



**RESPUESTAS ASIMÉTRICAS DE
LOS ANUROS NATIVOS ANTE LA
INVASIÓN DE RANA TORO**
(Lithobates catesbeianus)

Sofía Cortizas

sofiacortizas@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

1. RESUMEN	2
2. INTRODUCCIÓN.....	3
3. METODOLOGÍA.....	8
<i>Sitio de estudio</i>	<i>8</i>
<i>Muestreo de abundancia de anuros.....</i>	<i>9</i>
<i>Índice de vulnerabilidad a la rana toro.....</i>	<i>10</i>
<i>Abundancia de anuros.....</i>	<i>14</i>
<i>Muestreo comunitario estacional.....</i>	<i>15</i>
<i>Análisis de dieta.....</i>	<i>16</i>
<i>Solapamiento de nicho trófico</i>	<i>16</i>
<i>Riqueza, volumen de presas y estado corporal.....</i>	<i>17</i>
4. RESULTADOS	19
<i>Muestreo de abundancia de anuros.....</i>	<i>19</i>
<i>Índice de vulnerabilidad a la rana toro.....</i>	<i>19</i>
<i>Abundancia de anuros nativos.....</i>	<i>22</i>
<i>Muestreo comunitario estacional y análisis de dieta.....</i>	<i>24</i>
<i>Solapamiento de nicho.....</i>	<i>25</i>
<i>Riqueza de presas.....</i>	<i>27</i>
<i>Volumen de presas</i>	<i>29</i>
<i>Estado corporal.....</i>	<i>30</i>
5. DISCUSIÓN	32
6. AGRADECIMIENTOS.....	36
7. BIBLIOGRAFÍA.....	37
8. ANEXOS	49

1. RESUMEN

La rana toro (*Lithobates catesbeianus*) es un anfibio que invade sistemas lénticos permanentes a los que permanece fuertemente asociada durante todo su desarrollo ontogénico. Este invasor resulta muy eficiente explotando los recursos tróficos y el espacio. Sus efectos sobre las comunidades nativas podrían presentar una asimetría asociada a la competencia por recursos o a la tasa de encuentro con las diferentes especies nativas, provocando una pérdida local de especies. El objetivo del presente estudio es contribuir a explicar el patrón de disminución de riqueza y abundancia de anuros nativos frente a la invasión de *L. catesbeianus*, mediante una evaluación de vulnerabilidad y efectos a nivel de especie e individuo. La abundancia de anuros nativos es significativamente menor en los sistemas invadidos, sólo cuando consideramos la vulnerabilidad a la invasión de rana toro como covariable. Dicha vulnerabilidad fue estimada a través de una serie de atributos de las especies nativas que condicionan potencialmente su probabilidad de interacción con la rana toro. Con respecto al uso de recursos, el solapamiento de nicho trófico es alto al comparar *L. catesbeianus* y el ensamble de anuros nativos. A nivel de individuo, los resultados no muestran efectos estadísticamente significativos en riqueza y volumen de presas de la dieta de los anuros nativos. Sin embargo, el estado corporal de los individuos que se encuentran en los charcos invadidos es significativamente mayor con respecto al de los charcos sin invadir o a aquellos recientemente invadidos. La presencia de rana toro es un riesgo para la biodiversidad local, por lo que comprender la secuencia e identidad de desaparición de especies y los mecanismos existentes detrás de esta invasión resulta fundamental para generar respuestas de manejo. Los resultados indican que *L. catesbeianus* es un fuerte estructurador de las comunidades nativas, pero afecta en forma diferente a cada especie de anuro. En este sentido, un plan de mitigación de impacto de la invasión debe tener en cuenta la historia de vida y el uso de microhabitat de las diferentes especies nativas.

2. INTRODUCCIÓN

El fenómeno de las invasiones biológicas ha sido un tema de estudio desde los orígenes de la ecología como ciencia (Elton, 1958). Durante las dos últimas décadas, ha tomado especial relevancia por considerarse como una de las mayores causas de pérdida de biodiversidad a nivel global, además de las pérdidas económicas que ocasionan y las consecuencias sobre la salud humana y los servicios ecosistémicos (Neill y Arim, 2011; Davis, 2009). La globalización y el aumento del transporte aumentan el movimiento de especies y la introducción de éstas en regiones nuevas, fuera de sus rangos naturales de distribución (Gherardi, 2010). Solo una pequeña fracción de dichas especies exóticas introducidas logran adaptarse a las condiciones bióticas y abióticas del nuevo ambiente, logrando establecerse. De las poblaciones establecidas una pequeña fracción logra expandirse, ampliando su rango de distribución y transformándose en invasora (Neill y Arim, 2011). De este modo, las invasiones biológicas pueden ser vistas como un proceso que incluye transporte, introducción, establecimiento y expansión de organismos fuera de su ambiente nativo (Ricciardi, 2012). Una vez establecidas y expandidas, la especies invasoras pueden ocasionar fuertes efectos sobre los ecosistemas, alterando la estructura comunitaria mediante interacciones con las especies nativas y/o mediante modificaciones en el ambiente (Simberloff et al., 2000; Simberloff, 2011).

Las proyecciones a futuro indican que las invasiones serán en 2100 una de las principales amenazas a la biodiversidad, especialmente para ecosistemas dulceacuícolas (Sala et al., 2000). Estos son especialmente vulnerables a los impactos que puedan provocar las especies invasoras debido al alto número de interacciones que allí ocurren (Shurin et al., 2002) y a la gran cantidad de actividades humanas que dependen de ellos (Francis, 2012). La introducción de especies invasoras en los sistemas de agua dulce está mediada por la alta conectividad entre ellos, lo que facilita el transporte de organismos, principalmente de aquellos muy dependientes del medio acuático (Francis, 2012). Según Sala y colaboradores (2010), la tasa de disminución de la biodiversidad en los sistemas de agua dulce es notablemente superior a la de los ecosistemas terrestres y en este sentido, los efectos de las especies invasoras son también más fuertes. Según la UICN, en una lista de las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo, existen 23 que están asociadas a ecosistemas dulceacuícolas (Lowe, 2004).

Una de las especies de agua dulce que se incluye en esta lista es la rana toro, *Lithobates*

catesbeianus (Shaw, 1802). Se trata de una especie de anfibio anuro de gran tamaño que resulta muy conspicua en todas sus fases del desarrollo. Las hembras realizan puestas muy numerosas, de hasta 25.000 huevos; las larvas miden entre 5 y 17 cm y los adultos pueden alcanzar tamaños cercanos a los 20 cm (longitud hocico-cloaca) y pesar más de 500 g (Bury y Whelan, 1984). La rana toro puede ocupar un amplio espectro de ambientes dulceacuícolas (e.g. cuerpos de agua naturales o artificiales, permanentes o temporales), pero comúnmente suele invadir sistemas lénticos permanentes con vegetación emergente (Adams y Pearl, 2007). Se trata de un anuro con hábitos fuertemente acuáticos, tanto para el forrajeo como para la reproducción y el desarrollo larval (Werner et al., 1995; Adams et al., 2003; Pearl et al., 2004; Adams y Pearl, 2007; Díaz de Pascual y Guerrero, 2008; Kraus, 2009; Laufer et al., 2009; Teixeira da Silva et al., 2009; 2011; Boetler et al., 2012; Ruibal y Laufer, 2012). En estos ambientes acuáticos, la rana toro es muy eficiente explotando los recursos tróficos y el espacio. Los adultos son depredadores generalistas (Wang et al., 2007), su dieta se compone mayormente de macroinvertebrados, pero incluye también presas tales como pequeños mamíferos, aves, peces, reptiles y anfibios (Werner et al., 1995; Kupferberg, 1997; Hirai, 2004; Wu, 2005; Hothem et al., 2009; Wang and Li, 2009; Silva et al., 2011; Boetler et al., 2012). La rana toro actúa como un estructurador de las comunidades, tanto en su distribución nativa como en las comunidades que ha invadido. El fuerte rol de depredador y competidor en las comunidades que invade (Pearl et al., 2004; Schloegel et al., 2009; Miller et al., 2011), sumado a que es una especie potencialmente transmisora de patógenos como *Batrachochytrium dendrobatidis* y Ranavirus (Galli et al., 2006; Garner et al., 2006), facilita la invasión de la rana toro e intensifica sus efectos. Además, este invasor es capaz de tolerar las alteraciones antrópicas del ambiente (e.g. contaminantes) lo que le conferiría una ventaja frente a las especies nativas (Boone et al., 2007).

Las consecuencias más notorias de la invasión de *L. catesbeianus* han sido reportadas para los anfibios (Blaustein y Kiesecker, 2002; Pearl et al., 2009), grupo que se encuentra en un fuerte proceso de declive global (Alford y Richards, 1999; Beebee y Griffiths, 2005; Araújo et al., 2006; Collins et al., 2009). Las interacciones que se crean entre la rana toro y el ensamble de anuros nativos se traducen en una disminución de la riqueza y abundancia de las especies nativas, contribuyendo inclusive con la desaparición local de algunas de éstas (Kiesecker y Blaustein, 1997; 1998; Kupferberg, 1997; Kiesecker et al. 2001). La rana toro es un fuerte competidor causando una disminución en la disponibilidad de recursos y del hábitat para los anuros nativos. Hay evidencia de que en presencia de *L. catesbeianus*, las larvas de las especies nativas presentan tasas de crecimiento y de sobrevivencia menores (Kupferberg, 1997; Boone et al., 2004), inclusive se ha reportado la

inhibición del crecimiento en la etapa larval de algunas especies (Kiesecker et al., 2001). Además, los diferentes estadios ontogénicos de *L. catesbeianus* resultan importantes por su gran tamaño corporal. Mientras que las larvas estructuran la comunidad nativa mediante la depredación sobre huevos (Ruibal y Laufer, 2012), los adultos depredan sobre individuos pos-metamórficos (Kiesecker y Blaustein, 1997; Wang et al., 2007; Silva et al., 2011).

Lithobates catesbeianus es originaria del este de América del Norte (Bury and Whelan, 1984), encontrándose poblaciones nativas en regiones con amplias diferencias climáticas, siendo su límite de distribución norte Canadá y el límite sur es el centro de Florida y noreste de México (Adams y Pearl, 2007). Debido a que esta especie ha invadido numerosas regiones su distribución actual es muy amplia, incluyendo varios países de Europa, Asia y América (Adams and Pearl, 2007; Ficetola et al., 2010). Sus múltiples eventos de introducción y algunos casos de expansión en Sudamérica son relativamente recientes (Cisneros-Heredia, 2004; Hanselmann et al., 2004; Giovanelli et al., 2008; Laufer et al., 2008; Barrasso et al., 2009; Akmentins y Cardozo, 2010; Urbina-Cardona et al., 2010, Both et al., 2011; Sanabria et al., 2011). En Uruguay ha sido reportada en regiones en las que la biodiversidad local de anfibios es relativamente importante, como son los ambientes costeros (Costa de Pando, Canelones), el litoral del Río Uruguay (Paraje Bizcoho, Soriano) y la zona de frontera con Brasil (Aceguá, Cerro Largo) (Laufer et al., 2008; 2009). La evidencia inicial de estos focos de invasión en Uruguay muestra un fuerte efecto de la presencia de la rana toro con cambios drásticos en la estructura de la comunidad nativa y del ensamble de anuros (Laufer et al., 2008). Los ambientes que invade la rana toro, mayormente reservorios de agua, tajamares y pequeñas lagunas, tienen importancia en Uruguay tanto por la biodiversidad que sostienen como por su uso en actividades agropecuarias. Además, estos ambientes son utilizados por la mayoría de los anfibios nativos, al menos en algunas etapas de su ciclo. Estudios realizados en zonas con mayor tiempo de invasión indican que en dichos sistemas ocurre una pérdida de un número importante de especies nativas (ver revisiones de Adams y Pearl, 2007b, Kraus 2009).

Considerando los hábitos de la rana toro, es de esperar que sus efectos negativos se vean mayormente asociados al medio acuático. Justamente, en este medio ocurriría la mayor interacción con las especies nativas. Teniendo en cuenta la historia natural de los diferentes anfibios nativos de Uruguay, podemos observar que no todos presentan igual relación con los cuerpos de agua invadidos por *L. catesbeianus*. Podemos por tanto suponer que, podría existir una asimetría en los efectos de la invasión de rana toro, asociada a la competencia por recursos o a la tasa de encuentro que

experimenten las diferentes especies (Pearl et al., 2004). Como consecuencia de esta asimetría, podemos esperar que la pérdida local de especies que se ha observado en los cuerpos de agua invadidos no ocurre en forma aleatoria, sino que ciertas especies serían más fuertemente afectadas desde el inicio de esta invasión (Woodward y Hildrew, 2001).

Sin embargo, los mecanismos por los cuales las especies nativas desaparecen permanecen aún poco claros, debido a la reducida evidencia existente a nivel local y global. En este sentido, comprender la secuencia de desaparición de especies y su identidad resulta fundamental para entender los mecanismos existentes detrás de esta invasión y para generar respuestas de manejo. Este conocimiento resulta esencial, tanto para los lineamientos prioritarios para el manejo de especies invasoras en Uruguay (Aber et al., 2012), como para los diferentes planes de manejo regionales y mundiales (Adams y Pearl, 2007a; Ficetola et al., 2007b; Collins et al., 2009; Kraus, 2009; Akmentins y Cardozo, 2010).

Objetivo

El objetivo del presente estudio se centra en contribuir a explicar el patrón de disminución de riqueza y abundancia de anuros nativos frente a la invasión de *L. catesbeianus*, mediante una evaluación de efectos y vulnerabilidad a nivel de especie e individuo.

Hipótesis La invasión de un depredador tope generalista como lo es la rana toro provoca una drástica reducción en la disponibilidad y capacidad de acceso a los recursos y una fuerte depredación sobre las especies nativas, ocasionando la desaparición local de los anuros en un orden secuencial, que responde a la vulnerabilidad de cada especie nativa. Las especies de anuros que utilicen los mismos sistemas acuáticos que la rana toro, como sitios de forrajeo, reproducción o desarrollo larval, serán las más expuestas y susceptibles. Contrariamente, las especies con mayor plasticidad en el uso de hábitat, con menor dependencia del medio acuático en algunas de sus fases (e.g. estadio larval de corta duración), con capacidad de utilización de microhábitat que actúen como refugios (e.g. cuevas, axilas de caraguatales), con una mayor plasticidad en el uso de sitios de reproducción o alimentación (e.g. cuerpos de agua efímeros a permanentes), o con otra capacidad de escape a la depredación (e.g. tamaño corporal o tasa de crecimiento) lograrán coexistir con la rana toro.

Predicciones

- La abundancia de anuros nativos será menor en los sistemas invadidos. Las especies más vulnerables a los efectos de la rana toro, serán las primeras en desaparecer o decaer en densidad. Mientras tanto, las especies que compartan menos recursos con la rana toro o logren escapar a su depredación, lograrán persistir en los sistemas invadidos. Este patrón debería seguir el tiempo de invasión de rana toro, diferenciándose efectos tempranos sobre especies extremadamente susceptibles y efectos avanzados -cuando la densidad de *L. catesbeianus* resulta importante- sobre un mayor número de anuros nativos. Finalmente, un número muy limitado de especies logrará coexistir en un ecosistema invadido.
- La rana toro tendrá un importante solapamiento de dieta con los anuros nativos y su presencia alterará las interacciones competitivas de todo el ensamble, aumentando el nivel de solapamiento entre las especies nativas.
- Tanto la riqueza como el volumen total de ingesta de presas por los anuros nativos, a nivel de ensamble y de especie, será menor en los sistemas invadidos que en los no invadidos por rana toro.
- El estado corporal de los individuos, del ensamble de anuros y de las diferentes especies, será menor en los sistemas invadidos por rana toro.

3. METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El presente estudio fue realizado en la localidad de Aceguá, departamento de Cerro Largo (31°53'49"S, 54°09'07"W) (Fig. 1). Esta localidad está ubicada sobre la Cuchilla Grande (270 m.s.n.m.) en una zona de división de aguas de las cuencas del Río Negro y de la Laguna Merín. Se sitúa en la eco-región Sierras del Este en la frontera con Brasil, donde la geomorfología dominante es de colinas y serranías (Brazeiro et al. 2012). En Aceguá habitan especies nativas de anuros con amplio rango de distribución nacional como: *Hypsiboas pulchellus*, *Pseudis minuta*, *Leptodactylus latrans*, *L. latinasus*, *L. gracilis*, *L. mystacinus*, *Dendropsophus sanborni*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Scinax squalirostris*, *S. granulatus*, *Physalaemus biligonigerus*, *Odontophrynus americanus* y *Elachistocleis bicolor*. Además, habitan allí especies restringidas al ambiente serrano tales como: *Dendropsophus minutus*, *Scinax uruguayus*, *S. aromothyella*, *Phyllomedusa iheringii*, *Physalaemus riograndensis* y *Limnomedusa macroglossa* (Laufer et al., 2009; Gobel et al., 2013).

En Aceguá se introdujo la especie *Lithobates catesbeianus* por un proyecto de cría y comercialización que se inició en la década de los 90. La presencia de una población silvestre de rana toro se reportó en el año 2007 en los alrededores del criadero (Laufer et al., 2009) y actualmente se ha iniciado allí la fase de expansión de la invasión (Gobel, 2013). Los charcos invadidos se encuentran identificados y georreferenciados por diferentes estudios que se están realizando en el sitio por investigadores del Museo Nacional de Historia Natural (Fig. 1). Para este trabajo se seleccionaron y muestrearon siete charcos que fueron posteriormente clasificados en tres categorías según la densidad que presentan de *L. catesbeianus*: 0) los que no tienen presencia de rana toro; 1) aquellos con datos de presencia reciente (relacionados a la reciente expansión), en los que se encuentran pocos adultos vocalizando y no hay registros de reproducción (puestas de huevos ni de larvas); 2) aquellos con datos de presencia estable de rana toro desde el año 2007, en los que ocurre reproducción, constatada por colectas de puestas, larvas, juveniles y adultos (Laufer, G; com. pers.). Estos charcos fueron clasificados según su morfometría, en someros y profundos. Los cuerpos de agua someros tienen una profundidad menor a 1,5 metros y la cobertura vegetal es superior al 40%, a diferencia de los cuerpos de agua profundos que superan los 1,5 metros y su cobertura vegetal es inferior al 20%.

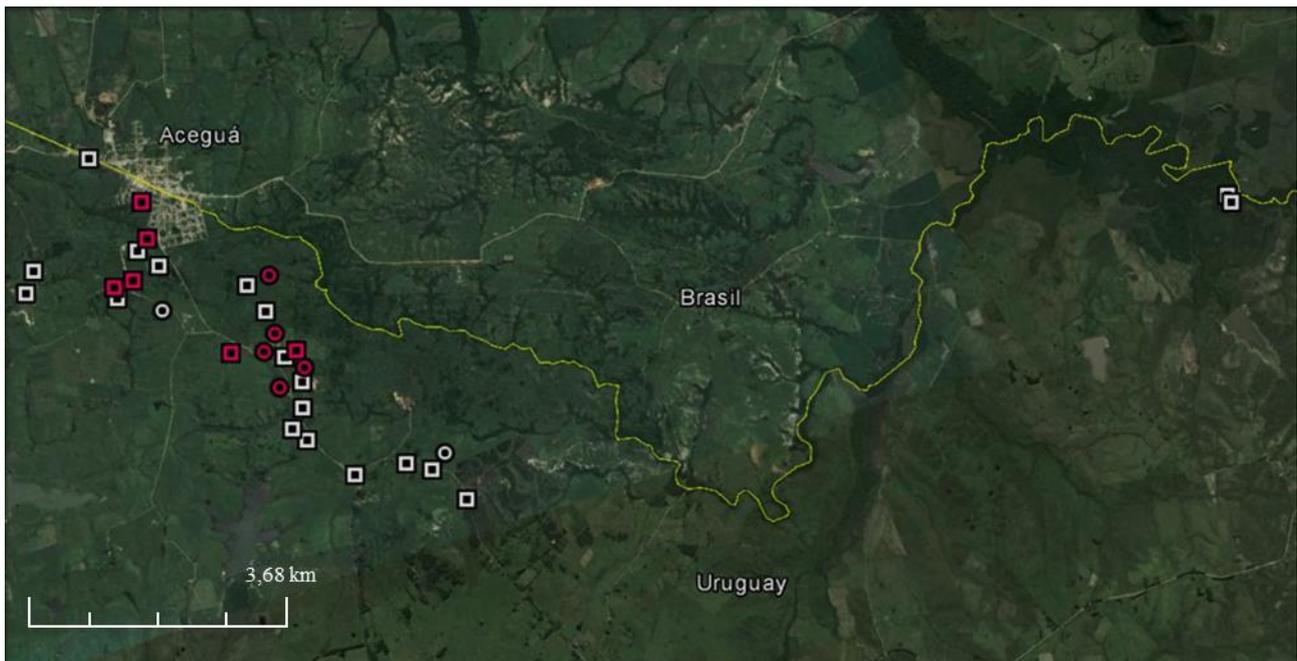


Figura 1. Charcos estudiados en la localidad de Aceguá. Los puntos marcados (círculos y cuadrados) fueron muestreados para determinar la diversidad de anuros. Los puntos indicados con círculos (tanto rojos como blancos) corresponden a los 7 charcos estudiados durante el muestreo comunitario estacional. Las marcas rojas indican los charcos con presencia de *L. catesbeianus* y las blancas corresponden a los charcos no invadidos. La línea amarilla indica la frontera entre Uruguay y Brasil (US Dept of State Geographer, Image Landsat, Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO. 2015, Google).

Muestreo de abundancia de anuros

Se realizó un muestreo durante los días 2, 3 y 4 de diciembre de 2014, con el fin de relevar la abundancia de anuros de 32 cuerpos de agua de la localidad de Aceguá (Fig. 1). En esta época del año la mayor parte de las especies nativas y la rana toro se encuentran activas, vocalizando y reproduciéndose. La metodología utilizada fue la detección acústica y el avistamiento de individuos en un muestreo estandarizado (Kenneth, 2010). Para esto, cuatro personas recorrieron el perímetro de los charcos seleccionados durante cinco minutos, registrándose la cantidad de individuos avistados y la cantidad de vocalizaciones escuchadas por especie. El criterio utilizado para cuantificar las vocalizaciones fue el siguiente: 1- un individuo vocalizando, 2- dos o tres individuos vocalizando, 3- muchos ejemplares vocalizando pero se puede distinguir cada uno por separado y 4- un coro en el que no es posible individualizar. Además se registró para cada cuerpo de agua las coordenadas geográficas, altura, temperatura, humedad, nubosidad e intensidad del viento, así como la hora y la fecha en la que fue realizado el muestreo. La identificación de especies se realizó con la ayuda de registros sonoros (Amphibia web), de claves de identificación de anfibios (Ziegler y Maneyro, 2008)

y de listas de especies locales (Prigioni et al., 2011; Gobel, 2013).

Índice de vulnerabilidad a la rana toro

De acuerdo a la hipótesis planteada, ante el ingreso de la rana toro en una comunidad nativa, las especies se verán afectadas en forma diferente, en función de sus hábitos y el uso que hagan de los recursos. Esto podría condicionar la probabilidad de encuentro o la interacción de una especie nativa con la rana toro. Por tanto se podría predecir la vulnerabilidad de cada especie, a partir de ciertos atributos que derivan del conocimiento de su historia natural. Diferentes estudios reportan que las especies nativas más vulnerables son aquellas que comparten hábitos (Pearl et al., 2004; Monello et al., 2006) o recursos (Wu et al., 2005; Teixeira da Silva et al., 2011) con *L. catesbeianus*, lo que implica una alta dependencia del medio acuático en sus diferentes fases de desarrollo (Adams et al., 2003; Adams y Pearl, 2007).

En base a esto se seleccionaron una serie de atributos que fueron utilizados para construir el índice de vulnerabilidad para cada una de las especies nativas registradas en Aceguá. Se trabajó en base a nuestras observaciones de campo, a la revisión bibliográfica (e.g. McDiarmid y Altig, 1999; Wells, 2007; Maneyro y Carreira, 2012) y a la consulta a especialistas. Para cuantificar la vulnerabilidad de las especies nativas a esta amenaza, se utilizó un criterio propuesto por Gardali y colaboradores (2012) en un estudio de efectos potenciales del cambio climático en aves. De acuerdo al criterio de estos autores, podemos considerar dos factores que componen a la vulnerabilidad, la susceptibilidad y la exposición. Para el caso de la rana toro en Aceguá, la susceptibilidad está determinada por atributos intrínsecos de cada especie nativa que le permitirían aumentar o disminuir el grado de interacción con la rana toro y así por ejemplo poder escapar con mayor o menor facilidad de la depredación y/o de la competencia. La exposición, se puede definir según los hábitos que aumentan o disminuyen la probabilidad de uso común de recursos con la rana toro, tanto espaciales como alimenticios.

Susceptibilidad

Para determinar el valor de susceptibilidad se utilizaron dos atributos de las especies nativas: el tamaño corporal del adulto y las estrategias reproductivas.

Tamaño corporal del adulto. Gran parte de la ecología de una especie está condicionada por

su tamaño corporal (LaBarbera, 1989; Crump y Vaira, 1991; Brose et al., 2006; Arim et al., 2010). Las especies que alcanzan tamaños mayores durante la fase adulta serán menos susceptibles a la presencia de rana toro, debido a que tienen una mayor capacidad de escape a la depredación (considerando la relación de tamaños depredador-presa, Wang et al., 2007) y mejores condiciones como competidoras, que las especies de menor tamaño (Pearl et al., 2004). A su vez las especies de mayor tamaño pueden tener otro tipo de interacciones con el depredador, por ejemplo existe evidencia de que *L. latrans* depreda sobre juveniles de *L. catesbeianus* (Teixeira da Silva y Ribeiro Filho, 2009b).

El valor de la susceptibilidad asociado al tamaño corporal del adulto se asignó según el siguiente criterio:

1. baja para las especies cuyos individuos adultos alcancen tamaños entre 5 y 15 cm, de longitud hocico a cloaca;
2. media para las especies que alcancen tamaños entre 3 y 5 cm, de longitud hocico a cloaca; y
3. alta para las especies que no superen los 3 cm, de longitud hocico a cloaca.

Estrategias reproductivas. Existe una gran diversidad de estrategias reproductivas en anuros, que contribuyen a la coocurrencia de especies mediante la segregación espacial y/o temporal o a la protección de algunas de las etapas ontogénicas, especialmente huevos y larvas. Entre éstas podemos considerar la plasticidad en el uso de sitios de reproducción, la ocurrencia de etapas tempranas fuera de los cuerpos de agua y el cuidado parental (Wells, 2007). Aquellas especies que posean alguna de estas estrategias, serían menos susceptibles a los efectos nocivos de la presencia de rana toro.

El valor de la susceptibilidad asociado a las estrategias reproductivas se asignó según el siguiente criterio:

1. baja para aquellas especies cuya reproducción y al menos parte del desarrollo de sus huevos o larvas ocurra fuera del charco, así como para aquellas especies que presenten cuidado parental (Wells, 2007);
2. media para las especies cuya reproducción ocurra fuera del agua, pero que en sus etapas ontogénicas tempranas (e.g. larvas recién eclosionadas) ingresen pronto al charco; y
3. alta para las especies con alta dependencia del cuerpo de agua, tanto para la reproducción,

como para el completo desarrollo de huevos y larvas.

Las especies con susceptibilidad baja pertenecen a la familia Leptodactylidae. Por un lado se incluyó a las que se reproducen en cuevas, donde realizan la primer parte del crecimiento para entrar finalmente al charco con un estado avanzado de desarrollo (*L. mystacinus*, *L. gracilis* y *L. latinasus*) y por otro se incluyó a *L. latrans* que presenta un fuerte cuidado parental durante toda la fase acuática (Vaz-Ferreira y Gehrau, 1971; 1975; De Sá et al., 2014). Las especies con susceptibilidad media depositan los huevos fuera del agua y al eclosionar, las larvas caen al charco donde se alimentan, por ejemplo *Phylomedusa iheringii* que se reproduce en arbustos y realiza las puestas en nidos en extremos de ramas colgantes sobre el agua (Langone, 1993; Oliveira et al., 2014; Santos et al., 2015). *Elachistocleis bicolor* y *Pseudopaludicola falcipes* también se agrupan dentro de esta categoría ya que poseen estrategias que protegen a sus huevos y larvas, como reproducción explosiva en *E. bicolor* y reproducción en los bordes del charco en *P. falcipes* (Rodrigues et al., 2003; Laufer y Barreneche, 2008; Giaretta y Facure, 2009). A su vez, *E. bicolor* presenta cierta plasticidad en el uso de ambientes para la reproducción utilizando, además de los charcos permanentes, cuerpos de agua efímeros (Wells, 2007). Por último, la mayor parte de las especies presentan una alta susceptibilidad debido a que sus estrategias reproductivas se encuentran fuertemente asociadas a los cuerpos de agua permanentes, como por ejemplo *Pseudis minuta* (Melchioris et al., 2004; Zank et al., 2008; 2010).

Exposición

Para determinar la exposición se consideró la probabilidad de encuentro y la interacción tanto de las larvas como del adulto nativo, con la rana toro.

Hábito de las larvas. El lugar que ocupan las larvas en el charco y específicamente en la columna de agua, determinará su probabilidad de encuentro con la rana toro y por tanto su exposición (Formanowicz y Bobka, 1989; McDiarmid y Altig, 1999; Rossa-Feres y Nomura, 2006; Eterovick y Barata; 2009). Aquellas especies que ocupen el mismo hábitat que la especie invasora serán las más vulnerables a la depredación y competencia. (Silva et al., 2009; Ferreira y Lima, 2012). De acuerdo a datos de morfología y uso de microhabitat, las larvas de anuros se clasifican en grupos ecomorfológicos que fueron utilizados para la categorización (Altig y Johnston, 1989; Candiotti, 2006; Echeverría et al., 2007).

El valor de la exposición asociado al hábito de las larvas se asignó según el siguiente criterio:

1. baja para las especies cuyas larvas utilizan por un corto tiempo los cuerpos de agua

permanentes;

2. media para las especies cuyas larvas pertenezcan a grupos ecomorfológicos lénticos bentónicos; y
3. alta para las especies cuyas larvas pertenezcan a grupos ecomorfológicos lénticos nectónicos.

En las especies con baja exposición, *Leptodactylus latinasus*, *L. gracilis* y *L. mystacinus*, las larvas ingresan al charco con un importante grado de desarrollo y un gran tamaño para rápidamente metamorfosear (Heyer, 1969). Esto acorta el tiempo de exposición a la rana toro y por lo tanto disminuye las probabilidades de interacciones negativas. En las especies con media exposición las larvas se desarrollan en el fondo de los charcos donde se refugian entre la vegetación o en el sedimento, pudiendo escapar de la depredación y/o competencia con rana toro a pesar de que se encuentran dentro del charco. Este es el caso de *Physalaemus biligonigerus*, *P. riograndensis*, *Hypsiboas pulchellus*, *Pseudopaludicola falcipes* y *Odontophrynus americanus* (McDiarmid y Altig, 1999). Por último, en las especies con baja exposición, las larvas se encuentran la mayor parte del tiempo en la columna de agua (*Dendropsophus minutus*, *D. sanborni* y *Pseudis minuta*, *Scinax granulatus*, *S. squalirostris* y *S. uruguayus*) o tienen hábitos suspensívoros (*P. iheringii* y *E. bicolor*)(McDiarmid y Altig, 1999) lo que las expone fuertemente a la interacción con la rana toro.

Relación del adulto con el medio acuático. El grado de dependencia de las especies de anfibios se puede clasificar según su relación con el medio acuático. En este sentido se podría definir un gradiente desde las especies cuyos adultos pasan todo el tiempo en el agua hasta aquellas que sus adultos entran en contacto rara vez o prácticamente nunca con el agua.

El valor de la exposición asociado a la relación del adulto con el medio acuático se asignó según el siguiente criterio:

1. baja para las especies con hábitos mayormente terrestres;
2. media para las especies con hábitos semi-acuáticos; y
3. alta para las especies con hábitos acuáticos.

Las especies categorizadas con baja exposición habitan en ambientes fuera del charco donde forrajea y se refugian, en árboles (*Phyllomedusa iheringii*), en arbustos y axilas de caraguatales (*Scinax uruguayus*, *S. squalirostris*), en cuevas (*Leptodactylus latinasus* y *Odontophrynus*

americanus) o alejadas del cuerpo de agua en la zona de pradera (*Leptodactylus mystacinus* y *L. gracilis*). Las especies con media exposición utilizan el medio acuático en ciertos períodos (especialmente nupciales y reproductivos), pero también utilizan ambientes fuera del charco en contexto de actividades de forrajeo, por ejemplo *Hypsiboas pulchellus*, *Elachistocleis bicolor*, *Physalaemus riograndensis* y *Leptodactylus latrans*. Las especies con alta exposición se encuentran permanentemente dentro del charco, ya sea en la columna de agua o en la vegetación flotante emergente como es el caso de *Pseudis minuta* y *Dendropsophus sanborni* (Prigioni et al., 2011; Maneyro y Carreira, 2012).

Para obtener el valor del índice de vulnerabilidad por especie se sumó el valor asignado al atributo tamaño corporal del adulto más el valor asignado a estrategias reproductivas, así se obtuvo un valor para la susceptibilidad. Por otro lado, se sumó el valor asignado a hábito de las larvas más el valor de relación del adulto con el medio acuático, así se obtuvo el valor de la exposición. Finalmente, el índice de vulnerabilidad de cada especie nativa de anuro a la rana toro se obtuvo como el producto de la susceptibilidad por la exposición (Gardali et al. 2012). Los valores obtenidos de dicho índice, se analizaron en frecuencias mediante un histograma y se utilizaron para los diferentes análisis de efectos de la rana toro (ver abajo).

Abundancia de anuros

Para explorar diferencias de abundancia de anuros, entre charcos con diferente grado de invasión de rana toro, se realizó en primera instancia un análisis de varianza (ANOVA). Éste permite explorar la existencia de diferencias entre las medias de las muestras tomadas de diferentes poblaciones, asumiendo que todas las muestras fueron tomadas completamente al azar, por lo que son aleatorias e independientes entre sí (Sokal y Rohlf, 2011). Con respecto a la variable de respuesta, se asume que su distribución es normal e igualmente variable en todas las muestras (homocedasticidad). Este análisis fue utilizado para evaluar las diferencias en abundancias a nivel de todo el ensamble de anuros nativos y a nivel de las tres especies más frecuentes (*Leptodactylus latrans*, *Pseudis minuta* e *Hypsiboas pulchellus*). Las variables de respuesta analizadas fueron la abundancia visual (número de individuos contados) y la abundancia de cantos (categoría de cantidad de individuos cantando) y como variables independientes se utilizaron el grado de invasión de rana toro y la especie (para el análisis a nivel de ensamble).

Posteriormente se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) con el fin de controlar otras

variables que podrían estar afectando la abundancia de anuros y en el ANOVA no se consideraron. El ANCOVA es una combinación de análisis de varianza y regresión lineal en el que se involucra el uso de una o más covariables. Esta es una variable que afecta a cada uno de los individuos y al considerarla permite controlar parte de la variación y así poder identificar la relación entre la variable dependiente y la independiente. El ANCOVA supone que los errores se distribuyen normalmente, que la varianza es constante y que la variable dependiente se relaciona linealmente con la variable independiente (Sokal y Rohlf, 1969; Montgomery, 2000). Este análisis fue utilizado para evaluar las diferencias en abundancias de todo el ensamble de anuros nativos. Las variables de respuesta analizadas fueron la abundancia visual y la abundancia de cantos y como variables independientes se utilizaron el grado de invasión de rana toro y la especie. Se utilizó como covariable el valor del índice de vulnerabilidad a la rana toro de cada especie nativa. Se consideró como significativo un $\alpha=0,05$ y en los casos en que hubo diferencias significativas se aplicó un test de Tukey para ver su distribución. Se verificó que los datos cumplan con los principios de normalidad y homogeneidad de varianza a través de los test de Shapiro-Wilk y Levene respectivamente.

Muestreo comunitario estacional

Se realizaron tres muestreos durante el año 2012, en las siguientes fechas: 25 y 26 de mayo, 20 y 21 de julio y del 18 al 22 de octubre; y un muestreo en el año 2013 del 4 al 7 de febrero. Se seleccionaron estas fechas con el fin de abarcar todas las estaciones del año y así tener una mejor representación en el muestreo de la diversidad de anuros existente en Aceguá. Los muestreos se realizaron durante la noche, momento en que la alta actividad y las vocalizaciones de los anfibios facilitan su detección (Heyer et al., 1994). Éstos consistieron en recorridas a paso lento alrededor del perímetro de cada charco durante 20 minutos. Allí se colectaron todos los anuros adultos que fueron divisados y que pudieron ser capturados, tanto ejemplares de especies nativas como individuos de rana toro. Posteriormente, cada uno fue determinado a nivel de especie utilizando las claves locales de identificación (Ziegler y Maneyro, 2008), pesado y se determinó su longitud hocico-cloaca (SVL). Por último, fueron sacrificados con una alta dosis de Lidocaína y fijados en formol para su posterior análisis en el laboratorio. Todos los individuos colectados fueron depositados en la colección herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural (acrónimo MNHN).

Análisis de dieta

Se realizó el análisis de contenido estomacal de todos los anuros post-metamórficos colectados durante el muestreo comunitario estacional. Para cada individuo se calculó el estado corporal mediante la relación SVL/peso. Dicho parámetro es un indicador de la disponibilidad de presas y/o de la calidad del hábitat (Sztatecsny y Schabetsberger, 2005), de la vulnerabilidad a la depredación (Murray, 2002; Wirsing et al., 2002) y de la probabilidad de sobrevivencia (Hoey y McCormick, 2004). Posteriormente se realizó la disección de cada individuo, se extrajo el estómago y su contenido fue extendido en una placa de Petri para luego ser analizado bajo lupa binocular. Los ítems alimenticios encontrados se identificaron al mayor nivel taxonómico posible, con la ayuda de claves regionales de identificación (Costa et al., 2006; Mugnai et al., 2010). Se registró el número de cada ítem alimenticio encontrado en todos los individuos analizados. Luego, se obtuvo para cada uno el valor de riqueza de presas (cantidad de ítems registrados por estómago, S). Para cada presa se tomaron medidas de largo y de ancho con un calibre digital para luego calcular su volumen mediante la ecuación de un elipsoide:

$$V=4/3\pi*l*a*a$$

donde l es el largo y a el ancho de la presa.

Solapamiento de nicho trófico

El solapamiento de nicho fue estimado mediante el índice de Pianka para todos los individuos colectados y a nivel de cada charco en forma independiente (Krebs, 2014). Este índice permite evaluar cuánto se superponen en la utilización de los recursos (igualmente disponibles) dos especies. El índice se obtuvo para la relación en el uso de recursos alimenticios entre: *L. catesbeianus* y todo el ensamble de anuros nativos de Aceguá y luego para *L. catesbeianus* y las tres especies nativas más frecuentes en forma independiente (*L. latrans*, *P. minuta* y *H. pulchellus*). Además, se analizó el solapamiento entre estas tres especies nativas más comunes.

El índice de Pianka (O_{jk}) se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$O_{jk} = \sum (p_{ij} \times p_{ik}) / ((\sum p_{ij})^2 \times (\sum p_{ik})^2)^{0,5}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i utilizadas por las especies j y k. Este índice puede tener valores entre 0 y 1, donde el cero indica ausencia de solapamiento y uno, solapamiento total en el uso del recurso i (Gotelli y Graves, 1996). Los análisis fueron realizados en el programa Ecosim

(Entsminger, 2014) y los datos que se utilizaron fueron los obtenidos en el análisis de contenido estomacal de los individuos colectados en el muestreo comunitario estacional.

Riqueza, volumen de presas y estado corporal

Se realizaron curvas de rarefacción para comparar la riqueza de presas (número de ítems encontrados en el contenido estomacal, S) de los ensambles de anuros nativos de los siete charcos muestreados. Este método permite comparar la riqueza de muestras obtenidas mediante distinta intensidad de muestreo (que en nuestro caso se ve afectada por las diferencias en el número de individuos colectados por especie) y compara esta variable en función del menor tamaño de muestra. Dicho análisis asume la uniformidad en el método de muestreo, el suficiente esfuerzo como para caracterizar a la comunidad y la similitud entre niveles taxonómicos a comparar. La comparación de S debe realizarse a la muestra de menor tamaño, no siendo correcto a priori la extrapolación a tamaños muestrales mayores (Gotelli y Graves, 1996). Las curvas de rarefacción fueron realizadas utilizando el programa Ecosim (Entsminger 2014).

Por otro lado, se comparó la riqueza de dieta del ensamble de anuros para los diferentes grados de invasión, mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Se eligió dicho análisis debido a que los valores de riqueza y sus transformaciones no cumplieron con los principios de normalidad ni de homocedasticidad. La variable de respuesta analizada fue la riqueza de presas y las variables independientes, la densidad de rana toro, el charco, la fecha y el SVL. Se consideró como significativo un $\alpha=0,05$ y en los casos en que hubo diferencias se aplicó un test de Duncan para identificar la ocurrencia de diferencias significativas entre pares de niveles del factor grado de invasión (Sokal y Rohlf, 1969). Se comparó la riqueza de presas a nivel de todo el ensamble de anuros nativos y también a nivel específico, para las dos especies nativas más frecuentes y bien representadas en los cuerpos de agua con diferentes grados de invasión (*L. latrans* y *P. minuta*).

Las diferencias en el volumen de presas ingerido (VOL) entre los charcos con distinto grado de invasión fue explorado mediante un análisis de covarianza (ANCOVA), tanto a nivel del ensamble completo de anuros, como a nivel de las dos especies nativas más frecuentes (*L. latrans* y *P. minuta*). Como variables independientes se consideraron el grado de invasión de rana toro, la identidad del charco y la fecha de muestreo, utilizando la medida de longitud hocico-cloaca (SVL) de cada individuo como covariable. El uso de dicha covariable se basó en la idea de que el tamaño individual es un atributo que condiciona la ingesta de un depredador (Smith, 1990; Woodward y Warren, 2007).

Debido a que las réplicas fueron diferentes para cada grado de invasión se realizó la corrección del ANCOVA con suma de cuadrados tipo III. Se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante los test de Shapiro-Wilk y Levene respectivamente, considerándose como significativo un $\alpha= 0,05$. Dado que los datos de volumen de presas no cumplieron con dichos supuestos, se realizó una transformación logarítmica (\log_{10} VOL) y en aquellos casos en que hubo diferencias significativas se aplicó un test de Tukey para ver su distribución entre pares de niveles por grado de invasión (Sokal y Rohlf, 1969).

Para comparar el estado corporal entre los anuros nativos que habitan charcos con distinto grado de invasión, se realizó un análisis de varianza (ANOVA). Debido al desbalance de los datos y a los datos faltantes de los muestreos se realizó un ajuste al modelo con suma de cuadrados tipo III. Dicho análisis se realizó a nivel de todo el ensamble y a nivel específico para las dos especies más frecuentes en la muestra (*L. latrans* y *P. minuta*). La variable de respuesta analizada fue el estado corporal y como variables independientes se consideraron el grado de invasión de rana toro, la identidad del charco y la fecha de muestreo. Se verificaron los principios de normalidad y homocedasticidad de los datos mediante los test de Shapiro-Wilk y Levene respectivamente. Se consideró como significativo un $\alpha= 0,05$ y para los casos en que existieron diferencias se realizó un test de Tukey para ver su distribución entre pares de niveles por grado de invasión (Sokal y Rohlf, 1969; Montgomery, 2000). Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software R, de libre acceso (R Core Team, 2014).

4. RESULTADOS

Muestreo de abundancia de anuros

Se muestrearon 33 cuerpos de agua en la localidad de Aceguá de los cuales; 19, presentaban grado de invasión 0; 10, grado de invasión 1 y cuatro, grado de invasión 2 (Tablas 1 y A1). Se registró un total de 17 especies nativas de anuros más la especie invasora, *L. catesbeianus*. (Tabla 1).

Índice de vulnerabilidad a la rana toro

Los valores obtenidos del índice de vulnerabilidad tienen un rango de 4 a 36, con una media de 20 (Fig. 2 y Tabla 2). Los mayores valores (del cuarto superior), corresponden a tres especies, *Dendropsophus sanborni*, *D. minutus* y *Pseudis minuta*. Los valores intermedios, entre 20 y 30 corresponden a ocho especies, *Elachistocleis bicolor*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. riograndensis*, *Scinax granulatus*, *S. uruguayus*, *S. squalirostris*, *Pseudopaludicola falcipes* e *Hypsiboas pulchellus*. Por último, las especies con baja vulnerabilidad (del cuarto menor, índice menor a 20), son seis, *Phyllomedusa iheringii*, *Odontophrynus americanus*, *Leptodactylus latinasus*, *L. gracilis*, *L. latrans* y *L. mystacinus*.

Tabla 1. Abundancias auditiva (A) y visual (V) de anuros nativos y de *Lithobates catesbeianus* registradas en 33 cuerpos de agua en la localidad de Aceguá, Cerro Largo. Para cada charco se detalla el grado de invasión de rana toro.

Charco	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33									
G. invasión	2	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	0	0	0	1									
	A	V	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V	A	V							
<i>D. minutus</i>				3		3	3														3	2	2		3	3																
<i>D. sanborni</i>	2		2	3	2			3	3			3	3	2	1	2		3	1	3	4	4	2	4	1	4	4	2		3		4	2		3		2	3				
<i>E. bicolor</i>						3							2	3	1	2	3	1	2	3	2	2					2		3			2	1		2							
<i>H. pulchellus</i>			1		2	1	1	1			2	2	2	1	1	1	2	2			1				2	4	16		2		1				1							
<i>L. gracilis</i>									3				3	3														1														
<i>L. latinasus</i>	3						3			3	2			3			2	2				4	3			1	2	2														
<i>L. latrans</i>		12	25	2	4	4			1		3	1	2	1	4	2	8	1	1	5		11	2	2	12	1	5	1	1	3	9	1	2	1		1	1	3	3			
<i>L. macroglossa</i>																	1																									
<i>O. americanus</i>								1																																		
<i>P. falcipes</i>	3	1		4	4	4		4					4	4	2	4	4	4	4	4	4	4	1	1		4	4	1		4	4	3		4	2	3		2				
<i>P. iheringü</i>						3	5				2	11	1			1		2	1					2	1		2											1	1			
<i>P. minuta</i>				2	1	3	6				4				3	13	2	4	2	1	2	3	2		4	2	3	3	2	3	3		4	6		4	6		3	3	4	2
<i>P. riograndensis</i>												3				6	3																									
<i>S. aromothyella</i>																																										
<i>S. granulatus</i>						2	2	2				1		4		2	2										3															
<i>S. squalirostris</i>	3									1			1				2	2																								
<i>S. uruguayus</i>						2					3	1		3																												
<i>L. catesbeianus</i>	1	3	17	1	2		7		2	6		8		1	5												1	2		7	3	1		39					14			

Tabla 2. Índice de vulnerabilidad a la presencia de rana toro para cada especie nativa de anuro registrada en la localidad de Aceguá. La vulnerabilidad es una medida de la probabilidad que tiene una especie de estar más expuesta a la interacción con la rana toro por compartir recursos y/o tener hábitos similares. Este índice considera cuatro atributos: tamaño del individuo adulto, estrategias reproductivas, relación con el agua en la fase adulta y probabilidad de encuentro de las larvas.

	Susceptibilidad		Exposición		Vulnerabilidad
	Tamaño del individuo adulto	Estrategias reproductivas	Relación con el agua en fase adulta	Probabilidad de encuentro de larvas	
<i>Dendropsophus minutus</i>	3	3	3	3	36
<i>Dendropsophus sanborni</i>	3	3	3	3	36
<i>Pseudis minuta</i>	2	3	3	3	30
<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	2	2	3	25
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	2	3	3	2	25
<i>Scinax granulatus</i>	2	3	2	3	25
<i>S. uruguayus</i>	3	3	1	3	24
<i>S. squalirostris</i>	3	3	1	3	24
<i>Physalaemus riograndensis</i>	3	3	2	2	24
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	2	3	2	2	20
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	3	2	3	2	20
<i>Odontophrynus americanus</i>	1	3	1	2	12
<i>Phylomedusa iheringii</i>	1	2	1	3	12
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	1	2	2	8
<i>L. latinasus</i>	2	1	1	1	6
<i>L. gracilis</i>	2	1	1	1	6
<i>L. mystacinus</i>	1	1	1	1	4

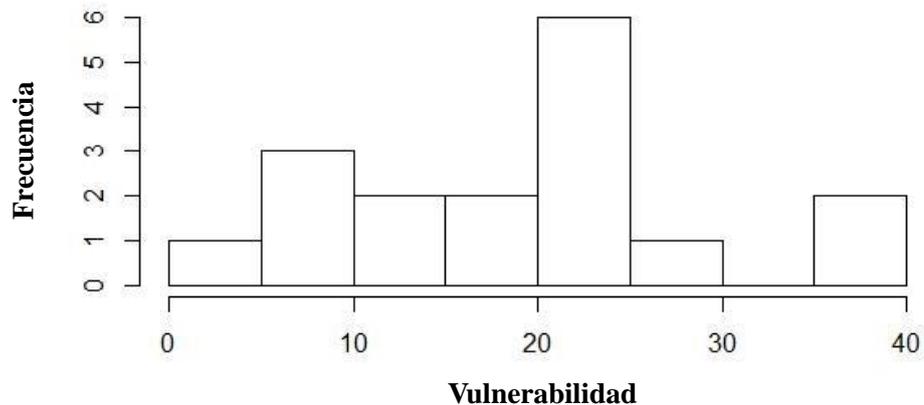


Figura 2. Histograma de frecuencias de especies nativas para los diferentes valores del índice de vulnerabilidad, agrupadas en intervalos de a 5.

Abundancia de anuros nativos

Mientras que no se obtuvo diferencias significativas en el ANOVA ($F_2=2,03$; $p\text{-valor}=0,135$), sí se observaron para el ANCOVA en el que se utilizó al índice de vulnerabilidad como covariable (Fig. 3). Dichas diferencias están asociadas al grado de invasión de *L. catesbeianus*, una vez controlado de forma estadística el efecto de la vulnerabilidad de cada especie ($F_2=4,16$; $p\text{-valor}=0,017$) (Fig. 3). Luego de los resultados del ANCOVA, el test de Tukey indica que los charcos 1 y 2 (caracterizados con grado de invasión 2) son los que presentan menor abundancia de anfibios nativos. Estas diferencias se observan al comparar los datos obtenidos mediante el muestreo de abundancia visual, pero no sucede lo mismo al comparar los datos de abundancia de cantos ($F_2=0,088$; $p\text{-valor}=0,91$) (Fig. A3). En cuanto a los valores que se obtuvieron de la comparación de la abundancia de las tres especies más frecuentes, no se observaron diferencias significativas entre los charcos con distinto grado de invasión (Tabla 3).

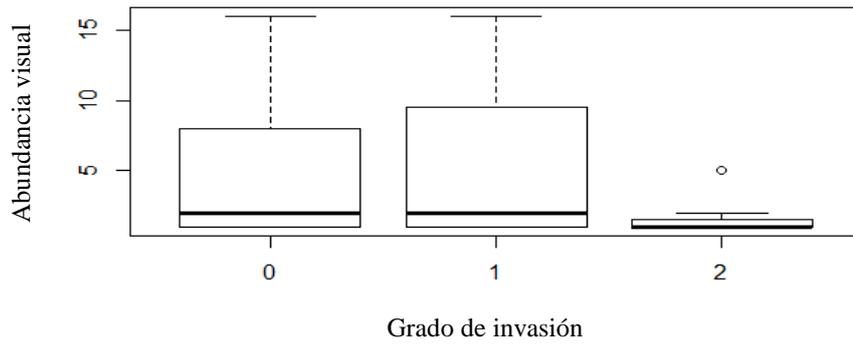


Figura 3. Abundancia visual de especies nativas de anuros (individuos/muestreo) de la localidad de Aceguá en relación al grado de invasión de rana toro. Las líneas gruesas indican la media, las líneas finas de las cajas indican los percentiles (25 y 75%) y las líneas por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%.

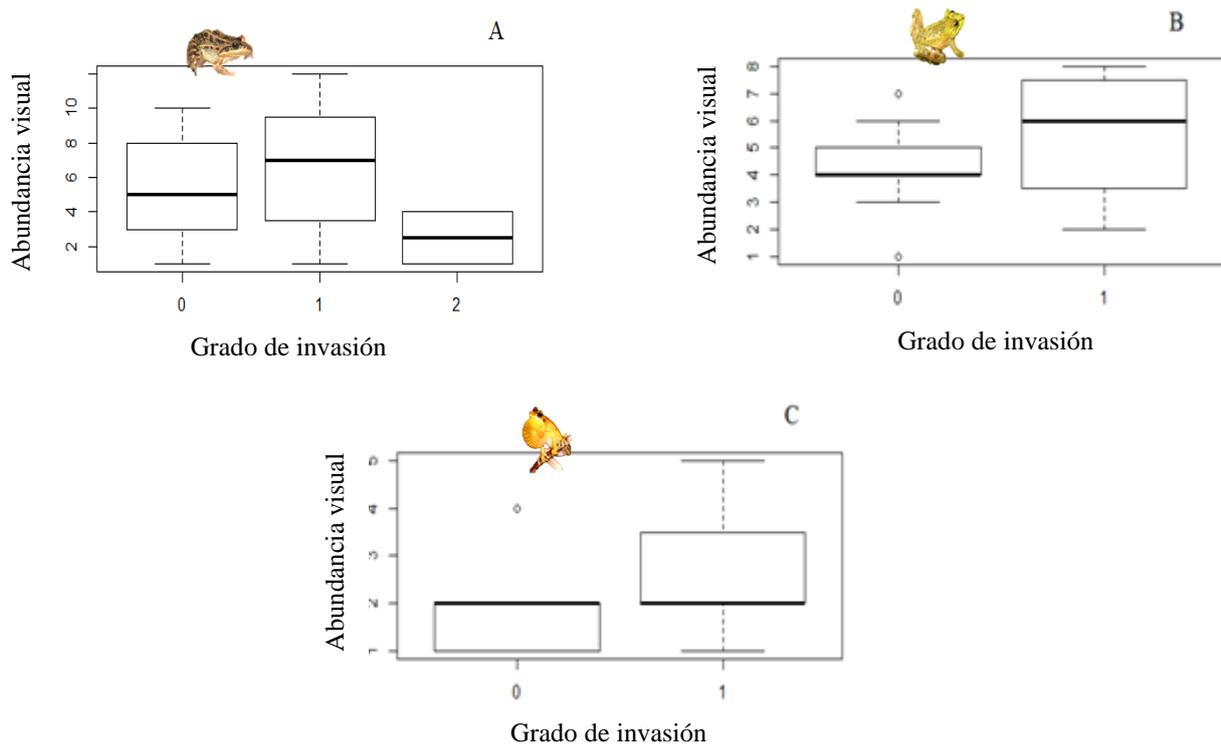


Figura 4. Abundancia visual (individuos/muestreo) en relación al grado de invasión para las tres especies nativas más frecuentes en la localidad de Aceguá. **A)** *Leptodactylus latrans*, **B)** *Pseudis minuta* y **C)** *Hypsiboas pulchellus*. Las líneas gruesas en el centro de las cajas indican la media y las líneas finas de las indican los percentiles (25 y 75%) y las

líneas finas que están por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%.

Tabla 3. Valores del estadístico F, p-valor y grados de libertad (subíndice de F) obtenidos del Análisis de Varianza (ANOVA) considerando como variables de respuesta la abundancia visual y abundancia auditiva y como variable independiente el grado de invasión. Las especies consideradas en el análisis fueron *Leptodactylus latrans*, *Pseudis minuta* e *Hypsiboas pulchellus*.

	Abundancia visual		Abundancia auditiva	
	F ₂	p-valor	F ₂	p-valor
<i>L. latrans</i>	1,17	0,33	1,34	0,28
<i>P. minuta</i>	0,95	0,34	0,0014	0,97
<i>H. pulchellus</i>	1,20	0,29	0,57	0,46

Muestreo comunitario estacional y análisis de dieta

Se colectaron 17 especies nativas de anuros más la especie invasora durante el muestreo comunitario estacional. Se analizó el contenido estomacal de 394 anuros post-metamórficos, de los cuales, 24 fueron colectados en el muestreo de invierno, 97 en el de otoño, 112 en el de primavera y 161 en el muestreo de verano. Se identificó un total de 729 presas (Tablas 4 y A2) que se componen de 16 órdenes diferentes de macroinvertebrados: Coleóptera (N=189), Ephemeroptera (N=102), Hymenoptera (N=72), Diptera (N=72), Hemiptera (N=71) Araneae (N=69), Amphipoda (N=55), Odonata (N=31), Orthoptera (N=19), Lepidóptera (N=18), Acari (N=10), Isópoda (N=7), Trichoptera (N=6), Decapoda (N=3), Homoptera (N=3), Hirudinea (N=2).

Tabla 4. Frecuencia (FR) y volumen (VR) relativos de presas ingerido por cada especie nativa (de las más frecuentes) de anuros de la localidad de Aceguá, Cerro Largo. Para cada especie se detalla el número de individuos analizados (N), la longitud hocico-cloaca media (SVL en mm) y la proporción de estómagos vacíos.

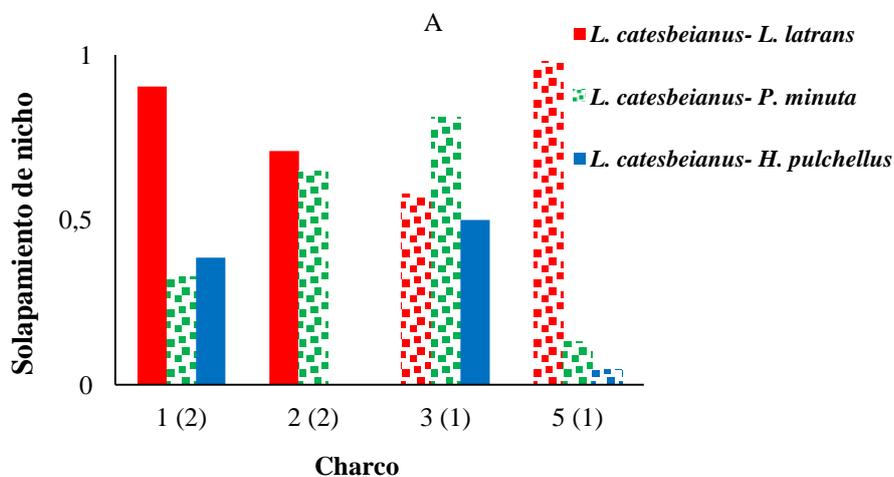
Especie	<i>P. minuta</i>		<i>L. latrans</i>		<i>L. catesbeianus</i>		<i>H. pulchellus</i>		<i>P. falcipes</i>		<i>D. sanborni</i>	
N	112		101		63		26		23		21	
SVL (mm)	29,1		59,8		113,8		36,1		13,9		17,7	
Estómago vacío	0,1		0,18		0,16		0,12		0,17		0,38	
	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR
Pluma					0,007							
Huevos			0,007									
Restos vegetales	0,057		0,034		0,026		0,091				0,031	
Restos artrópodo	0,004		0,010		0,026		0,046		0,067		0,0623	
Restos coleóptero	0,004		0,003		0,013				0,033			
Restos ephemeroptera					0,007							
Arena	0,018		0,010		0,02		0,046		0,1		0,031	0,002
Indeterminado artrópodo	0,013	0,012	0,010	0,014	0,013	0,001	0,023	0,015			0,0623	0,196
Indeterminado larva	0,004	0,001	0,010	0,004								
Anfibio	0,004	0,097	0,0234	0,112								
Coleoptera	0,295	0,516	0,233	0,583	0,165	0,162	0,273	0,238	0,067	0,094	0,031	0,173
Araneae	0,053	0,080	0,078	0,067	0,072	0,009	0,205	0,078	0,133	0,269	0,156	0,324
Acari		0,001	0,007						0,267	0,035		
Amphipoda	0,098	0,027	0,051	0,002	0,118	0,011						
Hemiptera	0,123	0,121	0,068	0,060	0,053	0,013	0,091	0,262	0,033	0,005	0,031	0,036
Lepidoptera	0,022	0,020	0,014	0,022	0,007	0,001	0,068	0,276			0,063	0,024
Odonata	0,035	0,056	0,044	0,044	0,066	0,322						
Hymenoptera	0,049	0,007	0,074	0,003	0,165	0,017			0,1	0,070	0,031	0,019
Diptera	0,106	0,014	0,044		0,072	0,003	0,114	0,057	0,133	0,244	0,406	0,196
Ephemeroptera	0,088	0,014	0,206	0,002	0,105	0,005			0,067	0,284	0,094	0,029
Orthoptera	0,013	0,022	0,030	0,071	0,033	0,043	0,046	0,075				
Decapoda			0,003	0,001	0,013	0,403						
Isopoda		0,001	0,014	0,005	0,02	0,013						
Trichoptera	0,013	0,014	0,010	0,002								
Hirudinea			0,007	0,008								
Homoptera			0,010	0,001								

Solapamiento de nicho

El índice de Pianka muestra que *Lithobates catesbeianus* se solapa con el ensamble de anuros nativos en el uso de recursos tróficos con un valor de 0,88. Al comparar el nicho trófico de rana toro con el de las tres especies nativas más frecuentes (Fig. 5A) se observan interacciones diferentes entre ellas. Entre *L. catesbeianus* y *L. latrans* el valor del índice es siempre superior a 0,5 independientemente de la densidad de rana toro que haya en el charco. Al comparar *L. catesbeianus* con *P. minuta* (Fig. 5A) el índice es menor a 0,5, exceptuando en los charcos 2 y 3 lo que podría

deberse al bajo número de ejemplares de *Pseudis minuta* (N<5) colectados allí. Con respecto a la interacción entre *L. catesbeianus* e *Hypsiboas pulchellus*, el índice de Pianka es menor a 0,5 en todos los charcos e que se colectaron individuos de *H. pulchellus*.

En cuanto al solapamiento de nicho trófico entre las tres especies nativas más frecuentes se observaron también distintas interacciones (Fig. 5B). El índice de Pianka obtenido para *L. latrans* y *P. minuta* es mayor en los charcos no invadidos (4 y 6) que en aquellos con presencia de rana toro (1,3 y 5). Cabe destacar que en el charco 2 se obtuvo un índice mayor a 0,5, al igual que en los charcos sin invadir, lo cual puede estar afectado debido al bajo número de individuos colectados de *P. minuta* y *L. latrans* (N<5 en ambos casos). En cuanto al solapamiento entre *H. pulchellus* y *P. minuta*, no se observó ninguna variación en el índice de Pianka relacionada al grado de invasión. Los valores obtenidos fueron mayores a 0,5 en tres charcos (1,3 y 4) y menores a 0,5 en los tres restantes (5, 6 y 7). Por último, el índice obtenido para *L. latrans* y *H. pulchellus* es más alto en los charcos no invadidos que en aquellos con presencia de rana toro, exceptuando al charco 6, en el que se colectaron pocos individuos de *L. latrans* (N<5).



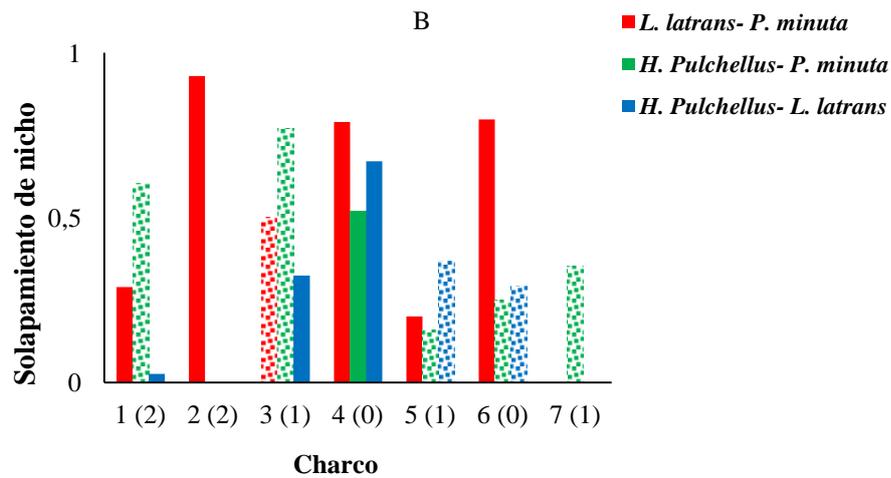


Figura 5. Solapamiento de nicho estimado a través del índice de Pianka para cada charco muestreado en la localidad de Aceguá. Las barras punteadas indican que para ese par de especies, hay al menos una con menos de cinco ejemplares colectados. Las barras con color sólido indican los casos en que para ambas especies hay menos de cinco individuos colectados. Para cada charco se detalla el grado de invasión de rana toro entre paréntesis.

Riqueza de presas

La riqueza de presas del ensamble de anuros nativos no presentó diferencias significativas entre los charcos, tanto someros (Fig. 6A) como profundos (Fig. 6B), al analizarse mediante curvas de rarefacción. Tampoco se observaron diferencias significativas en la riqueza de presas dadas por la densidad de rana toro mediante el análisis con el test no paramétrico de Kruskal-wallis, ni a nivel de ensamble (Fig. 7A) y tampoco a nivel específico para *L. latrans* (Fig. 7B) y *P. minuta* (Fig. 7C).

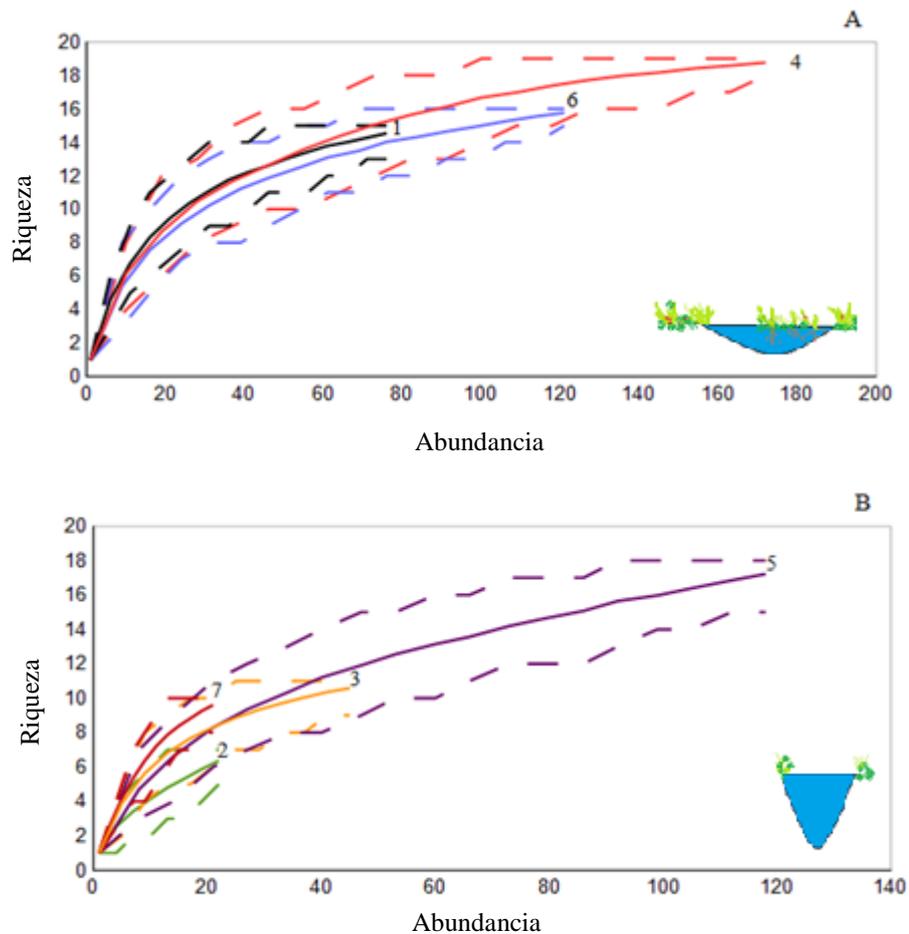


Figura 6. Riqueza de presas hallada en el contenido estomacal de todos los anuros nativos colectados en siete cuerpos de agua en la localidad de Aceguá, analizada mediante curvas de rarefacción. La línea continua indica los valores obtenidos de riqueza de presas y la línea punteada el intervalo de confianza al 95%. En la figura **A**, se muestra la riqueza encontrada en los cuerpos de agua someros, charco 1 (negro), charco 4 (rojo claro) y charco 6 (azul). La figura **B** muestra la riqueza para los cuerpos de agua profundos, charco 2 (verde), charco 3 (naranja), charco 5 (violeta) y charco 7 (rojo oscuro). El charco 1 y el 2 presentan grado de invasión 2, los charcos 3, 5 y 7 grado de invasión 1 y los charcos 4 y 6 grado de invasión 0 (sin invadir).

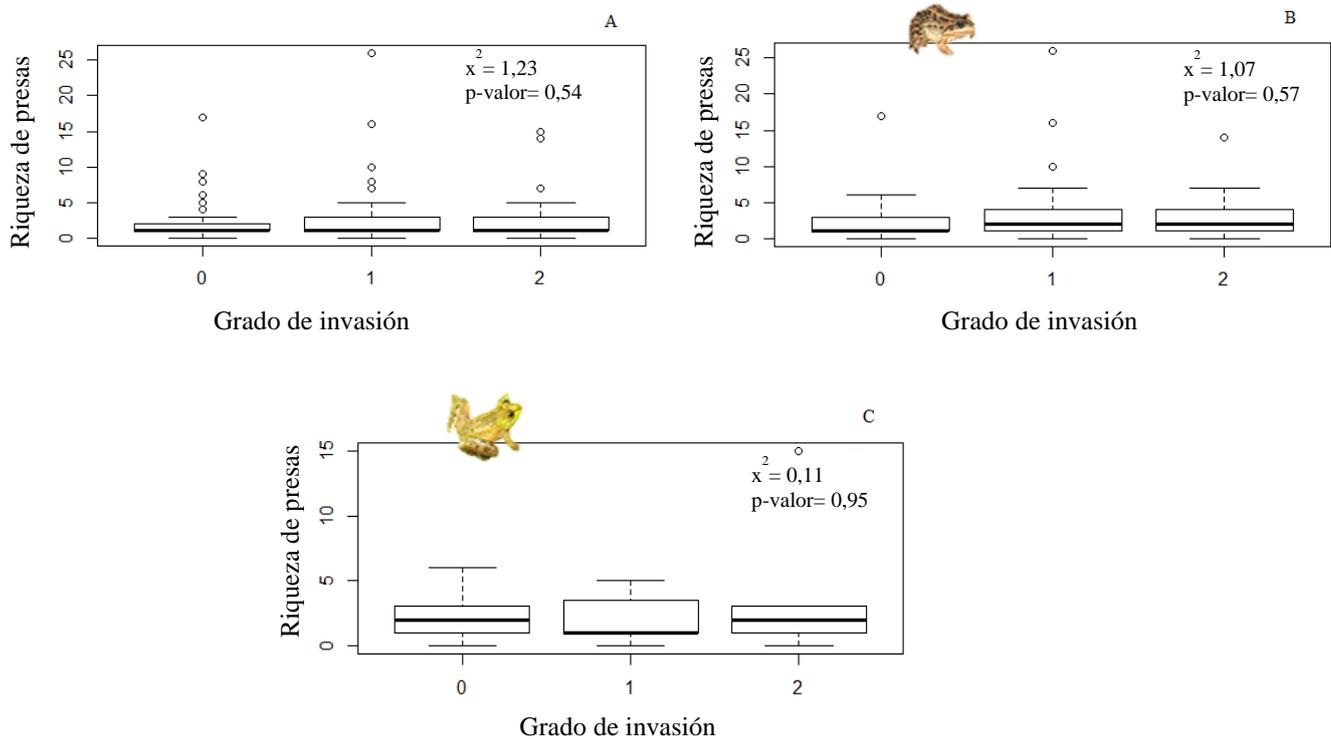


Figura 7. Riqueza de presas en relación al grado de invasión para el ensamble (A), para *Leptodactylus latrans* (B) y para *Pseudis minuta* (C). Las líneas gruesas indican la media de los valores y las líneas finas de las cajas indican los percentiles (25 y 75%); las líneas finas que están por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%. En el extremo superior derecho se detallan los valores obtenidos en el test de Kruskal-Wallis de χ^2 y p-valor. Para los tres análisis los grados de libertad fueron dos.

Volumen de presas

El volumen de presas ingerido no presentó diferencias significativas entre los charcos con distinto grado de invasión. Esto se observó tanto para el análisis a nivel de ensamble ($F_2 = 0,56$; p-valor= 0,57) (Fig. 8A) como para el análisis a nivel específico de *L. latrans* ($F_2 = 1,19$; p-valor= 0,31) (Fig. 8B) y *P. minuta* ($F_2 = 1,25$; p-valor= 0,29) (Fig. 8C).

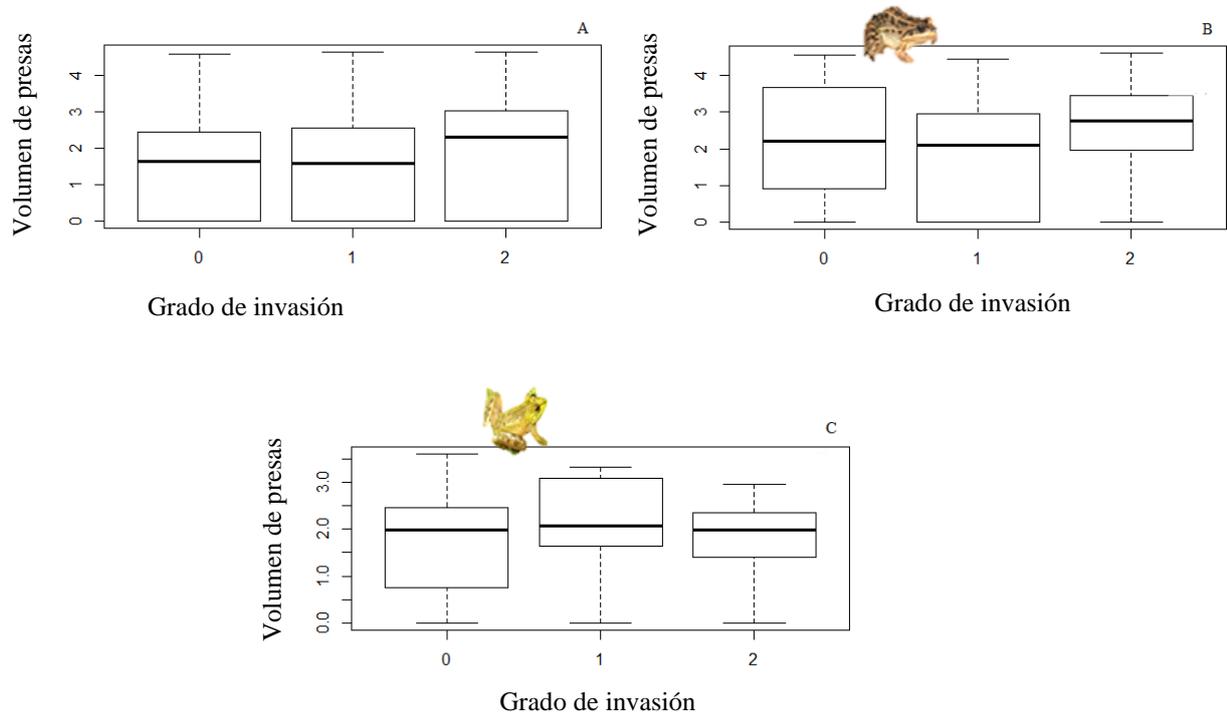


Figura 8. Volumen de presas en relación al grado de invasión para el ensamblaje nativo de anuros (A), para *Leptodactylus latrans* (B) y para *Pseudis minuta* (C). Las líneas gruesas indican la media de los valores y las líneas finas de las cajas indican los percentiles (25 y 75%); las líneas finas que están por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%.

Estado corporal

Se observó que el estado corporal de los anuros nativos presenta diferencias significativas según el grado de invasión de *L. catesbeianus*, al analizarlo a nivel de todo el ensamblaje mediante el test de ANOVA (Fig. 9A), siendo $F_2=2,81$ y $p\text{-valor}=0,05$. En los cuerpos de agua con mayor densidad de rana toro (grado de invasión 2) se registraron los mayores valores de estado corporal, diferenciándose de los charcos menos invadidos y de aquellos sin invadir. No se observó este mismo patrón cuando se realizó el análisis para las dos especies nativas más frecuentes, *L. latrans* ($F_2=0,92$; $p\text{-valor}=0,40$) (Fig. 9B) y *P. minuta* ($F_2=2,28$, $p\text{-valor}=0,11$) (Fig. 9C), para ninguna de las cuales se observaron diferencias en el estado corporal de los individuos atribuible a los diferentes grados de invasión de *L. catesbeianus*.

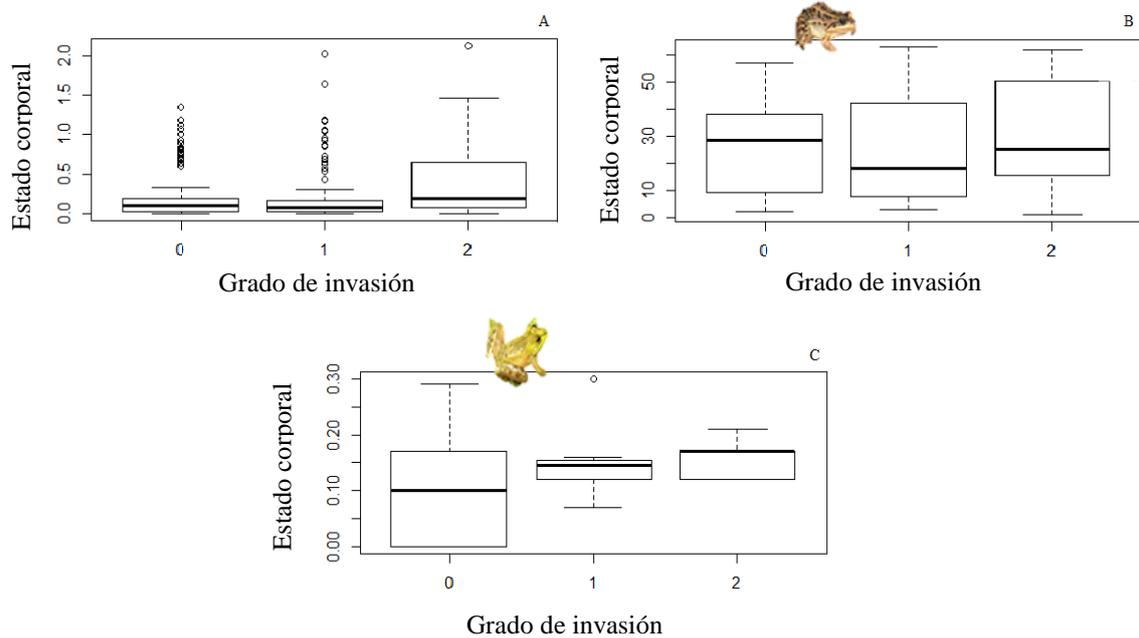


Figura 9. Estado corporal en relación al grado de invasión para el ensamble nativo de anuros (A), para *Leptodactylus latrans* (B) y para *Pseudis minuta* (C). Las líneas gruesas indican la media de los valores y las líneas finas de las cajas indican los percentiles (25 y 75%); las líneas finas que están por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%.

5. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran la ocurrencia de efectos de la invasión de *Lithobates catesbeianus* en la localidad de Aceguá, mostrando las alteraciones generadas en los ensambles de anuros nativos. Esto se observa tanto a nivel del ensamble como a nivel individual y aparece asociado al grado de invasión de cada cuerpo de agua. Si bien sabemos que la rana toro es un peligroso invasor por sus antecedentes a nivel global (Kraus 2009), existe poca evidencia regional de los efectos de esta especie en las comunidades nativas (Boelter et al., 2012; Both y Grant, 2012). La abundancia de anuros nativos es significativamente menor en los sistemas invadidos, sin embargo el estado corporal de los individuos que se encuentran en dichos cuerpos de agua es significativamente mayor con respecto al de los charcos sin invadir o a aquellos recientemente invadidos. Nuestras observaciones no muestran efectos estadísticamente significativos sobre la composición de la dieta de los anuros nativos, ni en su riqueza ni en el volumen de presas.

La reducción en la riqueza y abundancia de anuros en los charcos invadidos por rana toro en la localidad de Aceguá (Fig. 3) confirma sus efectos como estructurador comunitario (Werner et al., 1995; Hecnar y M'closkey, 1997; Adams, 1999; Doubledee et al., 2003; Kats y Ferrer, 2003; Adams y Pearl, 2007; Li et. al., 2010). Este fuerte impacto que genera *L. catesbeianus* sobre los sistemas acuáticos que invade se podría deber a su gran tamaño corporal, a su amplia dieta y a la alta densidad poblacional de larvas y adultos, resultando en un fuerte competidor y depredador sobre las especies nativas (Erlich, 1979; Rosen y Schwalbe, 1995; Werner et al., 1995; Kiesecker y Blaustein, 1998; Doubledee et al., 2003; Sanabria et al., 2004; Wu, 2005; Gobel, 2013). Un aspecto a resaltar en este sentido, es que el patrón que se observa en Aceguá de disminución de la abundancia de anuros sólo puede ser explicado por un análisis estadísticamente significativo al considerar el índice de vulnerabilidad de cada especie nativa como una covariable. Esto podría atribuirse a que las especies poco vulnerables, al poder escapar de las interacciones negativas con rana toro (e.g. por tamaño, por preferencia de uso de ambientes, por estrategias reproductivas), estarían enmascarando los efectos de la invasión a nivel de ensamble. La incorporación de esta clasificación de vulnerabilidad resultó una interesante herramienta que permite incluir una idea de los mecanismos de acción y aumenta la capacidad de detección de los efectos. El estudiar los mecanismos que subyacen la invasión de *Lithobates catesbeianus* está cobrando una gran importancia, dado el alto

número de estudios que se centran en reportar los efectos de la rana toro en las comunidades invadidas (Moyle, 1973; Kiesecker y Blaustein, 1997; 1998; Kupferberg, 1997; Cook y Jennings, 2001; Cook, 2002; Boone y Semlitsch, 2004). En este sentido se han propuesto mecanismos alternativos a la depredación y competencia mediante los cuales actúa la rana toro, como por ejemplo la pérdida o modificación del hábitat de especies nativas (Moyle, 1973; Hayes y Jennings, 1986; Jennings, 1988; Fisher y Shaffer, 1996; Adams, 1999; 2000; Kiesecker et al., 2001; Davidson et al., 2002; Rosen y Schwalbe, 2002), las interacciones positivas con peces (Hayes y Jennings, 1986; Jennings, 1988; Rosen et al., 1995; Kiesecker y Blaustein, 1998; Adams, 1999; Adams et al., 2003; Maret et al., 2006), la interferencia acústica (Both et al., 2012) o la propagación de enfermedades (Schloegel et al., 2009). Estos efectos deberían considerarse por el riesgo de la rana toro de invadir reservorios de agua para consumo, para usos ganaderos o para riego.

Pearl et al. (2004) describen la ocurrencia de asimetrías en los efectos de la rana toro sobre dos especies nativas de Estado Unidos (*Rana pretiosa* y *R. aurora aurora*) mediante un estudio experimental en el que registran que *L. catesbeianus* depreda mayormente sobre una de ellas. Esta asimetría la explican por el uso diferencial de microhábitats y por la capacidad de escape a la depredación de los anuros nativos, siendo menos vulnerable la especie cuyo hábitat se solapa menos con el de rana toro y que además, por su comportamiento tiene una mayor capacidad de escape a la depredación. Nuestros resultados sugieren que las especies más vulnerables a las interacciones negativas con *L. catesbeianus* son aquellas con hábitos fuertemente acuáticos, con tamaño corporal pequeño y/o con una baja plasticidad en el uso de ambientes. En este contexto las dos especies más vulnerables son *Dendropsophus minutus* y *D. sanborni* (Tabla 2) cuyos hábitos las exponen altamente a las interacciones negativas con rana toro, en todas las fases del desarrollo. Por otro lado, como ejemplo de baja vulnerabilidad a la invasión se ubican las especies pertenecientes a la familia Leptodactylidae. Particularmente, *Leptodactylus latrans* presenta un índice de vulnerabilidad muy bajo (Tabla 2), siendo una de las especies nativas más frecuente y abundante en los muestreos. Hemos observado además, que *L. latrans* logra coexistir con *L. catesbeianus* en sistemas acuáticos con el mayor grado de invasión, incluso en Brasil han reportado depredación de *L. latrans* sobre juveniles de rana toro (Teixeira da Silva y Ribeiro Filho, 2009b).

La reducción de la abundancia de anuros nativos es evidente a nivel de ensamble (Fig. 3), pero a nivel específico, no se observaron diferencias significativas en ninguna de las tres especies estudiadas (*L. latrans*, *P. minuta* y *H. pulchellus*) (Fig. 4). De todos modos sería interesante

investigar en profundidad la posible ocurrencia de este patrón, teniendo en cuenta las distintas vulnerabilidades de las especies nativas a la invasión de rana toro. Puntualmente, el caso de *P. minuta* resulta llamativo, porque si bien presenta una vulnerabilidad alta, igualmente aparece en los charcos invadidos. Debemos tener cautela a la hora de interpretar estos resultados, considerando que podrían estar siendo afectados por el pequeño tamaño de la muestra, lo que es común que suceda en estudios de invasiones incipientes y hace pensar en la necesidad de aplicar metodologías más robustas a la hora de evaluar efectos tempranos de las especies invasoras (Stockwell y Peterson, 2002).

El concepto de efectos asimétricos a nivel de especie, causado en cierta medida por la plasticidad de los anuros nativos en el uso de ambientes para forrajeo y/o reproducción, sugiere la importancia de la conservación de la heterogeneidad ambiental (e.g. matriz periférica de vegetación, para aquellas especies que utilizan microhábitats como axilas de caraguatales, árboles o arbustos y también las planicies inundables para las especies con hábitos cavícolas). Esta evidencia es importante a tener en cuenta a la hora de realizar planes de conservación y manejo de la rana toro (Rittenhouse et al., 2008). En este sentido, parece claro que la heterogeneidad ambiental y el mantenimiento de microhábitats resultan fundamentales para cualquier situación de control de esta invasión (Semlitsch y Reyer, 1992; Kopp et al., 2006).

El importante solapamiento de nicho trófico entre la rana toro y el ensamble de anuros nativos de Aceguá evidencia su efecto como competidor. Nuestras observaciones denotan una alteración en las interacciones tróficas entre algunas especies nativas, por ejemplo *L. latrans* y *H. pulchellus* para las que, contrariamente a lo esperado, se observa un mayor solapamiento de nicho trófico en ausencia de *L. catesbeianus*. Esto podría deberse a que la presencia de un nuevo depredador tope como lo es la rana toro, podría estar atenuando las interacciones entre los anuros nativos a través de cambios provocados en sus comportamientos de forrajeo (Woodward y Hildrew, 2002; Snyder y Evans, 2006; Ligon et al., 2012). Podría ser que ocurran efectos no letales del nuevo depredador, como mayor tiempo en uso de refugio, que modificarían la dieta de las especies nativas según la vulnerabilidad de cada una de ellas (Price y Morin, 2004). Esta posibilidad implica un riesgo para toda la comunidad nativa ya que la rana toro puede producir grandes alteraciones (Woodward y Hildrew, 2001; Morozov et al., 2005), pudiendo afectar a toda la red trófica de la comunidad invadida, generando cambios tan drásticos como la incorporación de un nuevo nivel

trófico, la reducción de la diversidad de depredadores intermedios y efectos en cascada descendente (McPeck, 1998; Micheli et al., 2001; Woodward y Hildrew, 2001). Por esto, ha sido propuesto que el control de los depredadores tope exóticos resulta prioritario, como medida inicial de los diferentes planes locales de conservación (Bilney et al., 2010).

A nivel de individuo no se observaron efectos en la dieta de los anuros nativos. La riqueza y el volumen de presas alimenticias no presentaron diferencias significativas entre los cuerpos de agua con distinto grado de invasión de rana toro (Figs. 7 y 8). Sin embargo, el estado corporal de los individuos es superior en los sistemas con mayor grado de invasión, contrario a lo esperado (Fig. 9). Esto podría deberse a que los anfibios que logran coexistir con rana toro en estados avanzados de la invasión son de gran tamaño (gran longitud hocico-cloaca y peso) y pertenecen en su amplia mayoría a la especie *Leptodactylus latrans*. Por el contrario, en los charcos menos invadidos o sin invadir, las especies muestreadas son de pequeño porte y por lo tanto presentan un menor estado corporal (Schulte-Hostedde et al., 2005). A su vez, los anuros que logran coexistir con rana toro podrían verse favorecidos en el acceso a los recursos, ya que la presencia de la rana toro en el charco estaría disminuyendo el número de especies competidoras.

Considerando los resultados de los diferentes análisis podemos concluir que los efectos de la rana toro resultan notorios en aquellos cuerpos de agua con alto grado de invasión, en los que ésta alcanza altas densidades de larvas y de adultos. Entre los charcos sin invadir y aquellos recientemente invadidos no se observan diferencias. Esto sugiere que los efectos de *L. catesbeianus* sobre las comunidades nativas de anuros no ocurren sólo como consecuencia de la presencia de adultos, sino que también hay un fuerte efecto de densidad y probablemente de la presencia de los diferentes estadios, como huevos, larvas y metamorfos (Kupferberg, 1997; Lövei, 1997; Kiesecker et al., 2001; Ruibal y Laufer, 2012).

El problema de la de rana toro en Aceguá es una amenaza importante a la biodiversidad local. Nuestro estudio es un aporte novedoso al conocimiento de los mecanismos de la invasión ya que trabajamos a nivel de todo el ensamble de anuros nativos identificando diferencias en vulnerabilidad y posibles modos de interacción de las especies nativas con *L. catesbeianus*. Los resultados de nuestro estudio aportan conocimiento necesario para iniciar un manejo y/o mitigación de los efectos de rana toro sobre las comunidades de anuros nativas invadidas.

6. AGRADECIMIENTOS

A Gabriel, por orientarme en este trabajo, con mucha disposición y paciencia durante todo el proceso de la pasantía y el armado de la tesis.

A Noelia y Beco por la ayuda en las salidas de campo y por la linda compañía que han sido siempre.

A Diego Arrieta y Claudio Borteiro por permitirme utilizar la sección de Herpetología del museo, por la ayuda y compañía en los muestreos y en el laboratorio.

A Silvana Greco por su gran apoyo en la identificación de macroinvertebrados

A toda la gente del Museo Nacional de Historia Natural, especialmente al área Biodiversidad y Conservación por la buena onda y por permitirme realizar la pasantía ahí.

A mis padres Eloy y Marisa y a mis hermanos Mariano, Rocío y Candelaria, por darme para adelante siempre y apoyarme en mis decisiones. Gracias por tanto cariño y comprensión.

A mis tíos Alexandra y Cacho que han estado muy presentes desde que empecé la facultad siempre con buen humor y dando para adelante.

A mis abuelos, a mis tíos y a mis primas, Elvira, Reina, Juan, Maxi, Levi, Mariela, Camila y María Pía.

A mis amigas y amigos, por ser parte de mi vida y por lo que hemos compartido especialmente en estos años de facultad.

A Adilson, por su compañía y motivación durante este último tiempo, desde lejos casi siempre, pero como si estuviera acá.

A los pobladores de Aceguá por el apoyo durante las salidas de campo, especialmente a Roberto por permitirnos el ingreso al frigorífico y alrededores, a Ariel por sus espacios de charla en la radio, a Ruben Almeida de la junta local y a los dueños de los campos por permitirnos muestrear allí.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por haberme otorgado una beca de iniciación para realizar este proyecto de investigación.

A Marcelo Loureiro y Mauro Berazategui por acceder a la corrección del manuscrito.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aber, A., Ferrari, G., Porcile, J.F., Rodriguez, E., Zerbino, S., 2012. Identificación de prioridades para la gestión nacional de las especies exóticas invasoras. UNESCO.
- Adams, M.J., 1999. Correlated factors in amphibian decline: exotic species and habitat change in western Washington. *Journal of Wildlife Management* 63, 1162-1171.
- Adams, M.J. 2000. Pond permanence and the effects of exotic vertebrates on anurans. *Ecological Applications* 10, 559-568.
- Adams, M.J., Pearl, C.A., Bury, R.B, 2003. Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecology Letters* 6, 343-351.
- Adams, M., Pearl, C., 2007a. Problems and opportunities managing invasive Bullfrogs: is there any hope? en: Gherardi, F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats, Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*. Springer Netherlands, 679-693.
- Adams, M.J., Pearl, C.A., 2007b. Problems and opportunities managing invasive Bullfrogs: is there any hope? en: Gherardi, F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats, Invading Nature Springer Series In Invasion Ecology*. Springer Netherlands, 679-693.
- Akmentins, M., Cardozo, D., 2010. American bullfrog, *Lithobates catesbeianus*, (Shaw, 1802) invasion in Argentina. *Biological Invasions* 12, 737-737.
- Alford, R.A., Richards, S.J., 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, 133-165.
- Altig, R., Johnston, G.F., 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological monographs*, 81-109.
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of biogeography* 33, 1712-1728.
- Arim, M., Abades, S.R., Laufer, G., Loureiro, M., Marquet, P.A., 2010. Food web structure and body size: trophic position y resource acquisition. *Oikos* 119, 147-15.
- Barrasso, D.A., Cajade, R., Nenda, S.J., Baloriani, G., 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.
- Beebee, T.J.C., Griffiths, R.A., 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125, 271-285.
- Bilney, R.J., Cooke, R., White, J.G., 2010. Underestimated and severe: Small mammal decline from the forests of south-eastern Australia since European settlement, as revealed by a top-order predator. *Biological Conservation* 143, 52-59.
- Blaustein, A.R., Kiesecker, J.M., 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5, 597-608.
- Boelter, R.A., Kaefer, I.L., Both, C., Cechin, S., 2012. Invasive bullfrogs as predators in a Neotropical assemblage: What frog species do they eat? *Animal Biology* 62, 397-408.
- Boone, M.D., Little, E.E., Semlitsch, R.S., 2004. Overwintered Bullfrog Tadpoles Negatively Affect Salamanders and Anurans in Native Amphibian Communities. *Copeia* 3, 683-690.
- Boone, M.D., Semlitsch, R.D., Little, E.E., Doyle, M.C., 2007. Multiple stressors in amphibian communities: effects of chemical contamination, bullfrogs, and fish. *Ecological Applications* 17, 291-301.
- Both, C., Lingnau, R., Santos-Jr, A., Madalozzo, B., Lima, L.P., 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.
- Both, C., Grant, T., 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on the acoustic signals of white-banded tree frogs. *Biology letters* 8(5), 714-716.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Canavero, A., Fagúndez, C., González, E., Grela, I., Lezama, F., Maneyro, R., Bartesaghi, 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.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.F., Blanchard, J.L., Brey, T., Carpenter, S.R., Blyenier, M.F.C., otros, 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87, 2411-2417.
- Bury, B.R. y Whelan, J.A., 1984. Ecology and management of the bullfrog. *Resour. Publ.* 155, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC. 23 pp.
- Candioti, M., 2006. Ecomorphological guilds in anuran larvae: an application of geometric

- morphometric methods. *The Herpetological Journal* 16(2), 149-162.
- Cisneros-Heredia, D.F. 2004. Geographic distribution: *Rana catesbeiana*. *Herpetological Review* 35, 406.
- Collins, J.P., Crump, M.L., 2009. *Extinction in Our Times: Global Amphibian Decline*, 1st ed. Oxford University Press, USA.
- Cook, D., Jennings, M.R., 2001. *Rana aurora draytonii*. Predation. *Herpetological Review* 32, 182-183.
- Cook, D., 2002. *Rana aurora draytonii*. Predation. *Herpetological Review*, 33-303.
- Costa, C., Ide, S., Simonka, C.E., 2006. Insetos imaturos. Metamorfose e identificação. Ribeirão Preto, Holos Editora, 249.
- Crump, M.L., Vaira, M., 1991. Vulnerability of *Pleurodema borelli* tadpoles to an avian predator: effect of body size y density. *Herpetologica* 316-321.
- Davidson, C., Shaffer, H.B., Jennings, M.R., 2002. Spatial tests of the pesticide drift, habitat destruction, UV-B, and climate-change hypotheses for California amphibian declines. *Conservation Biology* 16, 1588-1601.
- Davis, M.A., 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, USA.
- de Sá, R.O., Taran, G., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponsa, M.L., Stanley, E., 2014. Systematics of the Neotropical Genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the Relevance of Non-molecular Evidence, and Species Accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9: S1-S128.
- Diaz, A., Pascual, C., 2008. Diet Composition of Bullfrogs, *Rana catesbeiana* (Anura: Ranidae) Introduced into the Venezuelan Andes. *Herpetological Review* 39 (4), 425-427.
- Doubledee, R.A., Muller, E.B., Nisbet, R.M., 2003. Bullfrogs, disturbance regimes, and the persistence of California red-legged frogs. *Journal of Wildlife Management* 67, 424-438.
- Echeverría, D.D., Volpedo, A.V., Mascitti, V.I., 2007. Diet of tadpoles from a pond in iguazu national park, Argentina. *Gayana* 71(1), 8-14.
- Elton, C.S., 1958. *The ecology of invasions*. Wiley.
- Entsminger, G.L., 2014. *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>.
- Erlich, D., 1979. Predation by Bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) on eggs and newly hatched

- larvae of the Plains Leopard Frog (*Rana blairi*). Bulletin of the Maryland Herpetological Society 15, 25-56.
- Eterovick, P.C., Barata, I.M., 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62(4), 365-377.
- Ferreira, R.B., 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(2), 386-389.
- Ficetola, G.F., Coïc, C., Detaint, M., Berroneau, M., Lorvelec, O., Miaud, C., 2007a. Pattern of distribution of the American bullfrog *Rana catesbeiana* in Europe. *Biological Invasions* 9, 767-772.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W., Miaud, C., 2007b. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions* 13: 476-485.
- Fisher, R.N., Shaffer, H.B., 1996. The decline of amphibians in California's Great Central Valley. *Conservation Biology* 10, 1387-1397.
- Formanowicz Jr, D.R., Bobka, M.S., 1989. Predation risk and microhabitat preference: an experimental study of the behavioral responses of prey and predator. *American Midland Naturalist*, 379-386.
- Galli, L., Pereira, A., Mazzoni, R., 2006. Ranavirus detection by PCR in cultured tadpoles (*Rana catesbeiana* Shaw, 1802) from Southamerica. *Aquaculture* 257, 78-82.
- Gardali, T., Seavy, N.E., DiGaudio, R.T., Comrack, L.A., 2012. A Climate Change Vulnerability Assessment of California's At-Risk Birds. *PLoS ONE* 7(3): e9507. doi:10.1371/journal.pone.0029507.
- Garner, T.W.J., Perkins, M.W., Govindarajulu, P., Seglie, D., Walker, S., Cunningham, A.A., Fisher, M.C., 2006. The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biological Letters* 2, 455-459.
- Giaretta, A.A., Facure, K.G., 2009. Habitat, egg-laying behaviour, eggs and tadpoles of four sympatric species of Pseudopaludicola (Anura, Leiuperidae). *Journal of Natural History* 43(15-16), 995-1009.
- Giovanelli, J., Haddad, C., Alexandrino, J., 2008. Predicting the potential distribution of the alien

- invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10, 585-590.
- Gobel, N., 2013. Efectos comunitarios de la invasión de rana toro *Lithobates catesbeianus* en Aceguá, Cerro Largo. Tesina de grado. Area de Biodiversidad y Conservación, Museo Nacional de Historia Natural.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R., 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2004. *A Primer Of Ecological Statistics*, 1st ed. Sinauer Associates.
- Hayes, M.P., Jennings, M.R., 1986. Decline of ranid frog species in western North America: are bullfrogs (*Rana catesbeiana*) responsible? *Journal of Herpetology* 20, 490-509.
- Hanselmann, R., Rodríguez, A., Lampo, M., Fajardo-Ramos, L., Aguirre, A.A., Kilpatrick, A.M., Rodríguez, J.P., Daszak, P., 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation* 120, 115-119.
- Hecnar, S.J., M'Closkey, R.T., 1997. Changes in the Composition of a Ranid Frog Community Following Bullfrog Extinction. *American Midland Naturalist* 137(1), 145-150.
- Heyer, W. R., 1969. The adaptive ecology of the species groups of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23, 421-428.
- Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.A.C., Foster, M.S., 1994. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
- Hirai, T., 2004. Diet composition of introduced bullfrog, *Rana catesbeiana*, in the Mizorogaike Pond of Kyoto, Japan. *Ecological Research* 19, 375-380.
- Hoey, A.S., McCormick, M.I., 2004. Selective predation for low body condition at the larval juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139, 23-29.
- Hothem, R.L., Meckstroth, A.M., Wegner, K.E., Jennings, M.R., Crayon, J.J., 2009. Diets of three species of anurans from the Cache Creek watershed, California, USA. *Journal of Herpetology* 43, 275-283.
- Jennings, M.R., 1988. Natural history and decline of native ranids in California, en: De Lisle, H.P., Brown, P.R., Kaufman, B., McGurty, B.M., (eds.). *Proceedings of the Conference on California Herpetology*. Southwestern Herpetologists Society, Special Publication no. 4, Van Nuys, CA, 61-72.

- Kats, L.B., 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.
- Kenneth, D.C.Jr., 2010. *Amphibian Ecology and Conservation. A handbook of techniques*. Oxford University Press Inc., New York.
- Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R., 1997. Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology* 78, 1752-1760.
- Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R., 1998. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12, 776-787.
- Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R., Miller, C.L., 2001. Potential mechanisms underlying the displacement of native red-legged frogs by introduced bullfrogs. *Ecology* 82, 1964-1970.
- Kopp, K., Wachlewski, M., Eterovick, P.C., 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84(1), 136-140.
- Kraus, F., 2009. *Alien reptiles and amphibians: a scientific compendium and analysis*. Springer.
- Krebs, C.J. 2014. *Ecological Methodology*, 3rd ed. (in prep).
- Kupferberg, S.J., 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. *Ecology* 78(6), 1736-1751.
- LaBarbera, M., 1989. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology y Evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 97-117.
- Langone, J.A., 1993. Notas sobre *Phyllomedusa Iheringii* Bqulenger, 1886 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 179, 1-7.
- Laufer, G., 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., Maneyro, R., 2008. Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay. *Biological Invasions* 10, 1183-1189.
- Laufer, G., Piñeiro-Guerra, J.M., Pereira-Garbero, R., Barreneche, J.M., Ferrero, R., 2009. Distribution extension of *Scinax aromothyella* (Anura, Hylidae). *Biota Neotropica* 9, 275-277.
- Li, Y., Zhunwei, K.E., Wang, Y., Blackburn, T.M., 2011. Impacts of American bullfrogs on native frogs in Zhoushan Archipelago.

- Ligon, R.A., Siefferman, L., Hill, G.E., 2012. Invasive Ants Alter Foraging and Parental Behaviors of a Native Bird. *Ethology* 118, 858-866.
- Lövei, G.L., 1997. Biodiversity: global change through invasion. *Nature*, 388(6643), 627-628.
- Lowe, Francis, R. A. (2009). Perspectives on the potential for reconciliation ecology in urban riverscapes. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 4, art 73.
- Maneyro, R., Carreira, S., 2012. *Guía de Anfibios del Uruguay*. Ediciones de la Fuga.
- Maret, T.J., Snyder, J.D., Collins, J.P., 2006. Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biological Conservation* 127, 129-138.
- McDiarmid, R.W., Altig, R., 1999. *Tadpoles: The biology of anurans larvae*. University of Chicago Press.
- McPeck, M.A., 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs* 68, 1-23.
- Melchior, J., Di-Bernardo, M., Pontes, G.M.F., Oliveira, R.B., Solé, M., Kwet, A., 2004. Reprodução de *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* 3(1), 61-68.
- Micheli, F., Polis, G.A., Boersma, P.D., Hixon, M.A., Norse, E.A., Snelgrove, P.V.R., Soule, M.E., 2001. Human alteration of food webs. *Conservation biology: research priorities for the next decade*. Island Press, Washington, DC, 31-57.
- Miller, D., Gray, M., Storfer, A., 2011. Ecopathology of Ranaviruses Infecting Amphibians. *Viruses* 3, 2351-2373.
- Montgomery, D.C., 2000. *Design and Analysis of experiments*. Arizona State University.
- Morozov, A.Y., Nezhlin, N.P., Petrovskii, S.V., 2005. Invasion of a Top Predator into an Epipelagic Ecosystem can bring a Paradoxical Top-Down Trophic Control. *Biological Invasions* 7, 845-861.
- Moyle, P.B., 1973. Effects of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia*, 18-22.
- Mugnai, R., Nessimian, J.L., Baptista, D.F., 2010. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro, Technical Books, 174p.
- Murray, D., 2002. Differential body condition and vulnerability to predation in snowshoe hares. *J.*

- Anim. Ecol. 71: 614-625.
- Neill, P.E., Arim, M., 2011. Human Health Link to Invasive Species 116-123.
- Oliveira, V.F., Dias, T.M., dos Santos, T.G., 2014. Multiple amplexus and spawning in the leaf frog *Phyllomedusa iheringii* (Hylidae, Phyllomedusinae). Herpetology Notes 7, 119-120.
- Pearl, C.A., Adams, M.J., Bury, R.B., McCreary, B., 2004. Asymmetrical effects of introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native ranid frogs in Oregon. Copeia 1, 11-20.
- Price, J. E., Morin, P.J., 2004. Colonization history determines alternative community states in a food web of intraguild predators. Ecology 85: 1017-1028.
- Prigioni, C., Borteiro, C., Kolenc, F., 2011. Amphibia and Reptilia, Quebrada de los Cuervos, Departamento de Treinta y Tres, Uruguay. Check List 7(6), 763-767.
- R Core Team, 2013. A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>. Vienna, Austria.
- Ricciardi, A., 2012. Invasive species, en: Meyers, R.A., Encyclopedia of Sustainability Science and Technology, 161-178.
- Rittenhouse, T.A.G., Harper, E.B., Rehard, L.R., Semlitsch, R.D., 2008. The Role of Microhabitats in the Desiccation and Survival of Anurans in Recently Harvested Oak–Hickory Forest. Copeia: 2008(4) 807-814.
- Rodrigues, D.D.J., Lopes, F.S., Uetanabaro, M., 2003. Reproductive pattern of *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) at Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. Iheringia. Serie Zoologia 93(4), 365-371.
- Rosen, P.C., Schwalbe, C.R., Parizek Jr., D.A., Holm, P.A., Lowe, C.H., 1995. Introduced aquatic vertebrates in the Chiricahua region: effects on declining native ranid frogs. Biodiversity and management of the Madrean Archipelago: the Sky Islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture, Forest Service General Technical Report RM GTR-264, 251-261.
- Rosen, P.C., Schwalbe., C.R., 1995. Bullfrogs: introduced predators in southwestern wetlands, en: LaRoe, E.T., Farris, G.S., Puckett, C.E., Doran, P.D., Mac, M.J. (eds.). Our living resources: a report to the nation on the distribution, abundance, and health of U.S. Plants, animals, and ecosystems. United States Department of the Interior, National Biological Service, Washington, DC, 452-454.
- Rossa-Feres, D. de C., Nomura, F., 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles

- (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6(1). <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?identification-key+bn00706012006>. ISSN 1676-0611
- Ruibal, M., Laufer, G., 2012. Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Ranidae) tadpole diet: description and analysis for three invasive populations in Uruguay. *Amphibia-Reptilia* 33, 355-363.
- Ryan, J., Monello, J., Dennehy, J.J., Murray, D.L., Wirsing, D.J., 2006. Growth and Behavioral Responses of Tadpoles of Two Native Frogs to an Exotic Competitor, *Rana catesbeiana*. *Journal of Herpetology* 40(3), 403–407.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Sanabria, E., Ripoll, Y., Jordan, M., Quiroga, L., Ariza, M., Guillemain, M., Pérez, M., Chávez, H., 2004. A new record for American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in San Juan, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 311-313.
- Santos, T.G., Melo, R., Silva, D.C., Nunes, M., Franco, J., Franco, J. L., 2015. Assessment of water pollution in the Brazilian Pampa biome by means of stress biomarkers in tadpoles of the leaf frog *Phyllomedusa iheringii* (Anura: Hylidae). *PeerJ PrePrints*3:e776v1.
- Schloegel, L.M., Ferreira, C.M., James, T.Y., Hipolito, M., Longcore, J.E., Hyatt, A.D., Yabsley, M., Martins, A.M.C.R.P.F., Mazzoni, R., Davies, A.J., Daszak, P., 2010. The North American bullfrog as a reservoir for the spread of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil. *Animal Conservation* 13, 53-61.
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., John S.Millar, J.S., Hickling, G.J., 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86(1), 155-163.
- Semlitsch, R.D., Reyer, H.U., 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology*, 353-360.
- Shurin, J.B., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Anderson, K., Blanchette, C.A., Broitman, B., Cooper, S.D., Halpern, B.S., 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology letters* 5, 785-791.
- Silva, E.T.D., Reis, E.P.D., Feio, R.N., 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(3), 286-294.
- Silva, E.T.D., Filho, O.P.R., 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., 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? Biological Invasion 13, 1255-1268.
- Simberloff, D., 2000. Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability, en: Raven, P., y Williams, T., (eds) Nature and Human Society: the Quest for a Sustainable World. National Academy Press, Washington, DC, 327-335.
- Smith, C.K., 1990. Effects of Variation Body Size on Intraspecific Competition among Larval Salamanders. Ecology, 1777-1788.
- Snyder, W.E., Evans, E.W., 2006. Ecological Effects of Invasive Arthropod Generalist Predators. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 37, 95-122.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 2011. Biometry, 4th ed. W. H. Freeman.
- Stockwell, D.R., Peterson, A.T., 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. Ecological modeling 148(1), 1-13.
- Sztatecsny, M., Schabetsberger, R., 2005: Into thin air: vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. Canadian Journal of Zoology 8, 788-796.
- Teixeira Da Silva, E., Pinheiro Dos Reis, E., Neves Feio, R., Pinto Ribeiro Filho, O.P., 2009. Diet of the Invasive Frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae) in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. South American Journal of Herpetology 4(3), 286-294.
- Teixeira da Silva, E., Ribeiro Filho, O.P., 2009b. Predation on juveniles of the invasive American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura, Ranidae) by native frog and snake species in South-eastern Brazil. Herpetology Note 2, 215-218.
- Teixeira da Silva, E., Ribeiro Filho, O.P., Neves Feio, R., 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.
- Urbina-Cardona, J.M., Castro, F., 2010. Distribución del nicho ecológico actual y futuro de anfibios y reptiles exóticos: invasiones potenciales en las corporaciones autónomas regionales y de

desarrollo sustentable en Colombia en: la restauración ecológica en la práctica: memorias del I congreso colombiano de restauración ecológica, 180-188.

- Vaz-Ferreira, R., Gehrau, A., 1971. Agrupaciones y comportamiento social de renacuajos de *L. ocellatus* (L.). V Congreso Latinoamericano de Zoología, 12-13.
- Vaz-Ferreira, R., Gehrau, A., 1975. Comportamiento epimeletico de la Rana común, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) I. atención de la cría y actividades alimentarias y agresivas relacionadas, *Physis*, 34, 1-14.
- Wang, Y., Guo, Z., Pearl, C.A., Li, Y., 2007. Body Size Affects the Predatory Interactions between Introduced American Bullfrogs (*Rana Catesbeiana*) and Native Anurans in China: An Experimental Study. *Journal of Herpetology* 41, 514-520.
- Wang, Y. y Li, Y., 2009. Habitat selection by the introduced American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 43, 205-211.
- Wells, K.D., 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Werner, E.E., Wellborn, G.A., McPeck, M.A., 1995. Diet Composition in Postmetamorphic Bullfrogs and Green Frogs: Implications for Interspecific Predation and Competition. *Journal of Herpetology* 29(4), 600-607.
- Wirsing, A.J., Steury, T.D., Murray, D., 2002. Relation between vulnerability to predation in red squirrels and snowshoe hares. *Journal of Mammalogy* 83, 707-715.
- Woodward, G., Hildrew, A.G., 2001. Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology* 70, 273-288.
- Woodward, G., Hildrew, A.G., 2002. Differential vulnerability of prey to an invading top predator: integrating field surveys and laboratory experiments. *Ecological Entomology* 27(6), 732-744.
- Woodward, G., Warren, P.H., 2007. Body size and predatory interactions in freshwaters: scaling from individuals to communities. *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*, 98-117.
- Wu, Z., Li, Y., Wang, Y., Adams, M.J., 2005. Diet of introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 39(4), 668-674.
- Zank, C., Di-Bernardo, M., Lingnau, R., Colombo, P., Fusinato, L. A., da Fonte, L.F., 2008.

Calling activity and agonistic behavior of *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Anura, Hylidae, Hylinae) in the Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Brazil. South American Journal of Herpetology 3(1), 51-57.

Zank, C., Di-Bernardo, M., Maneyro, R., Colombo, P., Fusinato, L.A., Fonte, L.F.M.D., 2010. Spatial and temporal distribution of *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae, Hylinae) and environmental variables related to its reproductive activity in Reserva Biológica do Lami, southern Brazil. Iheringia. Série Zoologia 100(2), 145-150.

Ziegler, L., Maneyro, R., 2008. Clave para la identificación de los anfibios de Uruguay (chordata: amphibia). Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, Sección Zoología Vertebrados.

8. ANEXOS

Tabla A1. Características del muestreo de abundancia de anuros para cada charco. Fecha, hora, coordenadas geográficas y condiciones ambientales en las que se muestreó cada charco, altura (m.s.n.m), temperatura (°C), humedad, viento y nubosidad.

Charco	Fecha	Hora	Latitud	Longitud	Altura	Temperatura	Humedad	Viento	Nubosidad
1	12/03/2014	23:01:00	31°53'41,1"S	54°09'16,4"W	219	18,5	67,00%	Brisa	Despejado/luna
2	12/01/2014	10:33	31°53'80,3"S	54°09'110"W	217	21,2	77,00%	Moderado algo fuerte	Cubierto/llovizna
3	12/01/2014	21:41	31°53.345"S	54°09.776"W	na	21,2	77,00%	Moderado	Cubierto
4	12/01/2014	21:56	31°53.889"S	54°10.212"W	204	21,1	77,00%	Moderado	Cubierto
5	12/02/2014	02:00:00	31°53'59,1"S	54°09'14,3"W	213	20	80,00%	Moderado	Cubierto/llovizna suave
6	12/02/2014	23:45:00	31°54'50,9"S	54°07'59,5"W	177	22,7	80,00%	Algo ventoso/moderado	Cubierto/llovizna suave
7	12/01/2014	23:28	31°53'53,6"S	54°08'58,1"W	220	21,4	77,00%	Moderado	Cubierto/llovizna
8	12/01/2014	21:28	31°52.854"S	54°09.810"W	261	21,3	77,00%	Suaves con rachas moderadas	Cubierto
9	12/01/2014	22:15	31°53.463"S	54°09.672"W	233	21	77,00%	Moderado	Cubierto
10	12/01/2014	22:35	31°53.265"S	54°09.889"W	249	20,9	77,00%	Moderado	Cubierto
11	12/01/2014	22:53	31°52.574"S	54°10.233"W	275	21	77,00%	Moderado/algo fuerte	Cubierto
12	12/01/2014	23:13	31°53.945"S	54°09.142"W	203	21,7	77,00%	Moderado	Cubierto/llovizna
13	12/02/2014	23:04:00	31°54'44,4"S	54°00'28,8"W	107	20,9	80,00%	Moderado	Cubierto/llovizna suave
14	12/02/2014	23:17:00	31°54'48,2"S	54°00'28"W	186	20,9	80,00%	Moderado	Cubierto/llovizna suave
15	12/03/2014	00:43:00	31°54'26,2"S	54°09'08,63"W	169	20,2	80,00%	Moderado/algo fuerte	Cubierto/llovizna suave
16	12/03/2014	01:37:00	31°53'59,7"S	54°09'01,7"W	201	na	80,00%	Moderado	Cubierto/llovizna
17	12/02/2014	01:15:00	31°54'19,2"S	54°09'14,5"W	201	19,8	80,00%	Moderado	Cubierto/llovizna suave
18	12/02/2014	00:10:00	31°54'48,2"S	54°08'49,5"W	190	21,2	80,00%	Suave	Cubierto/llovizna
19	12/02/2014	23:16:00	31°55'14,5"S	54°07'55,7"W	175	22,2	80,00%	Brisa	Cubierto/llovizna
20	12/02/2014	22:38:00	31°54'56,5"S	54°08'08,8"W	na	21,8	80,00%	Suave	Cubierto/llovizna
21	12/02/2014	22:52:00	31°54'50,2"S	54°08'21,1"W	na	21,6	80,00%	Algo ventoso/moderado	Cubierto/llovizna

22	12/04/2014	01:29:00	31°52'48,7"S	54°09'56,4"W	264	18,5	74,00%	Bajo	Despejado/luna
23	12/04/2014	02:22:00	31°51'51,0"S	54°10'15,8"W	236	18,5	70,00%	Suave	Despejado/luna
24	12/04/2014	02:07:00	na	na	na	18,5	na	Brisa	Despejado/luna
25	12/04/2014	01:53:00	31°52'18,0"S	54°09'55,0"W	267	18,5	77,00%	Brisa	Despejado/luna
26	12/03/2014	23:10:00	31°53'45"S	54°08'59,6"W	229	18,1	74,00%	Brisa	Despejado/luna
27	12/03/2014	23:35:00	31°53'37,9"S	54°09'33,7"W	226	18,1	75,00%	Brisa	Despejado/luna
28	12/03/2014	23:56:00	31°52'52,9"S	54°10'23,6"W	257	19,3	76,00%	Nulo	Despejado/luna
29	12/04/2014	01:04:00	31°52'39,9"S	54°10'05,9"W	266	19,5	80,00%	Brisa	Despejado/luna
30	12/04/2014	00:30:00	31°52'42,2"S	54°11'10,5"W	205	17,9	79,00%	Brisa	Despejado/luna
31	12/04/2014	00:56:00	31°52'33,4"S	54°11'02,7"W	266	17,9	79,00%	Brisa	Despejado/luna
32	12/04/2014	00:09:00	31°52'51,6"S	54°10'12,2"W	250	18,3	77,00%	Nulo	Despejado/luna
33	12/04/2014	01:16:00	31°52'35,0"S	54°09'58,1"W	274	18,7	71,00%	Brisa	Despejado/luna

Tabla A2. Frecuencia (FR) y volumen (VR) relativos de presas ingerido por cada especie nativa de anuros de la localidad de Aceguá, Cerro Largo. Para cada especie se detalla el número de individuos analizados (N), la longitud hocico-cloaca media (SVL en mm) y la proporción de estómagos vacíos.

Especie	<i>P. biligonigerus</i>		<i>S. squalirostris</i>		<i>D. minutus</i>		<i>P. iheringii</i>		<i>S. granulatus</i>		<i>L. latinasus</i>		<i>P. gracilis</i>		<i>O. americanus</i>		<i>D. nanus</i>	
	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR	FR	VR
N	11		9		8		7		6		5		3		1		1	
SVL (mm)	29,3909		22,81		21,54		55,34		28,34		33,18		32,7867		39,72		17,29	
Estómago vacío	0,2727		0,22		0,5		0,1429		0,33		0,8		0,33		1		1	
Pluma																		
Huevos							0,0909											
Restos vegetales	0,0909				0,75								0,3333					
Restos artrópodo																		
Restos coleóptero	0,0455																	
Restos ephemeroptera																		
Arena	0,1364												0,3333					
Indeterminado artrópodo			0,25	0,2619														
Indeterminado larva	0,0455	0,0157																
Anfibio																		
Coleoptera	0,2727	0,4983	0,25	0,5654			0,0909	0,0023	0,2857	0,1828	1	170,44	0,3333	1				
Araneae			0,25	0,0655	0,25	1			0,2857	0,1388								
Acari																		
Amphipoda																		
Hemiptera							0,8182	0,9977										
Lepidoptera									0,2857	0,3588								

Odonata						
Hymenoptera	0,3636	0,4710	0,125	0,0747		0,1429 0,3196
Diptera	0,0455	0,0149	0,125	0,0326		
Ephemeroptera						
Orthoptera						
Decapoda						
Isopoda						
Trichoptera						
Hirudinea						
Homoptera						

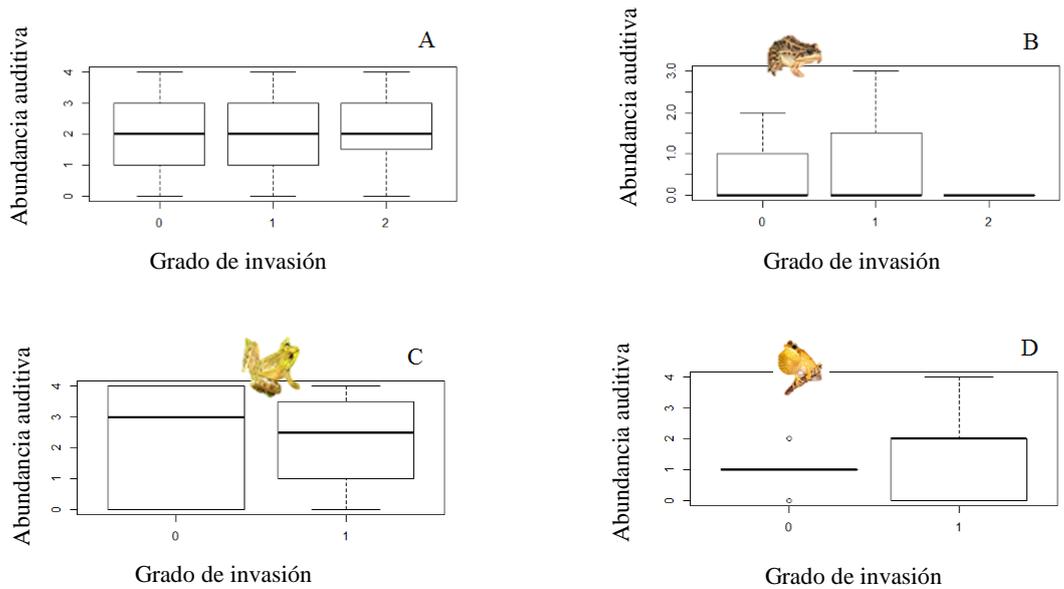


Figura A3. Abundancia auditiva en relación al grado de invasión para **A)** el ensamble de anuros nativos y para las tres especies nativas más frecuentes en la localidad de Aceguá, **B)** *Leptodactylus latrans*, **C)** *Pseudis minuta* y **D)** *Hypsiboas pulchellus*. Las líneas gruesas en el centro de las cajas indican la media y las líneas finas de las indican los percentiles (25 y 75%) y las líneas finas que están por fuera de las cajas marcan los percentiles 10 y 90%.