarrollo ontogénico y/o comportamiento (e.g. cambio en el uso de hábitat, patrones de actividad y/o desarrollo) alterando el estado corporal, la supervivencia y finalmente el fitness (Boone et al., 2004; Kiesecker et al., 2001; Parker et al., 1999; Smith et al., 2013). A nivel poblacional, se ha observado que las invasiones pueden generar alteraciones en las tasas demográficas, la abundancia y el crecimiento, llegando en ciertos casos a extinciones locales o globales (Murray et al., 1988; Parker et al., 1999; Settle y Wilson, 1990). A su vez, las especies invasoras pueden alterar los patrones de estructura comunitaria, como por ejemplo la riqueza de especies, la diversidad y la forma de las tramas tróficas y además, pueden afectar atributos ecosistémicos, como el ciclado de nutrientes y la productividad primaria, muchas veces con efectos a nivel de paisaje (Lockwood et al., 2006; Parker et al., 1999; Preston et al., 2012; Snyder y Evans, 2006; Strayer, 2012; Zedler y Kercher, 2004).

En este contexto, comprender los mecanismos que median el establecimiento y la propagación de los invasores biológicos es fundamental para su manejo. A pesar del creciente número de publicaciones recientes en esta área, resulta notable los escasos consensos existentes sobre los mecanismos subyacentes a una invasión biológica (Neill y Arim, 2011). Las ideas existentes acerca de qué facilita o promueve una invasión se pueden resumir en cuatro grandes hipótesis: (1) la de *derretimiento biótico*, plantea que las especies invasoras generan alteraciones

en los ecosistemas que facilitan el establecimiento de posteriores invasoras (Simberloff y Holle, 1999); (2) la de *liberación del enemigo*, expresa que las especies exóticas son exitosas por carecer de relaciones antagonistas (e.g. patógenos, parásitos y/o depredadores) en los nuevos ambientes (Elton, 1958); (3) la de *conductores y pasajeros*, establece que las especies exóticas pueden actuar como conductores de cambios en el sistema que invaden o que los cambios producidos en el sistema debidos a otras razones faciliten la invasión (MacDougall y Turkington, 2005); y (4) la de *disponibilidad de recursos*, plantea que si en el sistema hay recursos disponibles para la especie exótica se facilita su invasión (Davis et al., 2000).

La mayor parte de los estudios disponibles sobre invasiones biológicas refieren a reportes de ocurrencias, interacciones específicas, distribución o avance y pocos se enfocan en sus interacciones a nivel comunitario (Simberloff, 2004). Tal vez por esta baja comprensión de las interacciones de las invasoras con las comunidades nativas, es que ha costado tanto desarrollar herramientas para su control o mitigación de sus efectos (Bossenbroek et al., 2005). La situación es aún menos conocida en Sudamérica, donde pocas especies invasoras han sido estudiadas y de la mayoría se conoce únicamente su distribución u ocurrencia (Rodríguez, 2001; Speziale et al., 2012).

2.2. La rana toro, *Lithobates catesbeianus*

La rana toro *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802), es una de las especies que ha sido reiteradamente introducida en nuestra región y para la cual se han reportado varias poblaciones silvestres establecidas y en expansión (Akmentins y Cardozo, 2010; Both et al., 2011; Ferreira y Lima, 2012; Laufer et al., 2008; 2009; Pereyra et al., 2006; Sanabria et al., 2011). Este anuro acuático, perteneciente a la familia Ranidae, es originario del este de Estados Unidos y ha sido introducido en diversas regiones del mundo con fines ornamentales, de control biológico y principalmente para su cría en acuicultura (Adams y Pearl, 2007; Jennings y Hayes, 1985). Fueron muy pocos los casos en que la cría comercial de esta especie se desarrolló con éxito (Carnevia, 2005; Cunha y Delariva, 2009), sin embargo, se generaron diversos focos de invasión de rana toro a nivel global (Ficetola et al., 2007; Kraus, 2009; Liu y Li, 2009).

L. catesbeianus es un animal sumamente conspicuo, que presenta gran tamaño corporal (tanto en estadio adulto como larval) y los machos adultos producen fuertes vocalizaciones nupciales. Presenta una elevada fecundidad (una hembra puede poner entre 1.000 y 25.000 huevos), una alta tasa de crecimiento y tolerancia a elevadas densidades poblacionales (Adams y Pearl, 2007). Si bien prefiere los cuerpos de agua lénticos permanentes como sitio de reproducción, presenta una gran plasticidad que le permite ocupar distintos tipos de ambientes

(Adams et al., 2003; Adams y Pearl, 2007). Asimismo, *L. catesbeianus* tiene una gran capacidad de dispersión, pudiendo desplazarse largas distancias por tierra y a través de canales o arroyos (Adams et al., 2003). Además de por su amplia tolerancia y capacidad dispersiva, la rana toro ha llamado la atención por su rol como depredador, fuerte competidor, estructurador de las comunidades y vector de organismos patógenos como *Batrachochytrium dendrobatidis* y Ranavirus (Galli et al., 2006; Garner et al., 2006; Miller et al., 2011; Pearl et al., 2004; Schloegel et al., 2009). Estos atributos podrían explicar su alta capacidad invasiva y sus fuertes efectos sobre la biodiversidad local. Incluso, diferentes autores han planteado a esta especie como uno de los agentes causales del declive global de los anfibios (e.g. Blaustein y Kiesecker, 2002; Collins y Crump, 2009).

En Uruguay se han reportado hasta el momento tres poblaciones de rana toro asociadas a antiguos criaderos, en Rincón de Pando (Canelones), Paraje Bizcocho (Soriano) y Aceguá (Cerro Largo) (Laufer et al., 2008; 2009). La peligrosidad potencial de la especie y el estado primario de su invasión en Uruguay, han llevado a que el Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras considere a la rana toro una especie invasora de alto riesgo, cuyo control resulta prioritario (Aber et al., 2012; Aber y Ferrari, 2010).

2.3. Ecología trófica de *L. catesbeianus*

La evidencia existente, mayormente de estudios realizados en el hemisferio norte, indica que el adulto de rana toro es un importante depredador (Jancowski y Orchard, 2013; Werner et al., 1995) y sus larvas tienen una alta tasa de consumo de recursos primarios (Kiesecker et al., 2001; Kupferberg, 1997). Lamentablemente, no existe mucho conocimiento de las relaciones tróficas de esta especie en nuestra región. Algunos estudios regionales sugieren que es un depredador generalista, con una dieta que abarca desde invertebrados hasta anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Akmentins y Cardozo, 2010; Barrasso et al., 2009; Silva et al., 2009, 2011), al tiempo que su larva es un fuerte consumidor de recursos acuáticos basales como algas y diatomeas y de recursos de niveles tróficos superiores como pequeños invertebrados y huevos (Ruibal y Laufer, 2012). En los primeros cuerpos de agua donde se encontró *L. catesbeianus* en el departamento de Canelones, Laufer y colaboradores (2008) reportan un marcado patrón de estructuración comunitaria. La comunidad invadida se caracteriza por la ausencia de anfibios e invertebrados nativos y por una mayor abundancia y tamaño corporal de pequeños peces como *Cnesterodon decemmaculatus* y *Cheirodon interruptus* (Laufer et al., 2008). Dichas especies son comunes en varios ambientes de Uruguay, caracterizándose por una dieta omnívora, compuesta mayormente de algas, invertebrados acuáticos y zooplancton (Teixeira de Mello et

al., 2011). Esto estaría indicando un efecto negativo de *L. catesbeianus* sobre los macroinvertebrados y anuros nativos y algún tipo de relación positiva con estos peces.

El efecto negativo sobre los anfibios nativos concuerda con lo reportado para otras regiones y puede estar relacionado con el consumo de huevos, larvas y adultos por parte de la rana toro u otros efectos indirectos no letales (Kraus, 2009). Por ejemplo, se ha demostrado en otras regiones que la presencia de larvas y adultos de rana toro puede reducir la supervivencia y acelerar el desarrollo de los renacuajos nativos, induciendo por tanto la metamorfosis a menores tamaños corporales, afectando negativamente el fitness individual (Boone et al., 2004; Kiesecker et al., 2001). El rol depredador del adulto de rana toro está fuertemente documentado a nivel global (Jancowski y Orchard, 2013; Silva et al., 2009, 2011; Werner et al., 1995). Sin embargo, la evidencia en relación a las interacciones comunitarias y los cambios en las tramas tróficas que se generan tras el ingreso de la rana toro a una comunidad, son escasas para nuestra región. Además, el patrón encontrado en Canelones por Laufer y colaboradores (2008) podría deberse a efectos de selección del ambiente por parte de la rana toro, a tratarse de una comunidad muy alterada por la actividad agrícola e incluso a una limitante metodológica por ser un estudio muy acotado temporal y espacialmente.

Es bien conocido que pocas especies de larvas de anuros son capaces de tolerar la presencia de peces, de hecho se ha reportado que estos determinan el patrón de distribución de las larvas de anfibios (Hartel et al., 2007; Hecnar y M'Closkey, 1997; Peltzer y Lajmanovich, 2004; Porej y Hetherington, 2005; Werner et al., 2007). Sin embargo, *L. catesbeianus* no solo puede tolerar la presencia de peces (Hecnar y M'Closkey, 1997; Porej y Hetherington, 2005), sino que incluso puede presentar interacciones positivas con ellos (Adams et al., 2003; Werner y McPeck, 1994). Un caso reportado en el hemisferio norte es el del pez invasor *Lepomis macrochirus*, que por depredar larvas de odonatos, los que a su vez son importantes depredadores de renacuajos, facilita indirectamente el establecimiento de larvas de *L. catesbeianus* (Adams et al., 2003; Werner y McPeck, 1994). La novedad del patrón reportado por Laufer et al. (2008) en Costa de Pando, consiste en que en este caso la relación positiva ocurre con pequeñas mojarras de dieta omnívora, las cuales logran escapar de la depredación de rana toro (no aparecen en estudios de dieta) y los mecanismos de interacción con *L. catesbeianus* no resultan a priori tan evidentes. Las observaciones ulteriores de charcos invadidos en Soriano y Aceguá y en Córdoba y Salta (Argentina) sugieren que este tipo de patrón es persistente y común en la región (Laufer, obs. pers.). Es por tanto necesario entender y ampliar el conocimiento sobre este tipo de interacción local que podría estar generando una situación diferente a la de otras regiones frente a la invasión de rana toro. Entender dichas interacciones y los mecanismos implicados es el objetivo de la presente tesis de grado.

3. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

El presente trabajo tiene como objetivo identificar y describir el patrón generado en la estructura comunitaria de los cuerpos de agua invadidos por la rana toro en Aceguá, Cerro Largo, Uruguay.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Objetivo 1. Evaluar las alteraciones en la composición de las comunidades invadidas por la rana toro. Además, pretende explorar sus interacciones con los diferentes componentes de las comunidades como forma de entender dichas alteraciones.

Hipótesis 1: Por tratarse de un fuerte depredador, de talla mucho mayor que las especies nativas, la rana toro se instala rápidamente en el sistema como un depredador tope que genera fuertes cambios en la comunidad acuática como consecuencia de su consumo. Tanto las larvas, como los adultos de rana toro depredan fuertemente a varios grupos presentes en dicha comunidad, produciendo la desaparición de macroinvertebrados y larvas de anfibios nativos. Sin embargo, los peces logran escapar de la depredación y pueden por lo tanto coexistir con la rana toro.

Predicciones:

- La riqueza de especies de los charcos invadidos será menor que la de los charcos no invadidos.
- La composición de las comunidades invadidas será diferente de las no invadidas, presentando mayores densidades de peces y menores densidades de macroinvertebrados y larvas de anfibios nativos.

Objetivo 2. Evaluar las consecuencias de la presencia de un nuevo depredador tope en los charcos invadidos por rana toro, con énfasis en los peces.

Hipótesis 2: La introducción de un depredador tope en el sistema produce fuertes modificaciones en la red trófica del charco. La desaparición de la mayor parte de las especies de depredadores omnívoros (macroinvertebrados y larvas de anfibios nativos) que conforman los niveles tróficos intermedios del charco, genera un aumento en la densidad de los recursos del sistema. La ausencia de depredadores y la mayor disponibilidad de recursos basales sustentan una mayor densidad y riqueza de especies de zooplancton. A su vez, este incremento de

zooplancton puede ser aprovechado por los pequeños peces omnívoros (madrecitas y mojarra) que logran escapar de la depredación de rana toro y les permite alcanzar mayores tamaños corporales y densidades poblacionales.

Predicciones:

- En los sistemas invadidos habrá una mayor densidad de zooplancton que en los sistemas no invadidos. Esta densidad será aún mayor en los charcos sin presencia de peces.
- Las mojarra en los sistemas invadidos tendrán mayores tallas y/o densidades, en relación a los no invadidos.
- La ingesta de los peces en los charcos invadidos comprenderá una mayor riqueza de especies que en los charcos no invadidos.

Objetivo 3. Evaluar las consecuencias de la presencia de rana toro sobre las larvas de anfibios nativos.

Hipótesis 3: Las larvas de anfibios nativos reconocen a la rana toro como depredador. Los individuos depredados generan señales de estrés, que causa un aumento en la tasa de desarrollo de las larvas, como estrategia para abandonar rápidamente (mediante la metamorfosis) un ambiente desfavorable. Debido a esto, las larvas sufren la metamorfosis de manera más temprana y a menores tamaños corporales.

Predicción:

- Las larvas nativas de los sistemas invadidos presentarán menor tamaño corporal y mayor estadio de desarrollo que las de los sistemas no invadidos.

4. METODOLOGÍA

4.1. Sitio de estudio

La localidad de Aceguá se encuentra localizada al noreste de nuestro país en el departamento de Cerro Largo (31°54'S; 54°07'W). Se trata de un área de paisaje serrano con una altitud importante para Uruguay, en la cual se dividen dos grandes cuencas, la del Río Negro y la de la Laguna Merín. Es además, una zona de alta diversidad para varios grupos taxonómicos nativos (Brazeiro et al., 2008).

La zona periurbana se compone mayormente de campos para la cría de ganado, donde además existe un pequeño frigorífico local y una cantera de extracción de balastro. Se encuentran allí una serie de cuerpos de agua lénticos permanentes (tajamares) los cuales son utilizados mayormente para fines agropecuarios, especialmente ganadería extensiva. En 2007 se detectó en algunos de estos cuerpos de agua una población silvestre de *L. catesbeianus* en fase de establecimiento. En 2012, cuando comenzaron los muestreos para el presente proyecto la rana toro se encontraba en fase de expansión, distribuyéndose en un radio de aproximadamente 2 km desde el antiguo criadero. Debido a diferentes muestreos que se han realizado desde de año 2007 hasta la fecha, esta población se encuentra relativamente bien conocida.

4.2. Muestreo de campo y análisis de laboratorio

Se realizaron cuatro salidas de campo, una por cada estación del año, en los meses de mayo, julio y octubre de 2012 y febrero de 2013. En las mismas, se muestrearon siete charcos de similares condiciones morfológicas, los cuales presentan áreas que comprenden un rango desde 307 m² hasta 2555 m² (Tabla 1). Uno de estos charcos fue incorporado al estudio en el muestreo de julio con la finalidad de mejorar el número de réplicas. Estos charcos presentan diferentes tiempos de colonización de *L. catesbeianus* y para cuantificar el grado de invasión de cada uno, se estableció un criterio basado en el tiempo transcurrido desde el ingreso de la rana toro en los mismos y su utilización como sitios de reproducción. De esta forma se construyó una variable categórica llamada grado de invasión, con la cual se trabaja a lo largo del presente trabajo (Tabla 1). Considerando los siete charcos muestreados se cuenta con un buen gradiente temporal, que va desde cero a varios años de invasión. Además, en los charcos muestreados se pueden distinguir dos importantes patrones de estructura comunitaria determinada por la presencia o ausencia de peces (Tabla 1). Cabe destacar, que debido al reciente avance del frente de invasión de *L. catesbeianus* no se contó con ningún charco dominado por peces y sin presencia de rana toro, aunque si se trabajó con un buen gradiente de invasión en este tipo de comunidades.

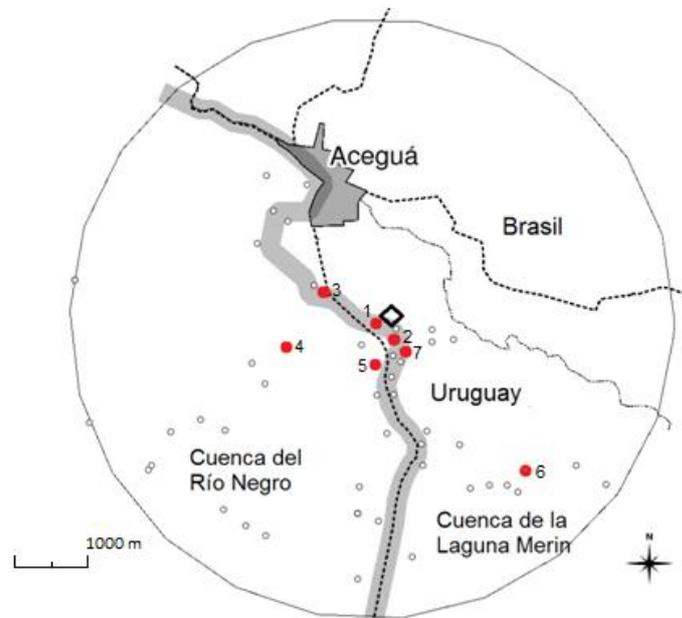


Figura 2. Área de estudio. Los puntos en rojo corresponden a los siete charcos muestreados y los círculos negros refieren a los charcos presentes en la zona que no fueron incluidos en este trabajo. La línea gris marca la divisoria de agua, a la derecha la cuenca de la Laguna Merín y a la izquierda la cuenca del Río Negro. Las líneas punteadas indican las carreteras y la línea continua la frontera Uruguay-Brasil. El polígono gris denota el centro urbano de Aceguá y el cuadrado negro el antiguo criadero de rana toro.

Tabla 1. Se detalla para cada charco muestreado su área (determinada como la superficie geométrica más cercana según las fotos satelitales de Google Earth a partir de mediciones tomadas in situ), grado de invasión de *L. catesbeianus* (variable categórica establecida de acuerdo al tiempo que cada charco llevaba invadido al momento en que comenzaron los muestreos para el presente trabajo), una descripción del criterio utilizado y la presencia de peces, según los datos obtenidos del muestreo estacional en la localidad de Aceguá.

N° Charco	Área	Grado de invasión	Descripción	Presencia de peces
1	1555	3	Presencia de larvas hace 12 meses	No
2	443	4	Presencia de larvas hace más de 4 años	Si
3	419	2	Presencia de larvas hace 6 meses	Si
4	1942	0	No invadido	No
5	2736	1	Adultos cantando	Si
6	307	0	No invadido	No
7	2535	1	Adultos cantando	Si

En cada cuerpo de agua se midieron condiciones fisicoquímicas como pH, conductividad y transparencia (mediante mini disco de Secchi), registrándose cinco réplicas por charco y por muestreo para cada una de estas variables. Asimismo, se registró el porcentaje de cobertura vegetal y la matriz de vegetación externa (e.g. pastizal, árboles, bañados, cultivo, construcciones

antrópicas). Se tomaron muestras de agua (tres réplicas por charco por muestreo) las cuales fueron transportadas al laboratorio, donde se determinó la concentración de clorofila *a* mediante un fluorómetro Turner Designs AquaFluor (Modelo 8010). Los valores de clorofila *a* se expresaron como unidades de fluorescencia (UF) y se promediaron de manera de obtener para cada charco un único valor por muestreo. Durante las noches, se realizaron muestreos en los que se registró las especies de anfibios adultos presentes en cada charco.

Zooplankton- Para evaluar la composición y abundancia de zooplankton se filtraron en cada salida 5 muestras de 2 litros de agua por charco, utilizando una malla de 68 µm de poro. Estas se llevaron a volumen fijo y se fijaron con lugol para su posterior análisis. En el laboratorio, se tomó una alícuota de cada muestra y se extendió sobre una placa de petri marcada. Bajo lupa binocular y utilizando claves de identificación (e.g. Thorp y Covich, 2010) los individuos se clasificaron por grupos taxonómicos –Rotíferos, Cladóceros, Copépodos y larvas de Copépodos (Nauplios)- y se contabilizaron. Luego se determinó la abundancia de organismos por litro de agua mediante la fórmula siguiente:

$$\text{Densidad (org. L}^{-1}\text{)} = (n*v/\varpi)/V$$

Donde *n* es el número de organismos contabilizados, *V* es el volumen filtrado en campo, *v* es el volumen fijo y donde ϖ es el volumen de la alícuota. Para cada ítem, se determinó el promedio de los valores de abundancia obtenidos en cada charco por fecha de muestreo para realizar el análisis de datos.

Depredadores intermedios- Para estudiar la estructura comunitaria de los depredadores intermedios (macroinvertebrados, larvas de anfibios y peces) se tomaron muestras utilizando una red de arrastre de 5 x 1 m de área y 0,5 cm de malla. Se realizaron dos arrastres en cada charco, uno en el sentido del diámetro mayor y otro del menor, desde la zona más profunda hasta la zona de costa determinando la longitud muestreada. Los ejemplares obtenidos fueron sacrificados con una sobredosis de lidocaína clorhidrato, fijados con formol al 4% y depositados en las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN).

Luego en el laboratorio, los macroinvertebrados se clasificaron al menor nivel taxonómico posible mediante claves de identificación, se contabilizaron y se midieron utilizando un calibre digital (Mugnai et al., 2009; Costa et al., 2006). Las larvas de anfibios se clasificaron a nivel de especie (en algunos casos solo se pudo determinar género) utilizando artículos descriptivos y claves de identificación (e.g. Laufer y Barreneche, 2008; Kolenc et al., 2003; Rossa-Feres y Nomura, 2006). A cada larva se le midió el largo total y se le determinó el estadio de desarrollo según el criterio de Gosner (1960) (McDiarmid y Altig, 1999). Los peces

también fueron determinados, contabilizados y medidos (longitud estándar STL, distancia boca-base del pedúnculo de la aleta caudal) (Casciotta et al., 2005; Teixeira de Mello et al., 2011). Para las muestras superiores a 80 individuos (de cada subgrupo clasificado) se obtuvo una sub-muestra aleatoria de 80 ejemplares para realizar las mediciones y determinación de estadio de desarrollo en el caso de las larvas de anfibios. Se calculó un valor estimado de densidad de cada ítem en cada charco y fecha, dividiendo la cantidad de individuos sobre los metros de arrastre y promediando los dos arrastres realizados en cada muestreo.

Dieta de Peces- Se estudió la dieta de los peces colectados en cada charco en octubre de 2012. Para los casos donde las muestras fueron mayores a 20 individuos, se seleccionaron aleatoriamente una sub-muestra de 20 ejemplares por especie. Estos se disecaron y se determinó su contenido estomacal bajo lupa binocular, utilizando claves de identificación de zooplancton e invertebrados (Costa et al., 2006; Mugnai et al., 2009; Thorp y Covich, 2010).

4.3. Análisis de datos

Patrones de estructura comunitaria

Se realizó un análisis de correspondencia para evaluar diferencias en la estructura comunitaria entre los distintos charcos y para distinguir qué grupos de organismos marcan dichas diferencias. Este método analiza gráficamente la asociación entre el número de individuos de cada especie en cada charco, agrupando los sistemas similares (Yelland, 2010). Para este análisis se utilizaron las observaciones del número de individuos para cada grupo taxonómico, excepto en los peces que se consideró el número de mojarras clasificadas por tamaño (ver Tabla 5). Cuando dichos ítems presentaron una frecuencia menor al 1% se agruparon en grupos taxonómicos mayores. Se consideraron los datos de los cuatro muestreos y se realizó en primer lugar el análisis comprendiendo la totalidad de los charcos muestreados. Dicho análisis evidenció la diferencia en las estructuras de las comunidades de los charcos con y sin presencia de peces ya reportada para el hemisferio norte (aunque en el hemisferio norte se trata de otro tipo de peces) (Hecnar y M'Closkey, 1997; Petranka et al. 1987). Debido a que dicha diferencia en la estructura de las comunidades puede enmascarar otras diferencias, se realizó luego el análisis de correspondencia tratando a los charcos con y sin presencia de peces de manera independiente.

Para comparar la riqueza (número de grupos taxonómicos) entre los charcos, se realizaron curvas de rarefacción utilizando el software EcoSim (Entsminger, 2012). Este análisis permite la comparación de muestras que pueden tener diferencias debido a problemas metodológicos o

características del sistema. Es un algoritmo que calcula la riqueza de especies esperada basado en submuestras aleatorias de los individuos. Este análisis asume los siguientes supuestos, los cuales se cumplen en este trabajo: (1) las muestras deben tener un tamaño considerable de modo asegurar una correcta caracterización; (2) la distribución de los individuos en el sistema es aleatoria; (3) las muestras presentan niveles taxonómicos comparables y las comunidades son similares; (4) Se utilizó el mismo método de muestreo y (5) no es correcto extrapolar a tamaño de muestra mayores (Gotelli y Graves, 1996). Se consideraron todos los ítems de macroinvertebrados, peces y larvas de anfibios registrados en los cuatro muestreos y se analizaron de manera independiente los charcos con y sin peces.

Análisis de densidad de los componentes comunitarios

Depredadores intermedios: Para comparar las densidades de los depredadores intermedios en los charcos con diferente grado de invasión de rana toro se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) en el software R (R Development CoreTeam, 2013). Se consideró como variable de respuesta las densidades de macroinvertebrados (por familia y el conjunto de todos los individuos), de larvas de anfibios (por especie y el conjunto) y de peces (por especie y el conjunto). Los grupos con registros ocasionales solo se tomaron en cuenta en el análisis del grupo, debido a que tienen una densidad de 0 en la mayoría de los charcos. Además para el caso de los peces también se trabajó con densidad de mojarra (Characidae) clasificadas según la talla (establecidas por cuartiles, ver Tabla 5). La fecha y la presencia de peces se consideraron como factor y el grado de invasión de rana toro (Tabla 1) como la variable independiente. Debido al desbalance de los datos y a la presencia de datos faltantes se realizó el ANOVA con suma de cuadrados tipo III. Se consideró un $\alpha = 0,05$ como significativo y para cada prueba se testearon los principios de normalidad mediante el test de Shapiro-Wilk y el de homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. Para los casos en que existieron diferencias significativas se realizó el test a posteriori de Tukey que permite determinar cómo se distribuyen dichas diferencias (Karp, 2010; Montgomery, 2000; Sokal y Rohlf, 2009).

Recursos basales: Se realizaron Análisis de Co-varianza (ANCOVA) en el software R (R Development CoreTeam, 2013), para determinar si existen diferencias significativas en relación al grado de invasión de rana toro. Las variables de respuesta analizadas fueron: la concentración de clorofila *a* y la abundancia de cladóceros, copépodos, nauplios, rotíferos y el total de zooplancton (suma de los taxa de zooplancton recién mencionados). Como variable independiente se tomó el grado de invasión de rana toro (según criterio establecido en la Tabla 1), como co-variable se utilizó la densidad total de herbívoros nativos (mojarra, larvas de

anfibios y macroinvertebrados herbívoros –ver clasificación en Tabla A-4 del Anexo) y la fecha de muestreo se incluyó en el modelo como factor. Se verificaron los principios de normalidad y homocedasticidad mediante los test de Shapiro-Wilk y de Levene. Se consideró como significativo un $\alpha = 0,05$. En los casos en que existieron diferencias significativas se realizó el test a posteriori de Duncan para determinar cómo se distribuyen dichas diferencias entre los grupos considerados (Karp, 2010; Montgomery, 2000).

Dieta de peces

Para comparar la riqueza de la dieta de los peces entre los charcos, se realizaron curvas de rarefacción para cada especie de mojarra y para el total de las mismas utilizando el software EcoSim (Entsminger, 2012).

Tamaño y estadio de desarrollo de larvas de anfibios

Para evaluar las diferencias en el tamaño y en el estadio de desarrollo de las larvas en los charcos con diferente grado de invasión de rana toro se realizó el test no-paramétrico de Kruskal-Wallis, el cual no asume una distribución normal de los datos. Se utilizó este análisis porque los datos obtenidos de tamaño y estadio no tenían una distribución normal, lo cual tampoco se logró con ninguna transformación de dichas variables. Se realizó el análisis con las especies que se encontraron en más de un charco y este se repitió para cada fecha de muestreo de manera independiente. En el modelo utilizado, tanto el tamaño de las larvas como el estadio constituyeron la variable respuesta y el grado de invasión de rana toro la variable independiente. Se consideró como significativo un $\alpha = 0,05$ y para los casos en que existen diferencias significativas se realizó un test a posteriori de manera de evaluar donde se encuentran dichas diferencias (Karp, 2010; Sokal y Rohlf, 2009).

5. RESULTADOS

5.1. Caracterización ambiental de los charcos

Caracterización fisicoquímica- La conductividad de los charcos muestreados presenta una media anual que va desde 42,3 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en el charco 4-0 (de aquí en adelante: numero de charco y grado de invasión, respetivamente) hasta 118,1 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en el charco 6-0 (Fig. 3). La media anual de pH tiene un mínimo de 5,8 en el charco 4-0 y un máximo de 9,4 en charco 6-0 (Fig. 4). En cuanto a la transparencia del agua, las medias toman valores que van desde 6,04 cm hasta 31,18 cm (Fig. 5). No se identificó una relación significativa entre dichas variables y el grado de invasión de rana toro.

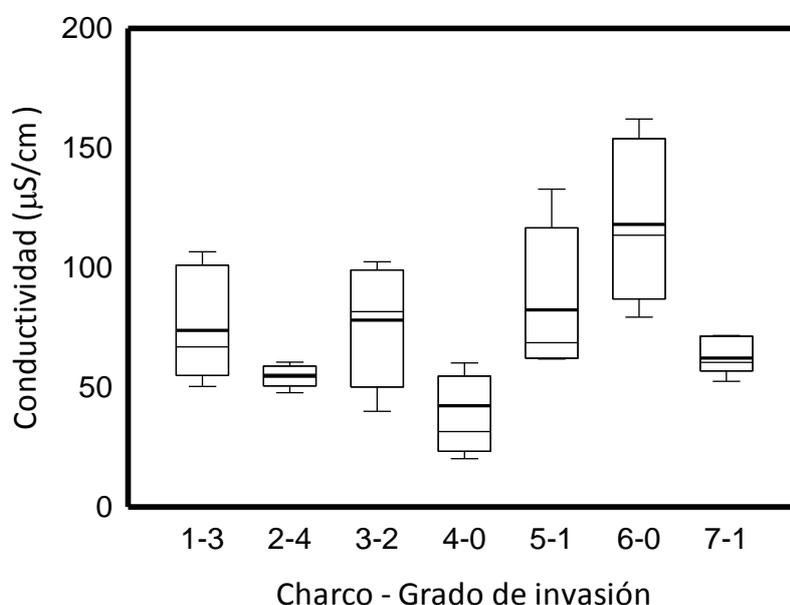


Figura 3. Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$) anual para los charcos muestreados en la zona de Aceguá donde ocurre rana toro. En el eje de las abscisas se detalla el número de charco seguido por el grado de invasión según el criterio establecido en la tabla 1 (0 = no invadido; 1 = presencia solamente de adultos de rana toro en actividad; 2= presencia de larvas de rana toro 6 meses previo al comienzo de los muestreos; 3 = presencia de larvas 1 año previo al comienzo de los muestreos y 4= invadido por rana toro hace más de 4 años). La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %.

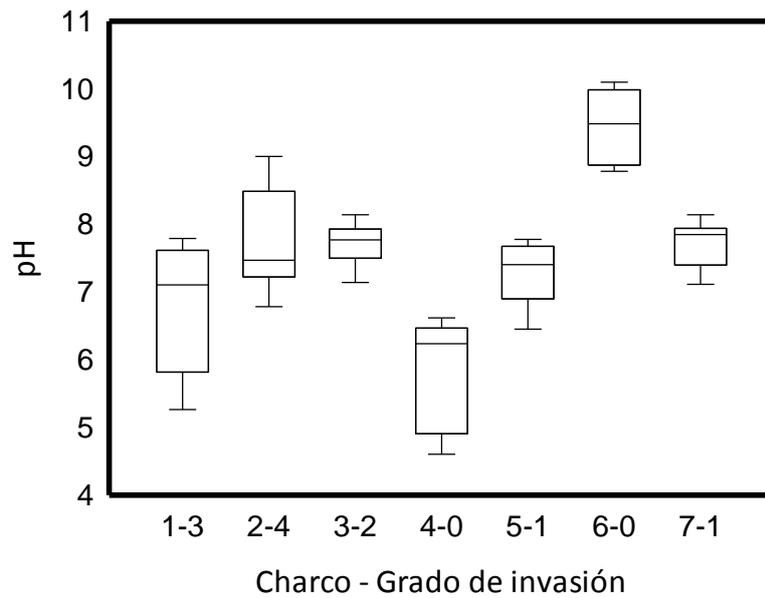


Figura 4. pH anual para los charcos muestreados en la zona de Aceguá donde ocurre rana toro. En el eje de las abscisas se detalla en primer lugar el número de charco seguido por el grado de invasión según el criterio establecido en la tabla 1 (0 = no invadido; 1 = presencia solamente de adultos de rana toro en actividad; 2= presencia de larvas de rana toro 6 meses previo al comienzo de los muestreos; 3 = presencia de larvas 1 año previo al comienzo de los muestreos y 4= invadido por rana toro hace más de 4 años). La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %.

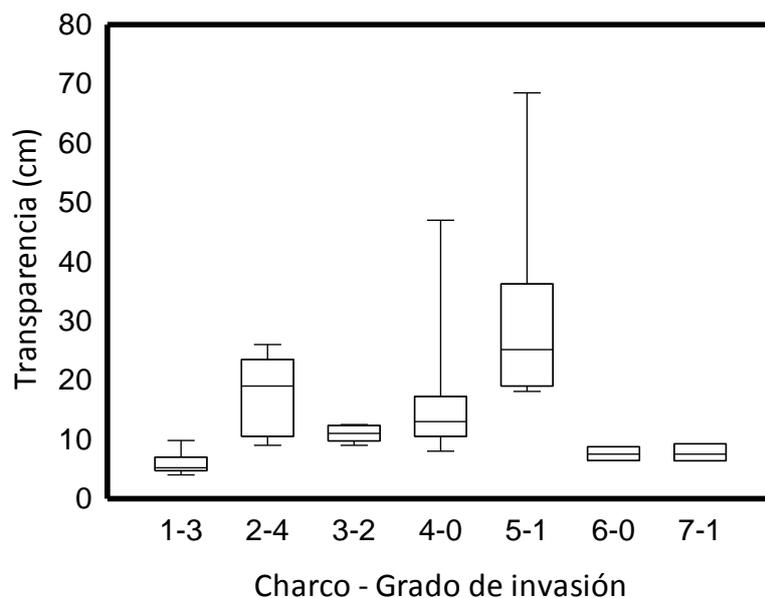


Figura 5. Transparencia (cm) anual para los charcos muestreados en la zona de Aceguá donde ocurre rana toro. En el eje de las abscisas se detalla en primer lugar el número de charco seguido por el grado de invasión según el criterio establecido en la tabla 1(0 = no invadido; 1 = presencia solamente de adultos de rana toro en actividad; 2= presencia de larvas de rana toro 6 meses previo al comienzo de los muestreos; 3 = presencia de larvas 1 año previo al comienzo de los muestreos y 4= invadido por rana toro hace más de 4 años). La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %.

Caracterización biótica- En los charcos muestreados se registraron 19 familias de macroinvertebrados acuáticos (Tabla A-1, ver Anexo). Las familias Belostomatidae, Coenagrionidae, Corixidae, Libelulidae y Notonectidae fueron las que se encontraron en mayores densidades y ocurrieron en la mayoría de los charcos. Además se observaron 5 especies de peces (Tabla A-2), 3 de ellas en gran abundancia, pertenecientes a la familia Characidae (mojarras) y las 2 restantes (*Australoheros* sp. y *Ramdhia quelen*) en bajas densidades. A su vez, se encontró una buena representación del pool regional de especies de anfibios, registrándose 15 especies nativas (Tabla A-3). Estas especies pertenecen a las familias Cycloramphidae, Hylidae, Leiuperidae, Leptodacilyidae y Microhylidae.

5.2. Patrones de Estructura Comunitaria

En el análisis de correspondencia podemos observar que la estructura de las comunidades está fuertemente determinada por la presencia de peces y larvas de anfibios. Observamos así dos tipos de charcos, los dominados por los peces y los dominados por larvas de anfibios y algunos grupos de macroinvertebrados. Estos dos tipos de sistemas se separan por el primer eje del análisis de correspondencia el cuál involucra un 65,18% de la varianza (Fig. 6). Dentro de los charcos sin presencia de peces, el segundo eje del análisis, el cuál comprende un 17,36% de la varianza, separa al charco invadido por la rana toro (charco 1-3) de los charcos 6-0 y 4-0 los cuáles no han sido invadidos, estos últimos asociados a la presencia de varias especies de larvas de anfibios nativos (Fig. 6). En cuanto a los charcos con presencia de peces, el segundo eje separa al charco 5-1 del resto de los charcos (2-4, 3-2, 7-1) (Fig. 6), no detectándose a priori una diferencia en las comunidades asociada al grado de invasión de *L. catesbeianus*.

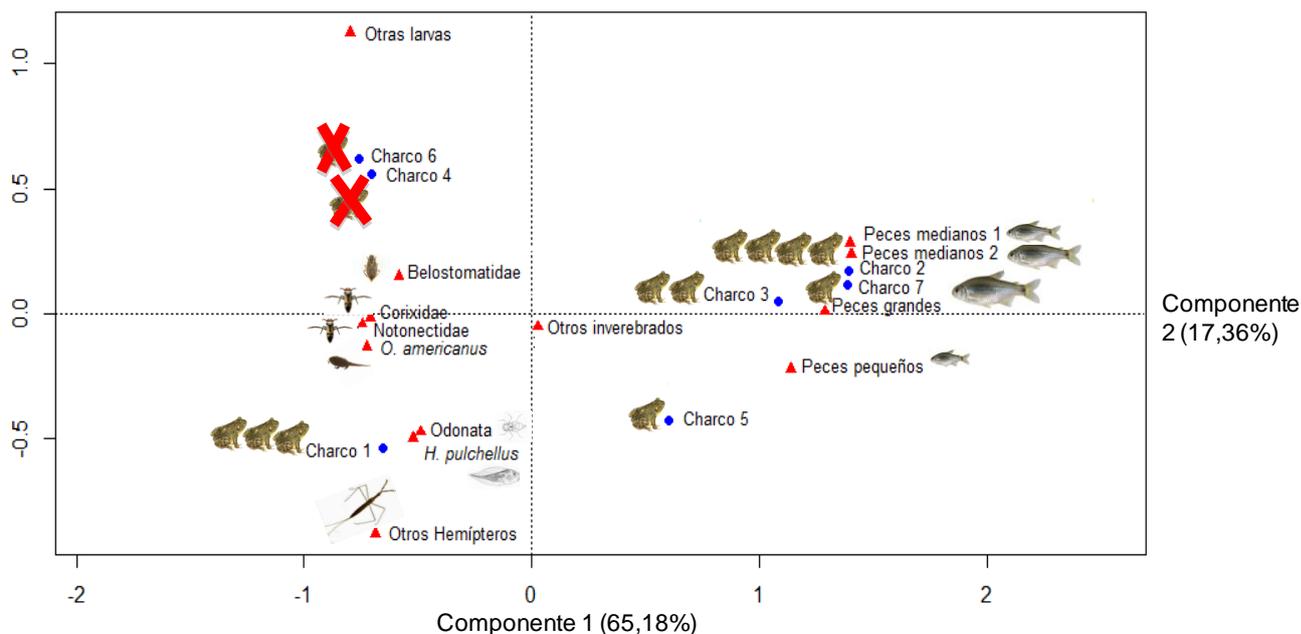


Figura 6. Análisis de correspondencia para los charcos muestreados en la localidad de Aceguá. El primer componente explica un 65,18% de la varianza, mientras que el segundo explica un 17,36%. Se indica el grado de invasión (Tabla 1) de cada charco mediante el número de ranas. Los grupos taxonómicos con frecuencias menores al 1% agrupados en un nivel taxonómico mayor fueron los siguientes: Odonata (Aeshnidae, Coenagrionidae, Libelulidae); Otras larvas (*Dendropsophus sanborni*, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus* sp., *Phyllomedusa iheringii*, *Physalaemus biligonigerus*, *Pseudis minuta*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Scinax* spp.); Otros Hemípteros (Naucaridae, Nepidae); Otros invertebrados (Amphípoda, Ancilidae, Aránea, Bivalva, Díptera, Dytiscidae, Gyrinidae, Ephemeroptera, Hirudinea, Planorbidae, Trichodactylidae). La clasificación por tamaños de peces se detalla en la tabla 5.

Comunidades sin peces- Se observaron alteraciones en el patrón de estructuración comunitaria cuando el charco está colonizado por *L. catesbeianus* en relación al patrón existente en las comunidades no invadidas. El número de especies del charco invadido un año previo al comienzo de este trabajo (charco 1-3) es significativamente menor que el de uno de los charcos no invadidos (charco 4-0) ya que los intervalos de confianza de las curvas de rarefacción no se solapan (Fig. 7). Por otro lado, el charco 1-3 no se diferencia significativamente del charco 6-0, no invadido (Fig. 7). Cabe destacar que este último charco presenta menor área (Tabla 1) y heterogeneidad ambiental que los otros dos.

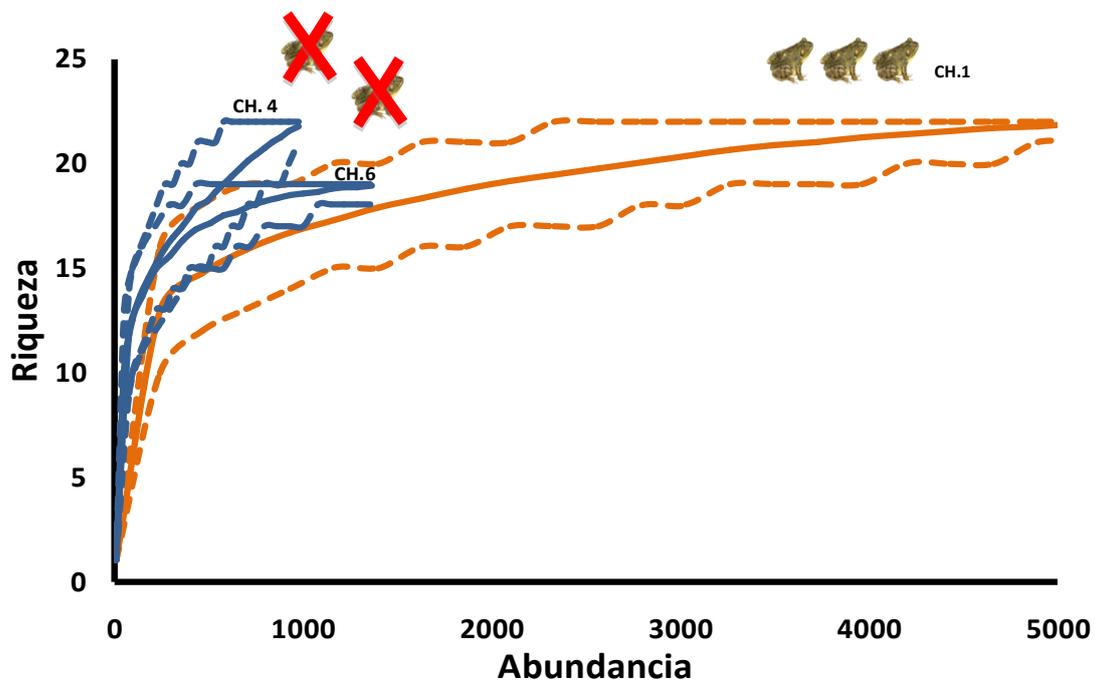


Figura 7. Riqueza de los charcos sin presencia de peces muestreados en la localidad de Aceguá, analizados mediante curvas de rarefacción. La línea continua indica los valores obtenidos para la riqueza y las líneas punteadas los intervalos de confianza al 95%. El charco 1 (en naranja) está colonizado por rana toro hace un año, mientras que los charcos 4 y 6 (en azul) no han sido invadidos. El número de ranas en la figura indica el grado de invasión mencionado en la tabla 1.

En el análisis de correspondencia, el primer componente el cual explica un 67,4% de la varianza, separa al charco invadido por la rana toro (charco 1-3) de los charcos no invadidos (charcos 4-0 y 6-0) (Fig.8). Sin embargo, la diferencia entre el charco invadido y el charco 4-0 es mayor que entre el charco 1-3 y el 6-0. Mientras que el charco invadido está asociado a la presencia de varias familias de odonatos y hemípteros, el charco 4-0 se asocia con larvas de *P. minuta* y *Scinax* spp. (Fig.8). El segundo eje del análisis, el cual comprende un 32,6 % de la varianza, separa a los charcos 1-3 y 4-0 del charco 6-0, asociando éste último a la presencia de varias familias de coleópteros y a varias especies de larvas de anfibios (Fig. 8).

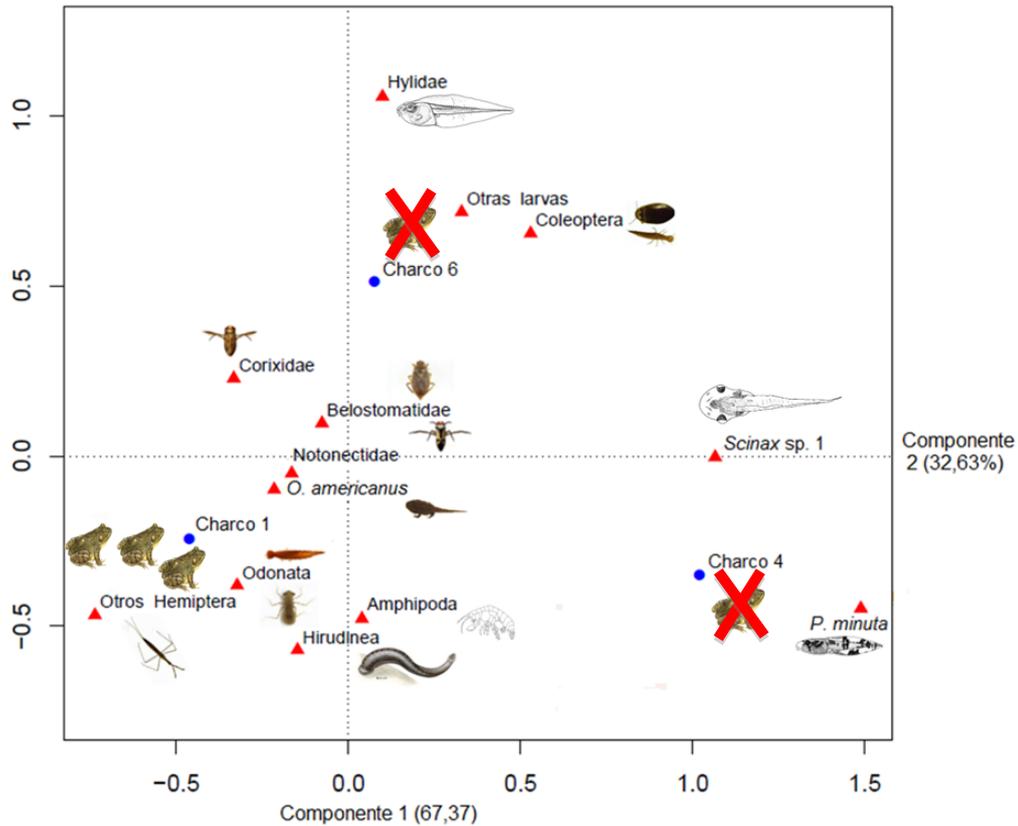


Figura 8. Análisis de correspondencia para los charcos muestreados sin presencia de peces. El primer componente explica un 67,37% de la varianza, mientras que el segundo explica un 32,63%. Se indica el grado de invasión (Tabla 1) de cada charco mediante el número de ranas. Los grupos taxonómicos con frecuencias menores al 1% agrupados en un nivel taxonómico mayor fueron los siguientes: Coleóptera (Dytiscidae, Gyrinidae); Hylidae (*Dendropsophus sanborni*, *Phyllomedusa iheringii*); Odonata (Aeshnidae, Coenagrionidae, Libelulidae); Otras larvas (*Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus* spp., *Physalaemus biligonigerus*); Otros Hemiptera (Naucaridae, Nepidae).

Comunidades con peces- La riqueza de estos sistemas también es significativamente menor cuando el charco está colonizado por la rana toro, encontrándose un gradiente de riqueza inverso al del grado de invasión en tres de los charcos muestreados. El charco 2-4, invadido hace varios años es el que presenta una riqueza menor, seguido por el charco tres, invadido hace 6 meses y por último, el charco 5-1 –en el que solo hay adultos de rana toro, no habiéndose detectado la presencia de larvas- (Fig. 9). El charco 7-1, tiene una baja riqueza, solapándose en la curva de rarefacción con el charco 2-4, sin embargo, dicha curva aún no se encuentra saturada. En resumen, los análisis muestran un detrimento de la riqueza a medida que se incrementa el grado de invasión.

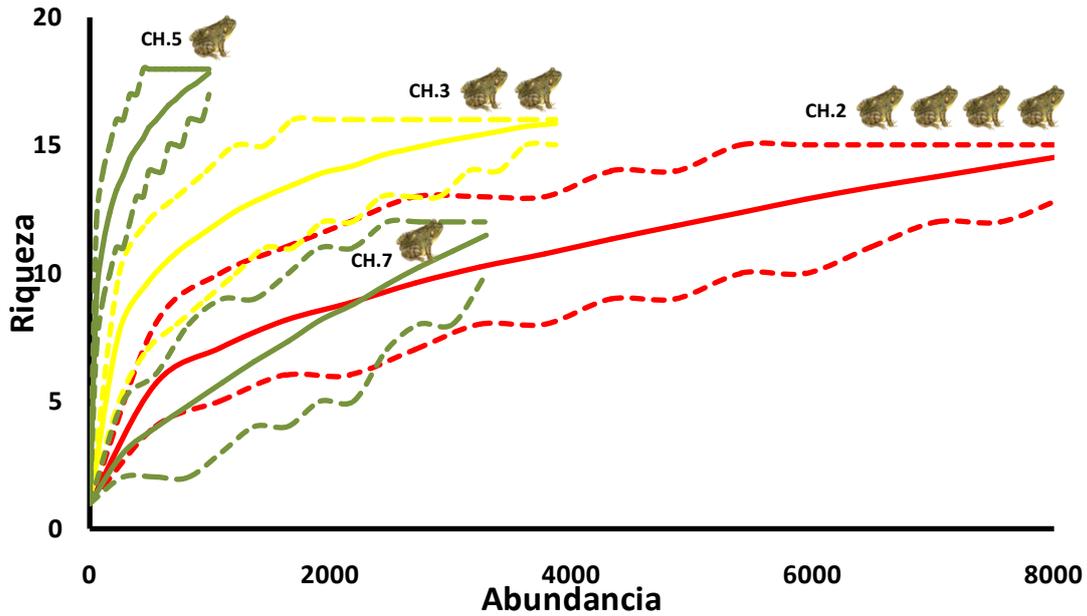


Figura 9. Riqueza de los charcos muestreados en la localidad de Aceguá con presencia de peces, analizados mediante curvas de rarefacción. La línea continua indica los valores obtenidos para la riqueza y las líneas punteadas los intervalos de confianza al 95%. El charco 2 (rojo) está colonizado por rana toro hace varios años, el charco 3 (amarillo) 6 meses previos al comienzo de los muestreos y en los charcos 5 y 7 (verde) solo se registró la presencia de adultos cantando. El número de ranas en la figura indica el grado de invasión en cada cuerpo de agua (Tabla 1).

Con respecto a la composición de las comunidades, en el análisis de correspondencia, el primer eje -que explica un 82,35% de la varianza- separa a los charcos 2-4, 3-2 y 7-1 del charco 5-1, el cual está fuertemente asociado a la presencia de varias familias de macroinvertebrados y pequeños peces. Los charcos 2-4 y 7-1 se asocian con peces de mayor tamaño y el charco 3 con peces de tamaños intermedios. En este análisis no se observa una diferenciación en la estructura comunitaria que pueda ser asociada a priori al gradiente de invasión de rana toro (Fig. 10).

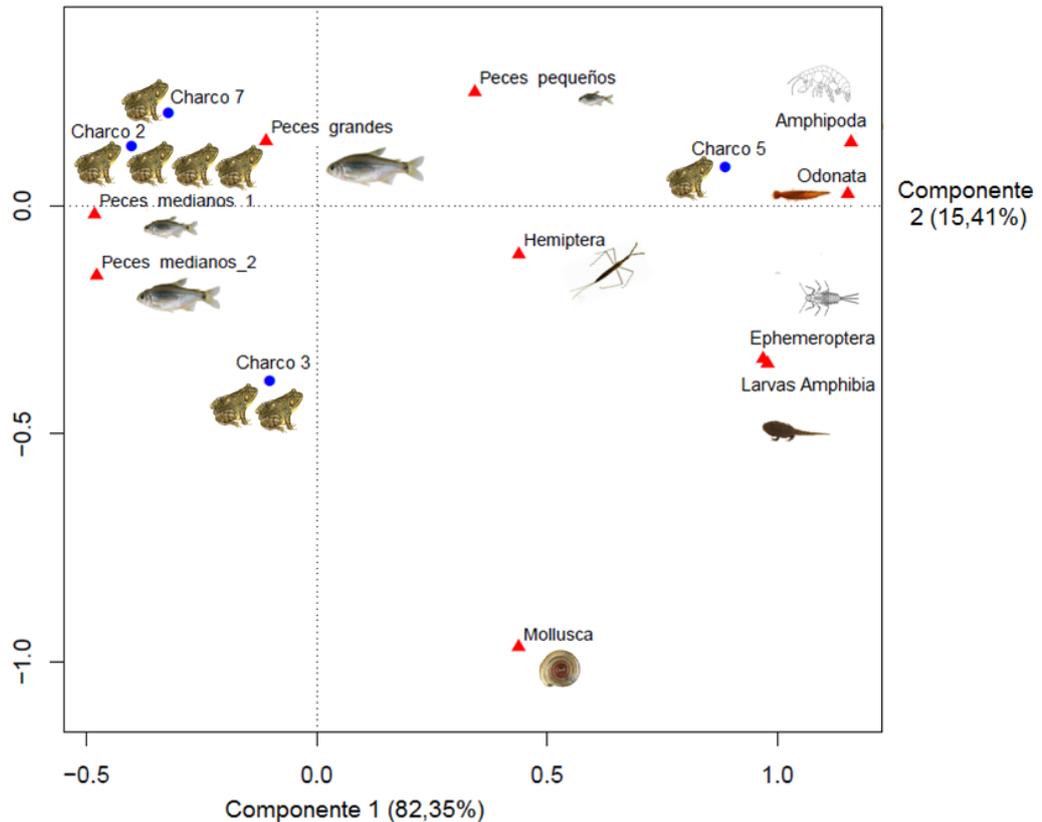


Figura 10. Análisis de correspondencia para los charcos con presencia de peces. El primer componente explica un 82,35% de la varianza, mientras que el segundo explica un 15,41%. Se indica el grado de invasión de cada charco mencionado en la tabla 1, mediante el número de ranas. Los grupos taxonómicos con frecuencias menores al 1% agrupados en un nivel taxonómico mayor fueron los siguientes: Hemiptera (Belostomatidae, Corixidae, Naucaridae, Nepidae, Notonectidae); Larvas Amphibia (*Hypsiboas pulchellus*, *Odontophrynus americanus*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Scinax* spp.); Mollusca (Ancilidae, Bivalva, Planorbidae); Odonata (Aeshnidae, Coenagrionidae, Libelulidae); Odonata (Aeshnidae, Coenagrionidae, Libelulidae).

Análisis de densidad de los componentes comunitarios

Macroinvertebrados

La densidad total de macroinvertebrados, la de aquellos consumidores de recursos basales (ver clasificación en tabla A-4), y de las familias Belostomatidae, Coenagrionidae, Corixidae, Libelulidae y Notonectidae no presentaron diferencias significativas con respecto al grado de invasión de rana toro (Tabla 2). Además, gráficamente no se observa ningún patrón en

la densidad de los mismos atribuible al grado de invasión de rana toro, sin embargo se puede observar que la densidad es mayor en los charcos sin presencia de peces (Fig. 11).

Tabla 2. Estadístico F y p-valor obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) considerando la densidad de los grupos de macroinvertebrados más representativos, el total de los mismos y el total de los macroinvertebrados herbívoros.

	F	p-valor
Belostomatidae	0,49	0,69
Coenagrionidae	0,58	0,64
Corixidae	1,32	0,30
Notonectidae	0,26	0,85
Libelulidae	0,90	0,46
Macroinvertebrados totales	0,75	0,54
Macroinvertebrados herbívoros	1,93	0,16

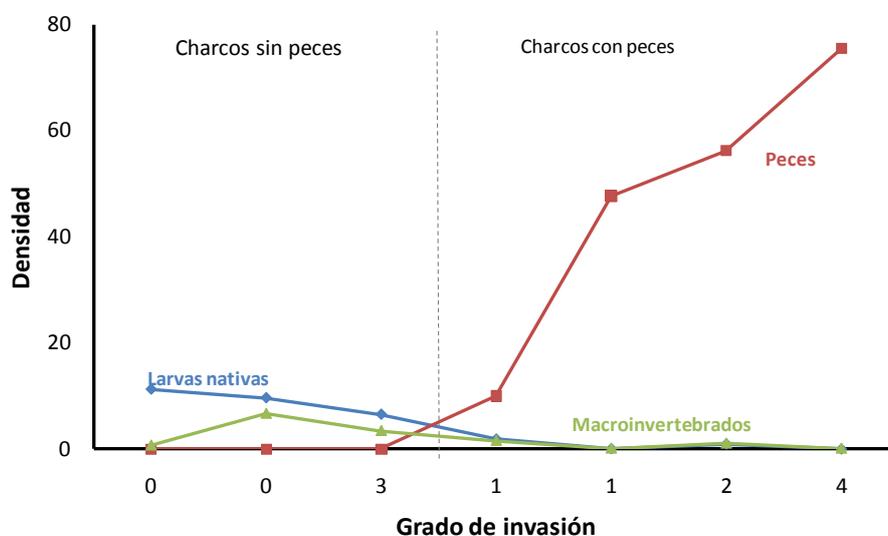


Figura 11. Densidad de macroinvertebrados (Verde), peces (Rojo) y larvas de anfibios nativos (Azul) (abundancia/metros de arrastre) en función del grado de invasión de rana toro.

Larvas de anfibios

En cuanto a la totalidad de larvas de anfibios nativos, se observó una tendencia a la disminución de la densidad cuando aumenta la invasión de rana toro en los charcos (Fig. 11), no obstante, esta diferencia no resultó significativa en el test de ANOVA realizado (Tabla 3). A nivel de especie, la densidad de larvas de *Hypsiboas pulchellus* y *Odontophrynus americanus* tampoco presentaron diferencias significativas en relación al grado de invasión de rana toro (Tabla 3). Sin embargo, para el caso de *Pseudis minuta* se encontró una diferencia marginalmente significativa (Tabla 3) y se observa que su densidad es mayor en el charco que

no está colonizado por la rana toro (Fig. 12). La densidad de *Scinax* spp. presentó diferencias significativas en relación al grado de invasión (Tabla 3). El test a posteriori de Tukey indica que las diferencias en la densidad de larvas de *Scinax* spp. ya son importantes en etapas tempranas de invasión, encontrándose en altas densidades solamente cuando los charcos no están colonizados por la rana toro (Fig. 13). Cabe destacar que tanto *P. minuta* como *Scinax* spp. solamente se encontraron en charcos sin presencia de peces.

Tabla 3. Valores del estadístico F y del p-valor obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) considerando la densidad de larvas de las especies más frecuentes de anfibios nativos y el total de las mismas (donde además de las especies mencionadas se agregan las especies poco frecuentes y las de verano).

Especie	F	p-valor
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	0,79	0,51
<i>Odontophrynus americanus</i>	0,60	0,62
<i>Pseudis minuta</i>	2,85	0,06
<i>Scinax</i> spp.	3,83	0,03
Total de larvas nativas	1,04	0,40

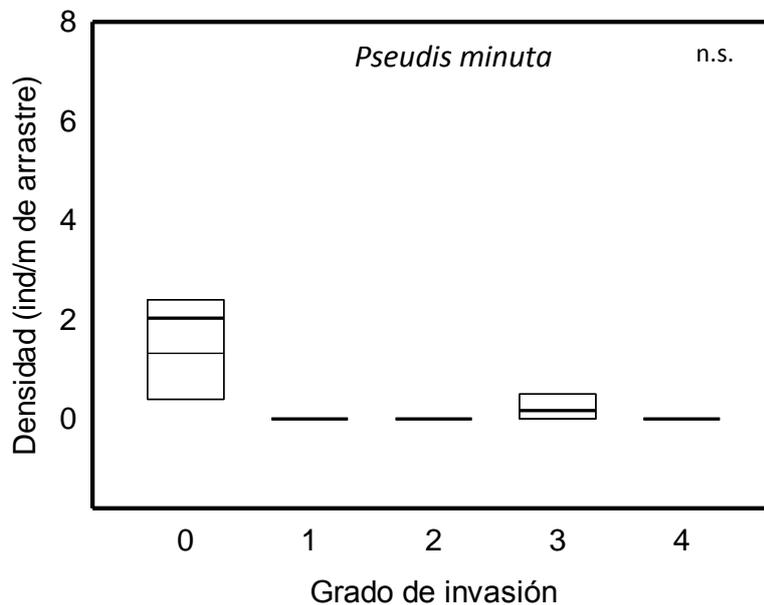


Figura 12. Densidad (individuos/metros de arrastre) de larvas de *Pseudis minuta* en los charcos según el grado de invasión de rana toro detallado en la tabla 1. La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 %. n.s. indica que no existen diferencias significativas de la densidad de larvas según el grado de invasión de *L. catesbeianus*.

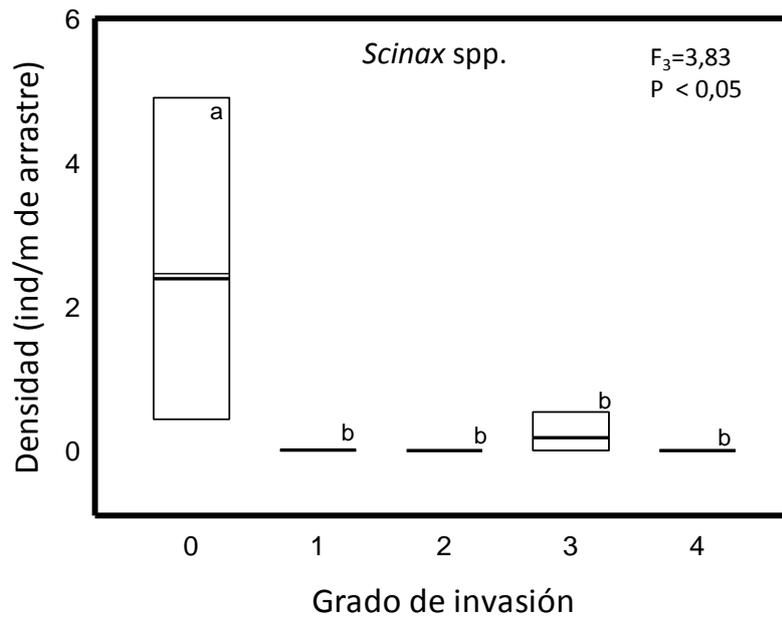


Figura 13. Densidad (individuos/metros de arrastre) de larvas de *Scinax* spp. en los charcos según el grado de invasión de rana toro detallado en la tabla 1. La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %. Se detalla el valor del estadístico F y del p-valor (P) obtenidos del ANOVA realizado, el subíndice de F señala los grados de libertad. La presencia de letras diferentes entre las cajas indica diferencias significativas.

Peces

Se observó un fuerte aumento en la media de la densidad de mojarras (*Characidae: Astyanax laticeps*, *Cheirodon interruptus*, *Hyphessobrycon anisitsi*) totales a medida que se incrementa el grado de invasión (Fig. 11). Sin embargo, este aumento no es estadísticamente significativo dado que existe una gran variación en la densidad de peces en cada charco entre muestreos. A nivel de especie, parece repetirse el mismo patrón, el cual resultó estadísticamente significativo únicamente para *H. anisitsi* ($F = 4,49$; p-valor = 0,04) especie que ocurre mayormente en el charco 2, el cual presenta mayor tiempo de invasión de rana toro (Tabla 4).

Tabla 4. Estadístico F y p-valor obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) considerando la densidad de individuos de cada especie de mojarra y del total de las mismas.

	F	p-valor
<i>A. laticeps</i>	0,73	0,51
<i>C. interruptus</i>	2,19	0,16
<i>H. anisitsi</i>	4,49	0,04
Mojarras	0,05	0,95

Las diferencias más importantes fueron las observadas en las densidades dentro de las clases de tamaños de mojarras. Se encontraron diferencias significativas para las dos tallas mayores (Tabla 5), aumentando la densidad de las mismas a medida que aumenta el grado de invasión de la rana toro. La densidad de las mojarras que presentaron tamaños entre 32,4 y 36,7 mm aumentó gradualmente a medida que aumenta el grado de invasión de rana toro (Fig. 14), mientras que las mojarras más grandes (36,7 – 85,4 mm) se encontraron en grandes densidades únicamente en el charco con mayor tiempo de invasión (Fig. 15). Esto está reflejando claramente un aumento en la densidad de tallas mayores en los charcos invadidos hace más tiempo.

Tabla 5. Estadístico F y p-valor obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) para las densidades de los diferentes tamaños de mojarras en relación a la intensidad de rana toro.

	Tamaño (mm)	F	p-valor
Peces pequeños	9,7 - 28,8	1,67	0,24
Peces medianos 1	28,8- 32,4	2,42	0,14
Peces medianos 2	32,4 - 36,7	5,28	0,03
Peces grandes	36,7 - 85,4	5,07	0,03

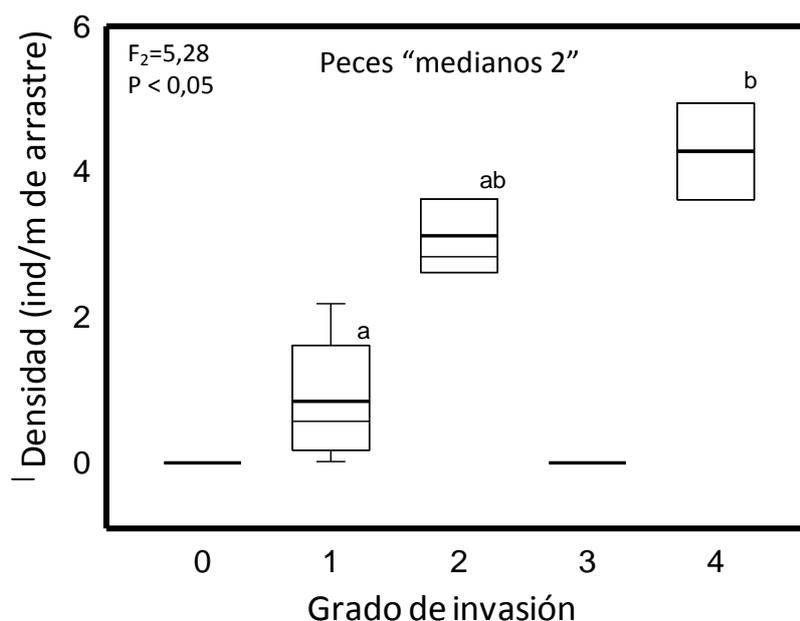


Figura 14. Densidad (individuos/metros de arrastre) de peces “medianos 2” (32,4 - 36,7 mm) en relación al grado de invasión de rana toro en los diferentes charcos. La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %. En el vértice superior izquierdo se detalla el valor del estadístico F y del p-valor (P) del ANOVA realizado. La presencia de letras diferentes entre las cajas indica diferencias significativas.

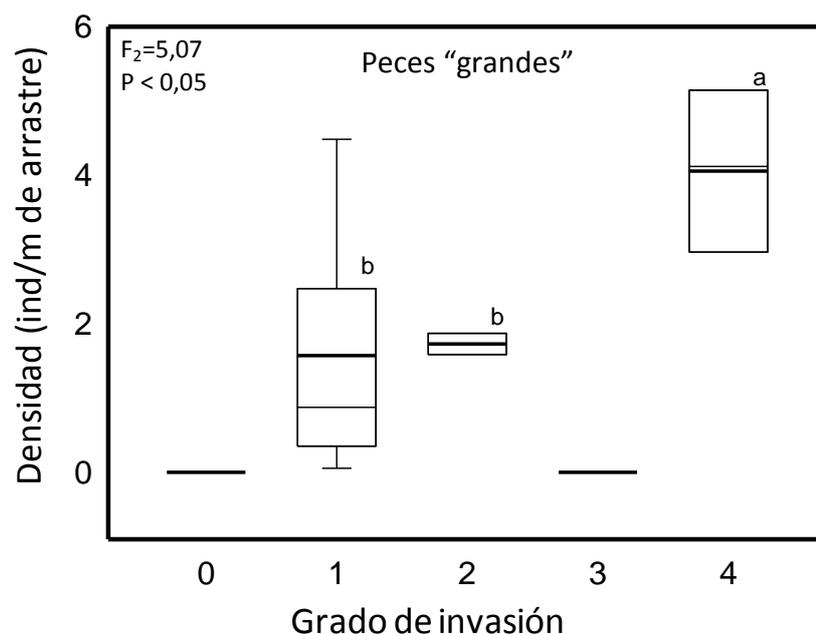


Figura 15. Densidad (individuos/metros de arrastre) de peces “grandes” (36,7 - 85,4 mm) según el grado de invasión de rana toro. La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %. En el vértice superior izquierdo se detalla el valor del estadístico F y del p-valor (P) del ANOVA realizado. La presencia de letras diferentes entre las cajas indica diferencias significativas.

Recursos: Fitoplancton (Clorofila) y Zooplancton

La cantidad de clorofila *a* no presentó diferencias significativas en relación al grado de invasión de rana toro ($F=1,26$; $p\text{-valor}=0,33$). La abundancia de cladóceros, copépodos, rotíferos y el total del zooplancton (en el cual se incluyen los taxa recién mencionados y los nauplios) tampoco presentaron diferencias significativas con respecto a la intensidad de rana toro en el sistema (Tabla 6). En cambio, la abundancia de nauplios (larvas de copépodos) si presenta diferencias (Tabla 6; Fig. 16), aunque, considerando el análisis a posteriori, dichas diferencias no son atribuibles al grado de colonización de la rana toro.

Tabla 6. Estadístico F y p-valor obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) para las abundancias de los taxa de zooplancton y para el total de los mismos en relación al grado de invasión de rana toro.

	F	p-valor
Cladóceros	0,41	0,80
Copépodos	0,47	0,76
Nauplios	3,24	0,03
Rotíferos	0,74	0,58
Zooplancton total	2,39	0,09

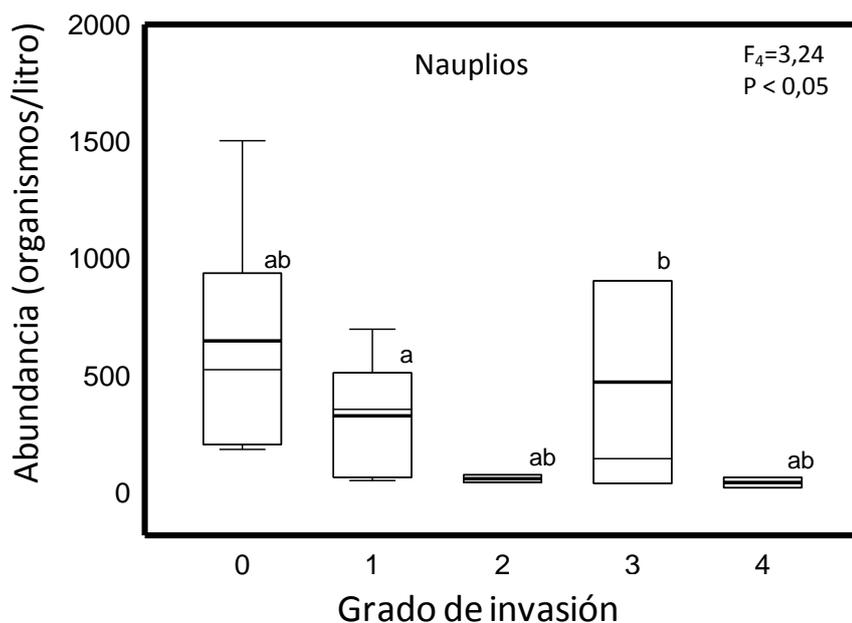


Figura 16. Abundancia de nauplios (organismos/litro) en función del grado de invasión de rana toro en los charcos. La línea gruesa indica la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles 25, 50 y 75 % y las líneas fuera de las cajas los percentiles 10 y 90 %. En el vértice superior derecho se detalla el valor del estadístico F y del p-valor (P) del ANCOVA realizado. La presencia de letras diferentes entre las cajas indica diferencias significativas.

5.3. Dieta de peces

En cuanto a la dieta de los peces, la especie *Astyanax laticeps* presenta una riqueza de presas significativamente mayor en el charco 2 (antiguamente invadido) que en el charco 7 (presencia de adultos de rana toro en actividad) (Fig. 17). Es destacable que el número de individuos registrados de esta especie en los charcos 2-4 y 3-2 es bajo (no se alcanzó la submuestra de 20 ejemplares). Por otro lado, *Cheirodon interruptus* no presenta diferencias en la diversidad de la ingesta entre los charcos. Cuando consideramos la dieta de todas las mojarra, existen diferencias estadísticamente significativas, siendo las pertenecientes al charco 7 quienes presentan el menor valor de riqueza (Fig. 18). En resumen, la mayoría de los peces presentes en los sistemas invadidos presentan una mayor riqueza de presas en la ingesta que en el resto de los charcos.

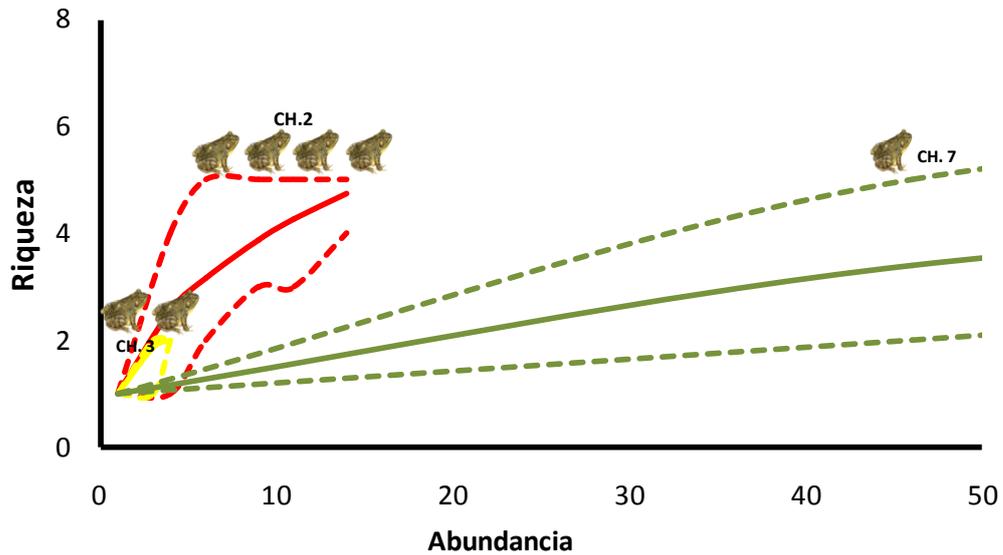


Figura 17. Riqueza de la dieta *A. laticeps* según análisis de rarefacción. Las líneas continuas indican valores de riqueza mientras que las punteadas los intervalos de confianza al 95 %. En rojo la riqueza de la dieta de los peces presentes en el charco 2-4, en amarillo en el charco 3-2 y en verde en el charco 7-1. El número de ranas indica el grado de invasión según criterio establecido en la tabla 1.

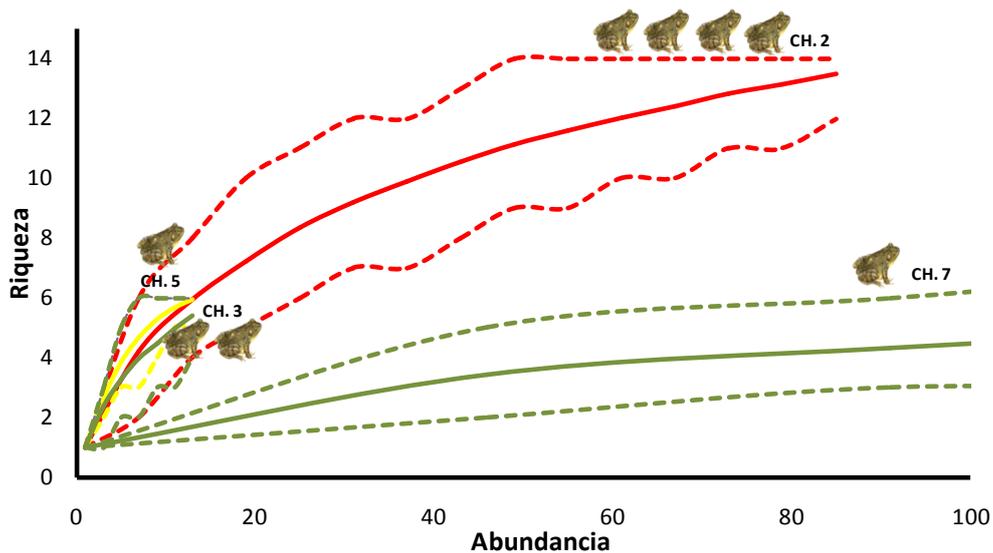


Figura 18. Riqueza de la dieta de mojarras –Characidae– según análisis de rarefacción. Las líneas continuas indican valores de riqueza mientras que las punteadas los intervalos de confianza al 95 %. En rojo la riqueza de la dieta de los peces presentes en el charco 2-4, en amarillo en el 3-2, y en verde en los charcos 5-1 y 7-1. El número de ranas indica el grado de invasión establecido en la tabla 1.

5.4. Tamaño y estadio de larvas de anfibios

Las larvas de *H. pulchellus* en otoño presentaron menor tamaño y estadio de desarrollo en los charcos no invadidos que en los invadidos (Figs. 19 y 20). En invierno las larvas de los sistemas no invadidos aumentaron de tamaño y de estadio de desarrollo asemejándose a las de los charcos invadidos. En primavera las larvas del charco invadido hace un año (grado de invasión = 3) son quienes presentan mayor tamaño y estadio mientras que las de los sistemas con grado de invasión = 1 quienes presentaron menor tamaño y estadio de desarrollo (Figs. 19 y 20). Los renacuajos de *O. americanus* en otoño presentan mayor tamaño y estadio de desarrollo en el charco invadido un año previo al comienzo de este trabajo (grado de invasión = 3) que en los no invadidos. En invierno, estas larvas presentaron el mismo tamaño y estadio de desarrollo en sitios invadidos y no invadidos (Figs. 21 y 22).

Las larvas de *Scinax* spp. y *P. iheringii* presentes en verano, no presentaron diferencias significativas en el tamaño corporal en relación al grado de invasión de la rana toro en los charcos ($X^2=0,29$, p-valor=0,60; $X^2=1,74$, p-valor=0,19, respectivamente). El estadio de metamorfosis de *P. iheringii* acompaña el mismo patrón que el tamaño ($X^2=2,24$, p-valor=0,14), mientras que el estadio de *Scinax* spp. es significativamente menor en el charco invadido por la rana toro ($X^2=10,10$, p-valor=0,001).

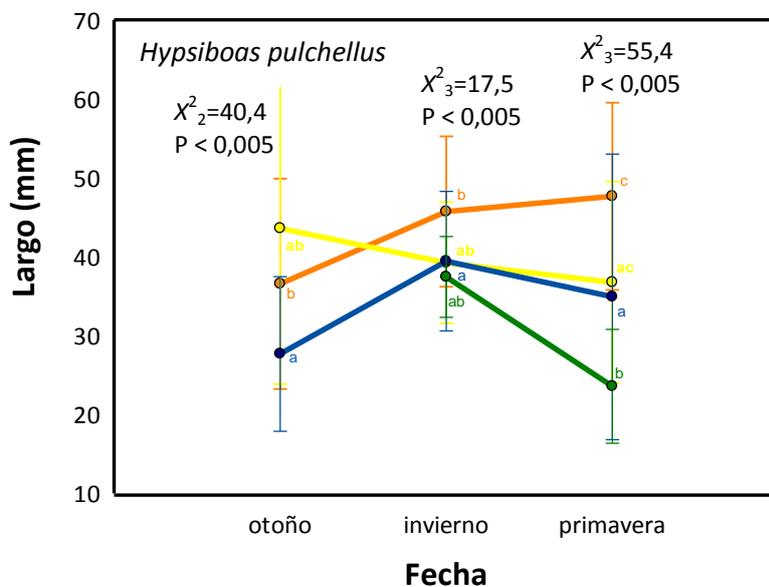


Figura 19. Largo (mm) de larvas de *H. pulchellus* en los diferentes momentos del año. En naranja las larvas presentes en el charco con presencia de rana toro un año antes del comienzo de los muestreos (grado de invasión=3), en amarillo en el charco invadido seis meses previos al muestreo (grado de invasión=2), en verde en los charcos con presencia únicamente de adultos de rana toro en actividad (grado

de invasión=1) y en azul las presentes en los charcos que no han sido colonizados (grado de invasión=0). Los puntos denotan el promedio de tamaño y las líneas verticales sus respectivos desvíos estándar. Se detalla el valor del Chi Cuadrado (X^2) y p-valor (P) obtenidos en el análisis realizado para cada fecha de muestreo. El subíndice de X^2 señala los grados de libertad. La presencia de letras diferentes en la media del tamaño entre los charcos muestreados en la misma estación del año, indica que existen diferencias significativas.

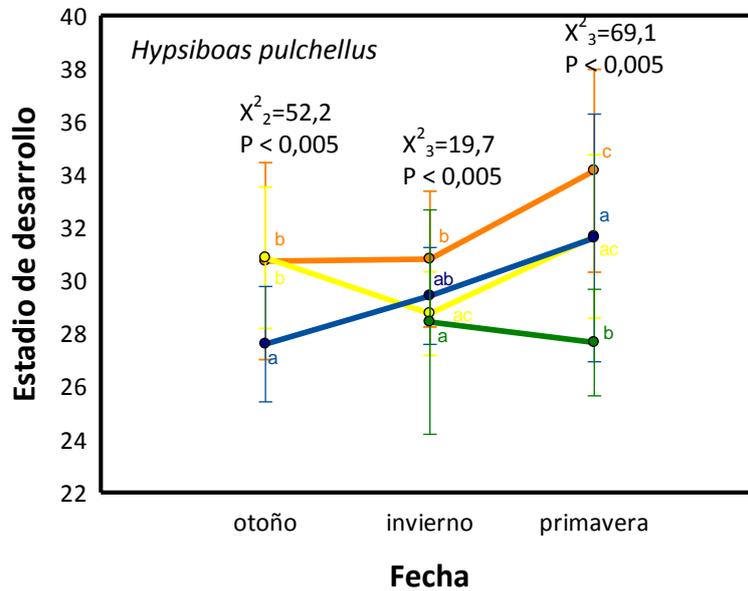


Figura 20. Estadios de desarrollo de Gosner de larvas de *H. pulchellus* en los diferentes momentos del año. En naranja las larvas presentes en el charco con presencia de rana toro un año antes del comienzo de los muestreos (grado de invasión=3), en amarillo en el charco invadido seis meses previos al muestreo (grado de invasión=2), en verde en los charcos con presencia únicamente de adultos de rana toro en actividad (grado de invasión=1) y en azul en los charcos que no han sido colonizados por rana toro (grado de invasión=0). Los puntos denotan el promedio de tamaño y las líneas verticales sus respectivos desvíos estándar. Se detalla el valor del Chi Cuadrado (X^2) y p-valor (P) obtenidos en el análisis realizado para cada fecha de muestreo. El subíndice de X^2 señala los grados de libertad. La presencia de letras diferentes en la media del tamaño entre los charcos muestreados en la misma estación del año, indica que existen diferencias significativas.

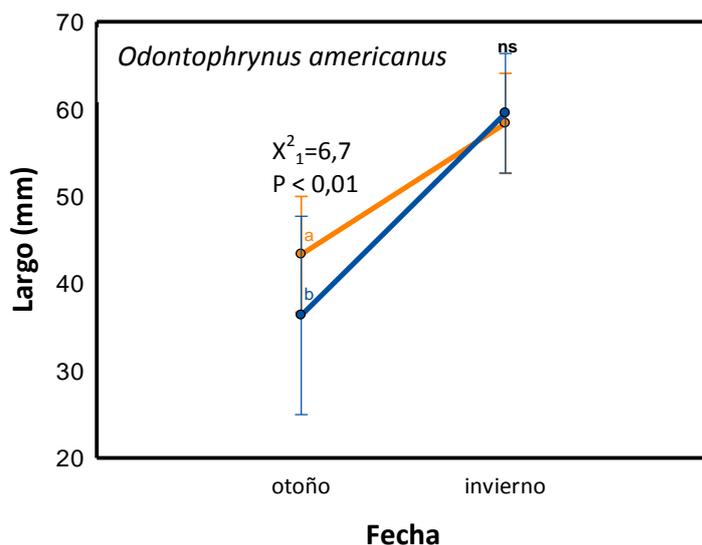


Figura 21. Largo (mm) de larvas de *O. americanus* en otoño e invierno de 2012. En naranja las larvas presentes en el charco con presencia de rana toro un año antes del comienzo de los muestreos (grado de invasión=3), y en azul en los charcos que no han sido invadidos (grado de invasión=0). Los puntos denotan el promedio de tamaño y las líneas verticales sus respectivos desvíos estándar. Se detalla el valor del Chi Cuadrado (X^2) y p-valor (P) obtenidos en el análisis realizado para cada fecha de muestreo. El subíndice de X^2 señala los grados de libertad. La presencia de letras diferentes en la media del tamaño entre los charcos muestreados en la misma estación del año, indica que existen diferencias significativas y “ns” que no existen.

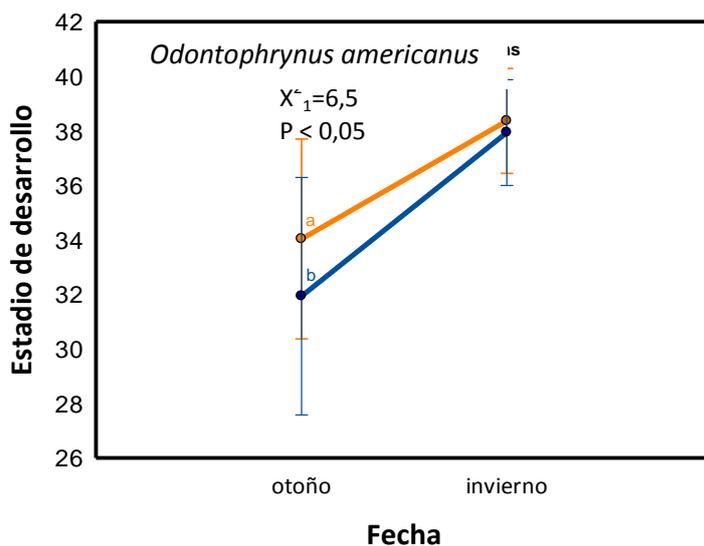


Figura 22. Estadio de desarrollo de Gosner de larvas de *O. americanus* en otoño e invierno de 2012. En naranja las larvas presentes en el charco con presencia de rana toro un año antes del comienzo de los muestreos (grado de invasión=3), y en azul en los charcos que no han sido invadidos (grado de invasión=0). Los puntos denotan el promedio de tamaño y las líneas verticales sus respectivos desvíos estándar. Se detalla el valor del Chi Cuadrado (X^2) y p-valor (P) obtenidos en el análisis realizado para cada fecha de muestreo. El subíndice de X^2 señala los grados de libertad. La presencia de letras diferentes en la media del tamaño entre los charcos muestreados en la misma estación del año, indica que existen diferencias significativas y “ns” que no existen.

6. DISCUSIÓN

Nuestras observaciones aportan evidencias sobre los efectos comunitarios de *L. catesbeianus* en Aceguá, donde su población se encuentra en estado reciente de expansión. La estructura de las comunidades que han sido invadidas es diferente de las no invadidas, registrándose diferencias de acuerdo al grado de invasión de rana toro. Estas diferencias se observan en alteraciones en la riqueza de especies de la comunidad, así como en la densidad y/o tamaño corporal de mojarras y larvas de anfibios nativos. Nuestros resultados sugieren una relación positiva entre la rana toro y los pequeños peces nativos y una interacción negativa y asimétrica con larvas de anfibios nativos.

Si bien es extenso el conocimiento acerca de la amplia tolerancia de *L. catesbeianus* para invadir ambientes (Adams et al., 2003; Adams y Pearl, 2007), hasta el momento no se conocía su efecto en nuestra región. Se encontró una fuerte asociación entre la presencia de rana toro y mayores densidades de peces en los charcos, lo que podría explicarse como consecuencia de la invasión o como una selección de ambiente de *L. catesbeianus*. (Laufer et al., 2008; 2009; Ruibal y Laufer, 2012). Sin embargo, al expandirse en Aceguá, la rana toro también está colonizando cuerpos de agua sin presencia de peces, dominados por larvas de anfibios y macroinvertebrados nativos (Figs. 8 y 10). Esta capacidad de colonizar comunidades con diferentes estructuras ya ha sido reportado para otras regiones (Adams, 2000; Provenzano y Boone, 2009) y ha sido evocada por diferentes autores la gran plasticidad de la rana toro como un atributo que le permite ocupar múltiples ambientes (Adams et al., 2003; Adams y Pearl, 2007; Kraus, 2009; pero ver Rago et al., 2012). Esta capacidad de invadir los sitios que utilizan la mayor parte de los anfibios nativos para su reproducción podría generar efectos negativos en su diversidad y abundancia en las regiones invadidas.

El hecho de que la rana toro pueda ocupar diversos tipos de sistemas acuáticos, sumado a su rápido crecimiento larval observado en los sistemas recientemente invadidos, reafirma la idea del potencial invasor de esta especie en la región (Ficetola et al., 2007; Nori et al., 2011). Este hallazgo resulta en una alerta sobre las potenciales consecuencias sobre la biodiversidad nativa. Es importante entender de qué manera se expande la población de rana toro y los efectos que causa en los sistemas que invade para poder controlarla o mitigar sus efectos.

6.1. Efectos comunitarios de la invasión

Nuestras observaciones constituyen los primeros trabajos de evaluación de los efectos comunitarios de la invasión de rana toro en Uruguay y la región. Este trabajo permitió determinar los cambios en distintos parámetros comunitarios dentro del gradiente de invasión evaluado. Se observó un detrimento de la riqueza de especies de depredadores intermedios (e.g. larvas de odonatos, coleópteros y otros macroinvertebrados, larvas de anfibios y peces) a medida que aumenta el grado de invasión de rana toro (Figs. 7 y 9), posiblemente a causa de la incorporación del nuevo depredador al sistema (Salo et al., 2007). En el análisis de rarefacción considerando a los charcos sin presencia de peces se observó que el charco invadido (charco 1-3) presenta una riqueza menor que la de un charco no invadido (charco 4-0) y similar a la del otro charco no invadido (charco 6-0) (Fig. 7). El hecho de que el charco 6-0 presente menor área (Tabla 1) y heterogeneidad ambiental que los otros sistemas puede explicar su baja riqueza. Cuando evaluamos los charcos con presencia de peces se observa un detrimento de la riqueza a medida que aumenta el grado de invasión de *L. catesbeianus* (Fig. 9). Sin embargo, uno de los charcos invadidos recientemente (charco 7-1) presenta una baja riqueza y su curva aún no se encuentra saturada, sugiriendo que con un aumento del esfuerzo de muestreo su riqueza aumentaría. Cabe recordar que este charco fue incorporado al estudio en el segundo muestreo (julio de 2012). Por otro lado, debemos tener una precaución a la hora de interpretar este análisis ya que las curvas rectilíneas no saturadas muchas veces corresponden a comunidades no equitativas (Gotelli y Graves, 1996). En resumen y teniendo en cuenta los aspectos recién mencionados, podemos afirmar que la riqueza de especies de depredadores intermedios es menor en los sistemas invadidos por la rana toro.

La estructura de las comunidades de los charcos analizados está fuertemente determinada por la presencia de peces (Fig. 6). Estos tienen una mayor incidencia en la estructura comunitaria que la invasión de la rana toro. Dentro de los charcos sin presencia de peces, podemos ver que los charcos no invadidos se asocian con larvas de varias especies de anfibios, sugiriendo un efecto negativo de la rana toro sobre algunas de estas especies (e.g. *P. minuta*, *Scinax* spp. *P. iheringii*, *D. sanborni*, etc.) (Figs. 6 y 8). En relación a los charcos dominados por los peces, el hecho de no detectarse un patrón de estructura comunitaria asociado a la presencia de *L. catesbeianus* (Fig. 10), puede deberse a la ausencia de este tipo de charcos sin presencia de rana toro. A causa del avance del frente de invasión de *L. catesbeianus* al momento en que comenzaron los muestreos para este trabajo es que no se pudo contar con este tipo de sistema, por lo que recomendamos para futuros estudios ampliar el número de charcos.

Se encontraron además, diferencias en las densidades de los distintos componentes comunitarios. Mientras que los peces aumentan sus abundancias a medida que aumenta el grado

de invasión (Figs. 11, 14 y 15), los renacuajos de varias especies de anfibios la disminuyen (Figs. 11, 12 y 13). En cuanto a los macroinvertebrados, no se detectaron diferencias en su densidad total dentro del gradiente de invasión estudiado, aunque los análisis de correspondencia indica que ciertos taxa aparecen más asociadas a los charcos de rana toro (e.g. algunas familias de hemípteros e hirudíneos) (Fig. 8) y otros a los charcos sin rana toro (e.g. Dytiscidae y otros coleópteros y Ephemeroptera) (Figs. 8 y 10). Sin embargo, los múltiples estudios de dieta existentes en la literatura reportan la gran voracidad de *L. catesbeianus* como depredador, siendo los macroinvertebrados un componente importante de su dieta (Akmentins y Cardozo, 2010; Barrasso et al., 2009; Jancowski y Orchard, 2013; Silva et al., 2009, 2011; Werner et al., 1995). Un estudio a mayor escala, incluyendo análisis de contenido estomacal de rana toro podría revelar con mejor definición su preferencia de presas y sus efectos sobre este grupo.

En este estudio se trabajó con una definición taxonómica relativamente fina, lo que permitió evaluar el patrón de estructura comunitaria generado por la invasión de rana toro en las comunidades acuáticas (Figs. 8 y 10). Se pudo detectar la ocurrencia de efectos asimétricos en las diferentes especies o grupos presentes en Aceguá (Fig. 11; Tablas 2, 3, 4 y 5). Estas diferencias de efecto pueden ser observadas en alteraciones diferenciales en la abundancia relativa de las diferentes especies, así como en cambios en tamaños corporales (Figs. 12, 13, 14 y 15; Tablas 3, 4 y 5). Las diferencias encontradas en los efectos de las invasoras sobre los distintos grupos nativos pueden ser explicadas por diferencias en sus atributos, como la historia de vida, los tamaños corporales y el uso de hábitat (Lockwood et al., 2006; Parker et al., 1999; Snyder y Evans, 2006). Comprender este tipo de interacciones es una buena herramienta para el manejo de las invasiones, ya que concretamente permite determinar qué grupos son los más afectados y podrían por tanto sufrir las mayores consecuencias de la invasión.

6.2. Relación positiva con los peces nativos

El aumento de la densidad total de mojarra (Fig. 11) y el hecho de que estas presenten mayores tamaños corporales en los sistemas más invadidos (Figs. 14 y 15) sugieren la ocurrencia de una relación positiva con la rana toro. Si bien se conoce que en el hemisferio norte ocurre este tipo de interacción entre la rana toro y los peces (Adams et al., 2003; Smith et al., 1999; Werner y McPeck, 1994), los mecanismos implicados detrás de dicha interacción y el consecuente efecto comunitario parecen ser diferentes. Esto posiblemente se deba a las diferencias existentes en las características de los ensamblajes de peces. Basado en un estudio comparativo entre Uruguay y Dinamarca, Teixeira de Mello y colaboradores (2009) sugieren

que en nuestra región los ensambles de peces se caracterizan por poseer menores tamaños corporales, mayor riqueza de especies, mayor densidad de individuos y principalmente mayor diversidad trófica que los de las zonas templadas del hemisferio norte. Esta diferencia podría explicar que el funcionamiento de la interacción con la rana toro y los efectos que produce en el resto de la comunidad sean distintos.

La relación positiva entre la rana toro y los pequeños peces, puede deberse, tal como plantean nuestras hipótesis, a una liberación de los recursos a causa de la remoción de algunos grupos de depredadores intermedios por parte de la rana toro. Un aumento tanto en la abundancia como en la diversidad de presas disponibles para los peces, explicaría el incremento de su densidad y tamaños corporales. Sin embargo, la abundancia de zooplancton y fitoplancton (determinada por clorofila a) presentes en los charcos, no se relaciona con el grado de invasión de rana toro (Tabla 6, Fig. 16). En este sentido, cabe destacar los rápidos pasajes de biomasa entre niveles tróficos que ocurren en los sistemas acuáticos y el alto consumo de los mismos por parte de los peces (Lampert y Sommer, 2007). Es por esto, que no necesariamente se debería poder ver una elevada disponibilidad de recursos basales y/o zooplancton en los sitios invadidos. Recomendamos que se realicen estudios experimentales en meso-cosmos controlados, donde se pueda evaluar de forma independiente si ocurre liberación de estos recursos por parte de la rana toro y el consumo de los mismos por parte de los peces. Dichos estudios deberían determinar con mayor detalle los efectos sobre el perifiton en los charcos, debido a que en sistemas someros son más importantes en biomasa que el fitoplancton (Conde et al., 1999), siendo probablemente la mayor fuente de recursos basales de los charcos. Por otro lado, la riqueza de la dieta de algunas mojarras fue mayor cuando el charco está colonizado por la rana toro (Figs. 17 y 18), sugiriendo que si existe liberación de recursos por parte del nuevo invasor y explicando a la vez el mayor tamaño corporal de dichos peces (Arim et al., 2010). Cabe destacar que mientras que la dieta de las mojarras presentes el charco 7-1 está compuesta principalmente de zooplancton, las presas de las mojarras de los charcos 2-4 y 3-2 se compone mayormente de pequeños macroinvertebrados. Esto sugiere un posible incremento en la disponibilidad de pequeñas presas ante la invasión de rana toro, que podría estar sustentando al ensamble de peces en forma ascendente.

6.3. Efecto en los anfibios nativos

Dentro del gradiente de invasión evaluado, se observó una asimetría en los efectos causados sobre los renacuajos de las especies de anfibios nativos. Mientras que *H. pulchellus* y *O. americanus* no presentaron diferencias en sus densidades poblacionales (Tabla 3), algunas

especies pertenecientes a la familia Hylidae sí (Figs. 12 y 13). Estos efectos diferenciales seguramente ocurran por diferencias morfológicas, de historia de vida y hábitat entre dichas larvas. Por un lado, tanto *H. pulchellus* como *O. americanus* son especies de hábitos bentónicos (e.g. cuerpo deprimido), lo que podría implicar una menor tasa de encuentro y/o una mayor posibilidad de evasión frente a la rana toro. En cambio, otras especies como *Scinax* spp. y *P. minuta* presentan hábitos neotónicos, ocupando la columna de agua de los sistemas lénticos (con cuerpos comprimidos), siendo por tanto más susceptibles a la depredación (McDiarmid y Altig, 1999). Cabe destacar que las larvas de otros hylidos, como por ejemplo *S. aromothyella* y *P. iheringii* presentan morfología y hábitos similares a estas últimas, por lo que es esperable que se vean afectadas de la misma manera. Estas larvas son de rápido desarrollo larval y como la toma de datos se realizó de manera estacional, su ocurrencia o bien no fue detectada o se registró en un solo muestro. Además, la metodología excluye a los cuerpos de agua más efímeros, que si bien la rana toro no los elige para reproducirse, debido a la cercanía con los más profundos, los puede utilizar como sitios de alimentación. Por lo tanto, es esperable también cierto efecto de la presencia de rana toro en la zona, en las larvas presentes en este tipo de ambientes.

La asimetría observada podría variar con el tiempo de coexistencia de dichas larvas con la rana toro. Si bien dentro del gradiente evaluado no se encontraron diferencias significativas en las densidades de *H. pulchellus* y *O. americanus* (Tabla 3) ningún renacuajo de estas especies fue encontrado en el charco invadido hace varios años. Estas larvas son de desarrollo lento (Kehr, 1989; Kehr y Basso, 1992; Moreira et al., 2010), por lo que en los sistemas recientemente invadidos es probable que hayan tenido un tamaño considerable cuando la rana toro comenzó a colonizar el charco, pudiendo evadir así posibles efectos de la invasión en etapas tempranas del desarrollo. Además, Laufer et al. (2008) encontraron una relación inversa entre la presencia de rana toro y larvas de *H. pulchellus* lo que también sugiere un efecto negativo hacia estas larvas. Por lo tanto, este efecto asimétrico podría ocurrir en las etapas iniciales de invasión, afectándose luego todo el ensamble. Por ejemplo, podría ocurrir que una alta abundancia de larvas de rana toro excluyan a las larvas de anfibios nativos por la depredación de sus huevos (Ruibal y Laufer, 2012). Estas diferencias de efectos asociadas al gradiente de invasión remarcan la importancia de los estudios sobre los efectos de las invasoras en etapas tempranas, ya que permite evidenciar cuales son las primeras especies afectadas y la secuencia de cambios que ocasiona.

El descenso de la densidad de larvas de anuros nativos en los sistemas invadidos (Figs. 11, 12 y 13) indica un efecto negativo por parte de *L. catesbeianus* sobre dicho ensamble (Kats y Ferrer, 2003). Si bien ha sido demostrado que en ciertos casos los adultos pueden evitar amplexar en sitios que representan un riesgo de depredación sobre sus huevos o larvas

(Binckley y Resetarits, 2002; Holomuzki, 1995; Hopey y Petranka, 1994) nosotros pudimos observar adultos en actividad coexistiendo con la rana toro en etapas iniciales de invasión. Esto sugiere que los mecanismos involucrados en la disminución de la densidad de los renacuajos operan a nivel de estadios acuáticos. Las larvas de los sitios invadidos no presentaron menor tamaño corporal y mayores estadios de desarrollo, lo que sugiere que dichos renacuajos no están acelerando su metamorfosis como respuesta para abandonar de forma más temprana el charco y así escapar de la depredación de la rana toro (pero ver Boone et al., 2004; Kiesecker et al., 2001). Por lo tanto, el detrimento de la densidad de larvas es posiblemente a causa de la depredación por parte de los adultos -lo que habría que corroborarlo con estudios de dieta- y al consumo de huevos por larvas de rana toro – estudios de dieta locales reportan el consumo de huevos por parte de dichas larvas (Ruibal y Laufer, 2012). Este último mecanismo no ha sido considerado en estudios anteriores y marca la importancia de entender las interacciones de las invasoras con las nativas, especialmente en el caso de las especies con ciclo complejo.

Si bien los anuros nativos no prefieren los ambientes dominados por peces para su reproducción, en general se encuentran larvas en bajas densidades en estos sistemas. Un incremento en la densidad de peces, a causa de la interacción positiva con la rana toro, aumentaría la presión de depredación sobre los huevos y larvas de anfibios, excluyendo aún más a este grupo (Hartel et al., 2007; Hecnar y M'Closkey, 1997; Peltzer y Lajmanovich, 2004; Porej y Hetherington, 2005; Werner et al., 2007). Esto ejemplifica como los cambios que causa un invasor sobre un determinado componente de la comunidad afecta indirectamente a otros.

7. CONCLUSIONES

La rana toro ocasiona una fuerte estructuración de las comunidades acuáticas que invade. Sin embargo, los efectos parecen depender de los hábitos de las especies nativas lo que no siempre coincide con lo esperado conforme a la evidencia del hemisferio norte. La incorporación de un depredador tope disminuyó la riqueza de depredadores intermedios de los charcos y produjo efectos diferenciales en los distintos componentes comunitarios. Las densidades de los macroinvertebrados no presentan diferencias dentro del gradiente de invasión considerado. Los pequeños peces omnívoros aparecen en densidades mayores y son más grandes en los cuerpos de agua invadidos, indicando una relación positiva entre estos y la rana toro. Si bien no se encontraron diferencias en la cantidad de recursos de los charcos, si se incrementó la riqueza de ítems de la dieta de los peces que habitan los sistemas invadidos. Esto sugiere que la posible liberación de recursos causada por el nuevo depredador tope (al consumir depredadores intermedios) sea lo que sustente el incremento de tamaño y densidad de los peces.

Por otro lado, el efecto sobre las larvas de anfibios varía entre las diferentes especies y depende del grado de invasión del sistema. Mientras que algunas especies soportan a la rana toro en bajas densidades, otras desaparecen o disminuyen fuertemente sus densidades al poco tiempo de entrada del nuevo depredador. Nuestros resultados sugieren que este efecto negativo sobre las larvas de anuros nativos es causado por la depredación sobre estadios acuáticos –huevos y larvas- y que dichas larvas no están respondiendo frente a la depredación acelerando su desarrollo. Por lo tanto, las evaluaciones de los efectos de las invasoras sobre especies con ciclo complejo, como los anfibios, deberían considerar los diferentes estadios y sus ambientes. La introducción de depredadores tope, como la rana toro en sistemas acuáticos ha sido planteado como una de las causas del decline global de anfibios (Kats y Ferrer 2003). De acuerdo a nuestros resultados, la expansión de la rana toro es una gran amenaza para los anfibios nativos en la localidad de Aceguá, donde habita una importante diversidad de los mismos, incluyendo a las especies *Dendropsophus minutus* y *Scinax aromothyella*, ambas prioritarias para la conservación (Maneyro y Carreira, 2012; Soutullo, 2009).

Los diferentes efectos causados por la rana toro en los distintos componentes comunitarios dependen del tiempo transcurrido desde que la rana toro entró en el sistema, sin embargo para la mayoría de los grupos, estos cambios ya son notorios en etapas tempranas de invasión. El trabajar en el comienzo de la fase de expansión de una invasora tiene como corolario contar con un bajo número de charcos colonizados. Sin embargo, es importante entender los mecanismos que median las alteraciones en los distintos parámetros comunitarios, de manera de generar conocimientos que puedan ser utilizados para el control de la invasión y la mitigación de sus efectos (Adams y Pearl, 2007; Govindarajulu et al., 2005; Louette et al., 2012; Snow y Witmer, 2011). En las etapas tempranas de la invasión esto resulta muy importante, debido a que es la fase donde es más factible la erradicación o control, evitando así mayores daños y costos implicados (Puth y Post, 2005).

Si bien el patrón general de estructuración comunitaria causado por la rana toro se asemeja a lo reportado para el hemisferio norte, los mecanismos implicados y los efectos sobre los distintos grupos son bien diferentes en nuestra región, debido principalmente a la diferencia entre las comunidades. Esto destaca la importancia de realizar estudios en nuestra región sobre los efectos de las especies invasoras en las comunidades nativas, atendiendo a las diferentes interacciones con los distintos componentes comunitarios. Estas diferencias implican que las acciones para erradicar o controlar las invasiones puedan darse por otras vías y atestiguan sobre la importancia de conocer la ecología de las invasiones como insumo necesario para su control.

8. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecerle a Gabriel por orientarme en este trabajo, por todos sus aportes y las ganas que le puso a cada parte de mi pasantía, por su humor y por todo lo que aprendí de esto.

A Sofía y Beco, por compartir gran parte de este trabajo, por toda su ayuda y compañía tanto en el campo como en el museo.

Al Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), especialmente al área Biodiversidad y Conservación por hacer posible la realización de esta tesis, otorgándome el espacio y la tranquilidad para trabajar. A la Sección Herpetología por brindarme la hospitalidad y todo lo necesario para procesar las muestras, especialmente a Diego Arrieta por su servicialidad y colaboración. A Sebastián Serra y Fabricio Scarabino, no solo por su ayuda en la determinación de los peces e invertebrados sino que también les debo gran parte del gusto por estos bichos. A Claudio Borteiro y María Galán por su colaboración, compañía y buena onda en los muestreos de campo.

A la Sección Zoología de Vertebrados de Facultad de Ciencias, principalmente a Sebastián Serra, Alejandro Duarte y Marcelo Loureiro por las instalaciones y la ayuda necesaria para analizar las muestras de zooplancton y la dieta de los peces.

A la Sección Limnología de Facultad de Ciencias, especialmente a Luis Aubriot por permitirme el uso de equipos para la cuantificación de clorofila.

A mi familia, especialmente a mis padres por el apoyo incondicional, estar siempre presente y darme para adelante y a mi hermano Marcos porque además de ser mi primer amigo, es mi primer compañero de campo, con el que aprendí a jugar a ser bióloga.

A mis amig@s, a tod@s, pero especialmente a la banda de la facultad, porque son de las mejores cosas de estos últimos seis años, dándole el mayor sentido a mí paso por facultad.

A la junta local y a los productores de Aceguá por brindarnos alojamiento y el acceso a los distintos charcos.

Agradezco también a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) que financió este trabajo al haberme otorgado una beca de iniciación a la investigación (2012); y a la Sociedad Zoológica del Uruguay por otorgarme el tercer premio en su convocatoria “Premios 50 años”.

Finalmente agradecerles a los integrantes del tribunal, a Luis Aubriot y Mauro Berazategui por acceder a la corrección del manuscrito.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Aber, A. y Ferrari, G. (2010). Lineamientos para la gestión nacional de especies exóticas invasoras. UNESCO.
- Aber, A., Ferrari, G., Porcile, J.F., Rodríguez, E., y Zerbino, S. (2012). Identificación de prioridades para la gestión nacional de las especies exóticas invasoras. Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras.
- Adams, M.J. (2000). Pond permanence and the effects of exotic vertebrates on anurans. *Ecological Applications* 10, 559-568.
- Adams, M.J. y Pearl, C.A. (2007). Problems and opportunities managing invasive Bullfrogs: is there any hope? In *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*, F. Gherardi, ed. (Dordrecht: Springer Netherlands), 679–693.
- Adams, M.J., Pearl, C.A. y Bruce Bury, R. (2003). Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecology Letters* 6, 343–351.
- Arim, M., Abades, S., Laufer, G., Loureiro, M. y Marquet, P. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119, 147-153.
- Akmentins, M.S. y Cardozo, D.E. (2010). American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) invasion in Argentina. *Biol Invasions* 12, 735–737.
- Barrasso, D.A., Cajade, R., Nenda, S.J., Baloriani, G. y Herrera, R. (2009). Introduction of the American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in natural and modified environments: An increasing conservation problem in Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4, 69–75.
- Binckley, C. A. y Resetarits, W. J. (2002). Reproductive decisions under threat of predation: squirrel tree frog (*Hyla squirella*) responses to banded sunfish (*Enneacanthus obesus*). *Oecologia* 130, 157-161.
- Blaustein, A.R. y Kiesecker, J.M. (2002). Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5, 597–608.
- Boone, M.D., Little, E.E., Semlitsch, R.D. y Fox, S.F. (2004). Overwintered Bullfrog tadpoles negatively affect salamanders and anurans in native amphibian communities. *Copeia* 2004, 683–690.
- Bossenbroek, J.M., McNulty, J. y Keller, R.P. (2005). Can ecologists heat up the discussion on invasive species risk? *Risk Analysis* 25, 1595–1597.
- Both, C., Lingnau, R., Santos-Jr, A., Madalozzo, B., Lima, L.P., y Grant, T. (2011). Widespread occurrence of the American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae), in Brazil. *South American Journal of Herpetology* 6, 127–134.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Canavero, A., Fagúndez, C., González, E., Grela, L., Lezama, F., Maneyro, R., Barthesagy, L., Camargo, A., Carreira, S., Costa, B., Núñez, D., da Rosa, I., Toranza, C. (2008). Prioridades geográficas para la conservación de la biodiversidad terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26.
- Burgis, M., y Morris, P. (1987). The natural history of lakes. Cambridge [Cambridgeshire]; New York: Cambridge University Press.

- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Lariguaderie, A., Srivastava, D.S. y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impacts on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- Carnevia, D. (2005). Evolución y estado actual de la ranicultura en Uruguay. In: Proceedings of the Actas de la XI Jornadas de la Sociedad Uruguaya de Biociencias, Lavalleja, Minas, 2–4 September 2005.
- Casciotta, J., Almirón, A. y Bechara, J. (2005). Peces del Iberá: Hábitat y diversidad.
- Chará-Serna, A.M., Chará, J.D., Zúñiga, M. del C., Pedraza, G.X. y Giraldo, L.P. (2011). Trophic classification of aquatic insects in eight sheltered streams of the Colombian coffee ecoregion. *Universitas Scientiarum* 15, 27–36.
- Collins, J.P. y Crump, M.L. (2009). Extinction in our times Global amphibian decline. Oxford University Press.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., de León, R. y Pintos, W. (1999). Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia* 408-409, 285-291.
- Costa, C., Ide, S., Simonka, C.E. (2006). Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación, Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Cummins, K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18, 183–206.
- Cunha, E.R. y Delariva, R.L. (2009). Introdução da Rã-Touro, *Lithobates catesbeianus* (SHAW, 1802): Uma Revisão. *SaBios-Revista de Saúde e Biologia* 4.
- Davis, M.A., Grime, J.P. y Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528–534.
- Elton, C.S. (1958). The ecology of invasions by animals and plants (Chicago: University of Chicago Press).
- Entsminger, G.L. (2012). EcoSim Professional: Null modeling software for ecologists, Version 1. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, & Pinyon Publishing. Montrose, CO 81403. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Ferreira, R.B. y de Lima, C.S. (2012). Anuran hotspot at Brazilian Atlantic rainforest invaded by the non-native *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802 (Anura: Ranidae). *North-Western Journal of Zoology* 8, 386-389.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W. y Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species — the American bullfrog. *Diversity and Distributions* 13, 476–485.
- Galli, L., Pereira, A., Márquez, A. y Mazzoni, R. (2006). Ranavirus detection by PCR in cultured tadpoles (*Rana catesbeiana* Shaw, 1802) from South America. *Aquaculture* 257, 78–82.
- Garner, T.W.J., Perkins, M.W., Govindarajulu, P., Seglie, D., Walker, S., Cunningham, A.A. y Fisher, M.C. (2006). The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium*

- dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letters* 2, 455–459.
- Gotelli N. J. y Graves G. R. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- Govindarajulu, P., Altwegg, R., y Anholt, B. R. (2005). Matrix model investigation of invasive species control: bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15, 2161–2170.
- Hartel, T., Nemes, S., Cogălniceanu, D., Öllerer, K., Schweiger, O., Moga, C.-I. y Demeter, L. (2007). The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia* 583, 173–182.
- Hecnar, S.J. y M'Closkey, R.T. (1997). The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* 79, 123–131.
- Holomuzki, J. R. (1995). Oviposition sites and fish-deterrent mechanisms of two stream anurans. *Copeia* 1995, 607–613.
- Hopey, M.E., y Petranka J.W. (1994). Restriction of wood frogs to fish-free habitats: how important is adult choice? *Copeia* 1994, 1023–1025.
- Jancowski, K. y Orchard, S. (2013). Stomach contents from invasive American bullfrogs *Rana catesbeiana* (= *Lithobates catesbeianus*) on southern Vancouver Island, British Columbia, Canada. *NeoBiota* 16, 17–37.
- Jenkins, M. (2003). Prospects for Biodiversity. *Science* 302, 1175–1177.
- Jennings M.R. y Hayes M.P. (1985). Pre-1900 overharvest of California Red-legged frogs (*Rana aurora draytonii*): the inducement for Bullfrog (*Rana catesbeiana*) introduction. *Herpetol* 41, 94–103.
- Karp, N.A. (2010). R Commander an Introduction (<http://cran.r-project.org/>). R Foundation for Statistical.
- Kats, L. B. y Ferrer, R.P. (2003) Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions* 9, 99–110.
- Kehr, A.L. (1989). Factores dependientes de la densidad y su influencia sobre el crecimiento individual de los estadios larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Amphibia, Anura). *Limnobiología* 2, 757–761.
- Kehr, A.L. y Basso, N. (1992). Consideraciones sobre la estructura de edades, supervivencia y tiempo de metamorfosis en los estados larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Anura:Hylidae). *Acta Zoologica Lilloana* 41, 125–133.
- Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R. y Miller, C.L. (2001). Potential mechanisms underlying the displacement of native Red-Legged Frogs by introduced Bullfrogs. *Ecology* 82, 1964.
- Kolenc, F., Borteiro, C. y Tedros, M. (2003). La larva de *Hyla uruguayana* Schmidt, 1944 (Anura: Hylidae), con comentarios sobre su biología y su status taxonómico. *Cuadernos de Herpetología* 17, 1–2.
- Kraus, F. (2009). *Alien Reptiles and Amphibians: a scientific compendium and analysis* (Springer).
- Kupferberg, S.J. (1997). Bullfrog (*Rana catesbeiana*) Invasion of a California River: The role of

- larval competition. *Ecology* 78, 1736-1751.
- Lampert, W. y Sommer, U. (2007). *Limnoecology (2nd Edition*. Oxford University Press Inc., New York).
- Laufer, G., Arim, M. y Loureiro, M. (2009). Informe de dos nuevas poblaciones invasoras de Rana Toro en Uruguay. Proyecto invasiones acuáticas. PDT 71/10.
- Laufer, G. y Barreneche, J.M. (2008). Re-description of the tadpole of *Pseudopaludicola falcipes* (Anura: Leiuperidae), with comments on larval diversity of the genus. *Zootaxa* 1760, 50-58.
- Laufer, G., Canavero, A., Núñez, D. y Maneyro, R. (2008). Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay. *Biol Invasions* 10, 1183–1189.
- Liu, X. y Li, Y. (2009). Aquaculture enclosures relate to the establishment of feral populations of introduced species. *PLoS ONE* 4, e6199.
- Lockwood, J., Hoopes, M. y Marchetti, M. (2006). *Invasion ecology*. (Wiley-Blackwell).
- Louette, G., Devisscher, S. y Adriaens, T. (2013). Control of invasive American bullfrog *Lithobates catesbeianus* in small shallow water bodies. *European Journal of Wildlife Research* 59, 105-114.
- MacDougall, A.S., y Turkington, R. (2005). Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86, 42–55.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological applications* 10, 689-710.
- Malcolm, S.E. (1971). *The Water Beetles of Maine, including the families Gyrinidae, Haliplidae, Dytiscidae, Noteridae, and Hydrophilidae* (Life Sciences and Agriculture Experiment Station, University of Maine).
- Maneyro, R. y Carreira, S. (2012). *Guía de Anfibios del Uruguay* (Ediciones de la Fuga. Montevideo).
- McDiarmid, R.W. y Altig, R. (1999). *Tadpoles: The biology of anuran larvae* (University of Chicago Press).
- Miller, D., Gray, M. y Storfer, A. (2011). Ecopathology of Ranaviruses infecting amphibians. *Viruses* 3, 2351–2373.
- Montgomery, D.C. (2000). *Design and analysis of experiments* (Arizona State University).
- Moreira, L.F.B., Machado, I.F., Garcia T.V. y Maltchik, L. (2010). Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History* 44, 1493–1507.
- Mugnai, R., Nessimian, J.L. y Fernandes Baptista, D. (2009). *Manual de identificação de Macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro* (Technical Books).
- Murray, J., Murray, E., Johnson, M.S. y Clarke, B. (1988). The extinction of *Partula* on Moorea. *Pacific Science* 42, 150–153.
- Neill, P.E. y Arim, M. (2011). Human health link to invasive species. (Elsevier B.V.) 116–123.

- Nori, J., Urbina-Cardona, J.N., Loyola, R.D., Lescano, J.N. y Leynaud, G.C. (2011). Climate change and American bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE* 6, 1-8.
- Olden, J.D. y Poff, N.L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162, 442–460.
- Parker, I.M., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P.M., Williamson, M.H., Holle, B.V., Moyle, P.B., Byers, J.E. y Goldwasser, L. (1999). Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1, 3–19.
- Pearl, C.A., Adams, M.J., Bury, R.B. y McCreary, B. (2004). Asymmetrical effects of introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native Ranid Frogs in Oregon. *Copeia* 2004, 11-20.
- Peltzer, P.M. y Lajmanovich, R.C. (2004). Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 13, 1833–1842.
- Peña, L.E. (2001). Introducción al Estudio de los Insectos de Chile. (Editorial universitaria).
- Pereyra, M.O., Baldo, D., Krauczuk, E.R., Pereyra, M.O., Baldo, D. y Krauczuk, E.R. (2006). La “Rana Toro” en la Selva Atlántica interior Argentina: Un nuevo problema de conservación. *Cuadernos de Herpetología* 20, 37–40.
- Petranka, J. W., Kats, L.B. y Sih, A. (1987). Predator–prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behaviour* 35:420–425.
- Porej, D. y Hetherington, T.E. (2005). Designing wetlands for amphibians: The importance of predatory fish and shallow littoral zones in structuring of amphibian communities. *Wetlands Ecol Manage* 13, 445–455.
- Preston, D.L., Henderson, J.S. y Johnson, P.T.J. (2012). Community ecology of invasions: Direct and indirect effects of multiple invasive species on aquatic communities. *Ecology* 93, 1254–1261.
- Provenzano, S.E. y Boone, M.D. (2009) Effects of density on metamorphosis of bullfrogs in a single season. *Journal of Herpetology* 43, 49-54.
- Puth, L.M. y Post, D.M. (2005). Studying invasion: Have we missed the Boat? *Ecology Letters* 8, 715–721.
- Rago, A., While, G.M. y Uller, T.(2012). Introduction pathway and climate trump ecology and life history as predictors of establishment success in alien frogs and toads. *Ecology and Evolution* 2, 1437–1445.
- R CoreTeam, 2013.R: A Language and Environment for Statistical Computing (<http://www.R-project.org>). R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria.
- Rodríguez, J.P. (2001). Exotic species introductions into South America: an underestimated threat? *Biodiversity & Conservation* 10, 1983-1996.
- Rossa-Feres, D. de C. y Nomura, F. (2006).Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6, 0–0.

- Ruibal, M. y Laufer, G. (2012). Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Ranidae) Tadpole diet: Description and analysis for three invasive populations in Uruguay. *Amphibia-Reptilia* 33, 355–363.
- Sala, O.E. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P.B., Nordström, M., y Dickman, C.R. (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Biological Sciences*, 274, 1237-1243.
- Sanabria, E., Ripoll, Y., Jordan, M., Quiroga, L., Ariza, M., Guillemain, M., Pérez, M. y Chávez, H. (2011). Nuevo registro de Rana Toro americana (*Lithobates catesbeianus*) en San Juan, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 311–313.
- Schloegel, L.M., Picco, A.M., Kilpatrick, A.M., Davies, A.J., Hyatt, A.D. y Daszak, P. (2009). Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and Ranavirus infection in imported North American Bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation* 142, 1420–1426.
- Settle, W.H. y Wilson, L.T. (1990). Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions: parasitism, competition, and apparent competition. *Ecology* 71, 1461–1470.
- Silva, E.T.D., Reis, E.P.D., Feio, R.N. y Filho, O.P.R. (2009). Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae) in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 4, 286–294.
- Silva, E.T.D., Filho, O.P.R. y Feio, R.N. (2011). Predation of native anurans by invasive Bullfrogs in southeastern Brazil: Spatial variation and effect of microhabitat use by prey. *South American Journal of Herpetology* 6, 1–10.
- Simberloff, D. y Holle, B.V. (1999). Positive interactions of non indigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions* 1, 21–32.
- Simberloff, D. (2004). Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist* 163, 787-799.
- Smith, G. R., Rettig, J. E., Mittelbach, G. G., Valiulis, J. L., y Schaack, S. R. (1999). The effects of fish on assemblages of amphibians in ponds: a field experiment. *Fresh water biology* 41, 829-837.
- Smith, G.R., Dibble, C.J., Terlecky, A.J., Dayer, C.B., Burner, A.B. y Ogle, M.E. (2013). Effects of invasive western mosquitofish and ammonium nitrate on Green Frog tadpoles.
- Snow, N.P. y Witmer, G.W.(2011). A field evaluation of a trap for invasive American bullfrogs *Pacific Conservation Biology* 17, 285-291.
- Snyder, W.E. y Evans, E.W. (2006). Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 95–122.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (2009). *Introduction to Biostatistics*. Dover Publications, INC. Mineola, New York
- Soutullo, A., Alonso, E., Arrieta, D., Beyhaut, R., Carreira, S., Clavijo, C., Cravino, J., Delfino, L., Fabiano, G., Fagúndez, C., Haretche, F., Marchesi, F., Passadore, C., Rivas, M., Scarabino, F., Sosa, B. y Vidal, N. (2009). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. SNAP.

- Speziale, K.L., Lambertucci, S.A., Carrete, M. y Tella, J.L. (2012). Dealing with non-native species: What makes the difference in South America? *Biol Invasions* 14, 1609–1621.
- Strayer, D.L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 15, 1199–1210.
- Thorp, J.H. y Covich, A.P. (2010). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (Amsterdam; Boston: Academic Press).
- Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I. y Loureiro, M. (2011). *Peces de Agua Dulce de Uruguay*, PPR-MGAP.
- Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z. y Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54, 1202-1215.
- Vitousek, P. M., Dantonio, C.M., Loope, L.L. y Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as Global environmental change. *American Scientist* 5, 468-78.
- Werner, E.E. y McPeck, M.A. (1994). Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75, 1368–1382.
- Werner, E.E., Wellborn, G.A. y McPeck, M.A. (1995). Diet composition in postmetamorphic Bullfrogs and Green Frogs: Implications for interspecific predation and competition. *Journal of Herpetology* 29, 600.
- Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A. y Yurewicz, K.L. (2007). Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116, 1697–1712.
- Yelland, P.M. (2010). An introduction to Correspondence Analysis. *The Mathematica Journal* 12, 1-23.
- Young, J.O. y Splelling, S.M. (1989). Food utilization and niche overlap in three species of lake-dwelling Leeches (Hirudinea). *Journal of Zoology* 219, 231–243.
- Zedler, J. y Kercher, S. (2004). Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23, 431-452.
- Zimmermann, B.L., Aued, A.W., Machado, S., Manfio, D., Scarton, L.P. y Santos, S. (2009). Behavioral repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. *Zoologia (Curitiba)* 26, 5–11.

10. ANEXO

Tabla A-1. Lista de grupos de macroinvertebrados presentes en el área de estudio clasificados al mayor nivel taxonómico posible. X denota la presencia del grupo en estadio larval y/o adulto. NA indica que el estadio no aplica para dicho grupo.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género	Larva	Adulto	
Arthropoda	Arachnida	Araneida			NA	X	
		Insecta	Coleóptera	Dytiscidae		X	X
	Gyrinidae				X	X	
					X	X	
					X		
	Díptera				X		
	Ephemeroptera				X		
	Hemíptera		Belostomatidae	<i>Belostoma</i>		NA	X
				<i>Lethocerus</i>		NA	X
						NA	X
				Corixidae		NA	X
			Naucaridae		NA	X	
			Nepidae		NA	X	
			Notonectidae		NA	X	
		Odonata	Aeshnidae		X		
	Coenagrionidae			X			
	Libelulidae			X			
	Malacostraca	Amphípoda	Atyidae			X	
Decápoda		Trichodactylidae				X	
Hirudinea					NA	X	
Mollusca	Bivalvia					X	
		Basommatophora	Ancylidae			X	
	Gasterópoda	Planorbidae				X	

Tabla A-2. Lista de especies de los peces encontrados en la zona de Aceguá.

Familia	Género	Especie
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>laticeps</i>
	<i>Cheirodon</i>	<i>interruptus</i>
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>anisitsi</i>
Cichlidae	<i>Australoheros</i>	sp.
Heptapteridae	<i>Ramdhia</i>	<i>quelen</i>

Tabla A-3. Lista de especies de anfibios observadas en los charcos estudiados en la zona de Aceguá. X denota la presencia de la especie en estadio larval y/o adulto.

Familia	Especie	Larva	Adulto
Cycloramphidae	<i>Odontophrynus americanus</i>	X	
Hylidae	<i>Dendropsophus minutus</i>	X	X
	<i>Dendropsophus sanborni</i>		X
	<i>Hypsiboas pulchellus</i>	X	X
	<i>Phyllomedusa iheringii</i>	X	X
	<i>Pseudis minuta</i>	X	X
	<i>Scinax aromothyella</i>		X
	<i>Scinax granulatus</i>	X	X
	<i>Scinax squalirostris</i>		X
Leiuperidae	<i>Physalaemus biligonigerus</i>	X	X
	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	X	X
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus gracilis</i>	X	X
	<i>Leptodactylus latinasus</i>		X
	<i>Leptodactylus latrans</i>	X	X
Microhylidae	<i>Elacheistocles bicolor</i>	X	X

Tabla A-4. Nivel trófico asignado a cada grupo de macroinvertebrado. 1) Herbívoro (Se alimenta de recursos basales); 2) No herbívoro.

Grupo	Nivel trófico	Cita bibliográfica
Aeshnidae (larva)	2	Chará-Serna et al., 2011
Ancylidae	1	Burgisy Morris, 1987
Amphípoda	1	Burgis y Morris, 1987
Aranea	2	Peña, 2001
Belostoma	2	Cummins, 1973
Bivalva	1	Burgis y Morris, 1987
Coenagrionidae (larva)	2	Chará-Serna et al., 2011
Coleóptera	na	-
Corixidae	1	Cummins, 1973
Dytiscidae	2	Malcolm, 1971
Dytiscidae (larva)	2	Malcolm, 1971
Ephemeroptera (larva)	1	Chará-Serna et al., 2011
Gyrinidae (larva)	2	Malcolm, 1971
Hirudinea	2	Young y Splelling, 1989
Coleóptera (larva)	na	-
Díptera (larva)	na	-
<i>Lethocerus</i> sp.	2	Cummins, 1973
Libelulidae (larva)	2	Chará-Serna et al., 2011
Naucaridae	2	Chará-Serna et al., 2011
Nepidae	2	Cummins, 1973
Notonectidae	2	Cummins, 1973
Planorbidae	1	Cummins, 1973
Trichodactylidae	1	Zimmermann et al., 2009