

# SITUACIÓN ACTUAL Y PROBLEMÁTICA GENERADA POR LA INTRODUCCIÓN DE “RANA TORO” A COLOMBIA\*

por

José Vicente Rueda-Almonacid\*\*

## Resumen

**Rueda-A., J. V.:** Situación actual y problemática generada por la introducción de “rana toro” a Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc., 23 (Suplemento especial): 367-393, 1999. ISSN 0370-3908.

Se documenta el ingreso al país de la rana toro (*Rana catesbeiana*), la cual fue introducida, de manera intencional, con el propósito de diversificar la producción agropecuaria en la zona cafetera de Colombia. Desafortunadamente, los estudios de impacto ambiental, necesarios para legalizar y manejar a través de zoológicos, de esta agresiva especie foránea, señalaban la inconveniencia de permitir su propagación en estricto confinamiento, por los graves riesgos que podría acarrear sobre la fauna nativa y los ecosistemas, un eventual asilvestramiento de la misma.

En efecto, tan sólo 6 años después de su introducción, se comenzaron a detectar poblaciones asilvestradas, densas y consolidadas de esta especie en los valles del Magdalena y Cauca. En la actualidad, rana toro es uno de los elementos más conspicuos y dominantes, dentro de las comunidades de anuros de la Laguna de Sonso, en el Valle del Cauca, donde se han registrado densidades poblacionales que fluctúan entre 0.3 y 3.83 ranas por m<sup>2</sup>. El análisis de una muestra de 60 contenidos estomacales, reveló que la especie es oportunística y preda sobre cualquier tipo de organismo que quepa en su boca y se ponga a su alcance. Se documenta la aparición de varias especies de pequeños vertebrados nativos dentro de los contenidos estomacales.

Se identifican y discuten algunos de los impactos que esta especie exótica puede llegar a generar sobre la fauna silvestre y se proponen algunas medidas para su control y manejo.

**Palabras clave:** Especie introducida, Rana toro, Impacto ambiental, Hábitos alimenticios, Introducción, Manejo.

\* Trabajo financiado por el Instituto Alexander Von Humboldt. \*\* Biólogo, Universidad Nacional, Santafé de Bogotá, Colombia.

## Abstract

The intentional introduction of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) into Colombia is documented. The species was introduced with the intention to diversify agricultural products in the coffee zone of Colombia. Unfortunately, studies of the environmental impact (needed for legalizing and management of frog-farming) of this aggressive alien species demonstrate the hazard of permitting its propagation even in strict confinement because of the serious risks that could result to the native fauna and ecosystems of the eventual development of feral populations of the bullfrog.

Only six years after its introduction, consolidated and dense feral populations were detected in the valleys of the Río Cauca and Río Magdalena. At present, the bullfrog is one of the most conspicuous and dominant elements of the frog community in the Laguna de Sonso (Departamento Valle del Cauca), where population densities that fluctuate between 0.3 and 3.83 frogs per square meter have been found. An analysis of the contents of 60 stomachs reveals that the species is opportunistic and preys upon any sort of organism that will fit in its mouth and gets within its reach. Various native species of small vertebrates were found in the stomach contents.

Some of the potential impacts on the native wild life of this alien species are identified and discussed. Potential means of control and management are proposed.

**Key words:** Alien species, Bullfrog, Environmental impacts, Food habits, Introduction, Management.

## El problema de la introducción de especies exóticas

La incorporación de elementos exóticos o foráneos, a nuevos hábitats y ecosistemas donde nunca antes habían existido, plantea serios inconvenientes y se constituye, en la mayoría de los casos, en un factor más de amenaza para la fauna nativa de un país en particular. La introducción de especies exóticas y los trasplantes de fauna, pueden producir serios desequilibrios ecológicos, ya que por lo regular ocasionan una disminución de la biomasa y la productividad de los ecosistemas, desencadenan un acelerado incremento de la especie introducida, a expensas de las especies nativas, contribuyen a la pérdida de adaptabilidad local o distintividad genética de una forma local endémica y generan una drástica reducción de las poblaciones nativas o aún la extinción de muchas de las mismas **Hernández-Camacho** (1971).

Numerosos ejemplos históricos ilustran sobre la problemática generada por la introducción y liberación al medio silvestre, de especies adaptadas a unas condiciones de vida muy diferentes de las existentes en las áreas de liberación, baste mencionar algunos de los casos más espectaculares como lo fue la introducción del conejo *Oryctolagus cuniculus* en Australia, a finales del siglo XVIII, y que tan sólo en 100 años, invadió por completo este continente y alcanzó una población estimada en cinco mil millones de individuos. Esta especie, mejor adaptada y sumamente prolífica desplazó, en poco tiempo,

una gran cantidad de marsupiales autóctonos, que ocupaban nichos ecológicos similares y se convirtió con el transcurso del tiempo, en una verdadera plaga, que ha requerido para su control y erradicación de inversiones periódicas y millonarias, por parte del gobierno Australiano y de ingentes esfuerzos de los investigadores para recuperar las grandes zonas desertizadas por efecto del "sobrepastoreo" de las praderas originales.

Otro ejemplo bien documentado lo constituye la introducción de la mangosta *Herpestes auropunctatus* en la Isla de Jamaica. Este activo predador americano fue liberado con el propósito de controlar las poblaciones de ratas domésticas, que habían sido introducidas de manera accidental a la isla por los colonos ingleses y que estaban causando serios estragos a los cultivos de caña de azúcar. El mustélido en mención, controló de una manera efectiva el número de roedores, pero una vez estos comenzaron a escasear, sus hábitos alimenticios lo llevaron a consumir numerosos lagartos, aves, serpientes y otras pequeñas especies de vertebrados nativos de la isla, conduciendo a algunos de ellos a la extinción, tal como ocurrió con la serpiente *Alsophis ater*.

Existen muchos otros casos que muestran los resultados desastrosos que para la biota nativa y los procesos de autoregulación ecológica tiene la liberación de especies foráneas, las cuales se realizan sin ejecutar estudios científicos previos que respalden tales acciones y motivados,

en la mayoría de los casos, por una aparente y falsa creencia de que con ello se genera bienestar para las comunidades y se impulsa el desarrollo económico de una región.

Resulta conveniente recordar que no todas las introducciones y trasplantes producen efectos negativos, dado que si estos se efectúan con las debidas precauciones y atienden las recomendaciones del grupo de expertos de la UICN, pueden resultar exitosas, máxime en los casos en que la especie adventicia es capaz de ocupar un nicho vacante y se ajusta al modelo ecológico existente en el medio de liberación.

Los estudios realizados en Colombia, que ilustran sobre la problemática y los riesgos concomitantes a la introducción de especies exóticas, son muy escasos y se refieren a algunos grupos en particular, como el trabajo de **Hernández-Camacho** (1971), que trata sobre la introducción de varias especies de peces, las cuales fueron importadas con propósitos comerciales, ornamentales o deportivos y, muchas de las cuales poseen en la actualidad importancia comercial en varias cuencas del país, como la tilapia *Oreochromis sp*, la trucha arco iris, el salmón, etc.

Aun cuando no existen estudios documentados sobre los efectos ambientales producidos por tales introducciones, se sabe que la liberación de la trucha arco iris en la Laguna de Tota y en gran parte del altiplano Cundiboyacense, produjo la desaparición del pez graso *Rhizosomichthys totae*, endémico de esta región, contribuyó a la extinción del patico zambullidor *Podiceps andinus* y puede ser la causante de la dramática disminución de varias especies de anfibios altoandinos **Rodríguez et al.** (1986). Hacia la mitad de la década de los setenta, Horacio Rodríguez (*in litteris*) publicó un listado de 46 especies ícticas introducidas al país, principalmente de las familias Anabantidae y Cyprinidae y alertó sobre la aparición de parásitos y otras enfermedades infectocontagiosas, tal como ocurrió con la dispersión del gusano ancla *Lernaea cyprinaceae*, pequeño crustáceo que genera una elevada mortalidad dentro de los cultivos de peces.

**Rueda** (1998), presentó un listado preliminar sobre las especies herpetológicas que han sido objeto de trasplantes o introducciones dentro del territorio colombiano, el cual abarca 16 especies e involucra una especie del orden Crocodylia, 2 tortugas, 10 saurios, 1 serpiente y dos anfibios anuros.

La región del país sobre la cual se han documentado la mayor parte del ingreso de especies foráneas, corresponde al Archipiélago de San Andrés y Providencia, el

cual posee una herpetofauna compuesta por 18 especies, de las cuales 12 son consideradas como elementos autóctonos y los 6 restantes como fauna adventicia, incorporada a las islas de manera casual o intencional.

Para algunos investigadores como **Barriga et al.** (1969), **Barbour & Shreve** (1934) y **Dunn** (1945), etc., el ingreso de *Ctenosaura similis*, *Iguana iguana* y *Geochelone carbonaria* al archipiélago, ocurrió mucho antes del descubrimiento de América, como resultado del transporte activo efectuado por los indígenas procedentes del continente, que como los *Miskitos*, del litoral Caribe de Nicaragua, visitaban de manera temporal estas islas **Dunn & Saxe** (1950). Dentro de los argumentos que se han expuesto para justificar esta hipótesis, se cuenta el amplio uso alimenticio que tienen estas especies para los aborígenes, su resistencia y facilidad para transportarlos y mantenerlos vivos por largos períodos de tiempo y, la composición atípica de la herpetofauna del Archipiélago, que muestra un claro predominio de lagartos sobre las ranas y serpientes, a diferencia de lo que se presenta en cualquier región continental, en donde los anfibios y serpientes exceden a los saurios; lo cual descartaría las posibilidades de poblamiento por conexión continental y refuerzan las hipótesis de su dispersión facilitada por las actividades humanas **Dunn** (1945).

Por otra parte, se posee evidencia indirecta, derivada de las similitudes fenotípicas exhibidas por las poblaciones de las islas con las del continente, que no serían de esperar si el aislamiento de estas hubiera tomado mucho más tiempo, caso en el cual habría que esperar algún grado de divergencia entre las mismas. Con respecto a esta problemática, vale la pena comentar que **Barbour & Schreve** (1934), propusieron designar como una nueva subespecie al *Ischillie* de la Isla de San Andrés (*Ctenosaura similis multipunctata*), en base a diferencias de tamaño y color; sin embargo esta propuesta fue rechazada posteriormente por **Dunn & Saxe** (1950), quienes demostraron que estas diferencias encajaban dentro de los límites de variabilidad expresado por las poblaciones del continente.

Por último, no sería descartable la idea de un poblamiento pasivo de las islas por parte de estas especies, sin el concurso del hombre, el cual pudo haber ocurrido a través de balsas de vegetación flotante procedentes del continente, tal como ha ocurrido en muchas otras islas del Caribe (J.D. Lynch, *Verbatim*).

El ingreso al Archipiélago de San Andrés y Providencia de las tres especies de reptiles adicionales, es reciente y se produjo, en algunos casos, como consecuencia de

la liberación de individuos decomisados, tal como aconteció con algunas babillas (*Caiman crocodilus fuscus*) que fueron soltadas en la laguna de Big-Pond en la Isla de San Andrés, a finales de la década de los sesenta **Barri-ga et al.** (1968) o como ocurrió con los lobos polleros (*Tupinambis teguixin*) que fueron introducidos hacia 1989 o 1990. En estos dos casos, como el correspondiente a la presencia de las chinitas (*Tretioscincus bifasciatus*) en la Isla de Providencia, registrada por primera vez por Ayala en 1986, se desconoce si las especies han consolidado poblaciones estables y por ende los estragos originados sobre la biota nativa; por estas circunstancias se requiere urgentemente verificar el *status* poblacional de estas especies y estudiar los efectos y las posibles interrelaciones entre las babillas y las tortugas *Swankas* (*Kinosternon scorpiodes albogulare*), al igual que las relaciones de competencia y predación que se podrían presentar entre *Tupinambis* y las poblaciones naturales de varias especies de lagartos autóctonos como *Ameiva*, *Mabuya* y *Anolis* y sus posibles implicaciones sobre las pequeñas colonias de tortugas marinas (*Chelonia mydas*, *Caretta caretta*), que aún anidan en la isla, dado que este lagarto destruye una gran cantidad de nidos.

Los posibles impactos generados sobre la biota local, con la llegada de estas especies pueden ser dramáticos, si tomamos en consideración que tanto las babillas como los lobos polleros son predadores eficientes y oportunistas de una gran variedad de vertebrados e invertebrados, carecen de predadores potenciales, poseen una elevada capacidad reproductiva y actuarían sobre un medio ecológico con una capacidad de regulación homeostática muy limitada y bastante sensible, puesto que existe muy poca o ninguna probabilidad de migración e intercambio genético con otras poblaciones. Sobre este particular, merece comentarse que informaciones recientes aportadas por el biólogo marino Jorge Alberto Córdoba, indican que los lobos polleros abundan en toda la Isla de San Andrés, en especial hacia la zona de manglares y hacen presa habitual de aves de corral y otro tipo de pequeñas aves.

Con respecto a la introducción de especies de anfibios y reptiles, a nivel continental, se puede mencionar un caso de movilización involuntaria de fauna, que se relaciona con aquellos taxa, que se han visto beneficiados con las actividades humanas y suelen ser llamadas "especies seguidoras del hombre", las cuales han expandido, de una manera muy amplia, sus areales de distribución gracias a la transformación del medio natural y exhiben, por lo regular, patrones de distribución periantrópica, como ocurre con ciertas especies de

salamanquejas de la familia Gekkonidae. En la actualidad, se sospecha que el ingreso a Colombia de *Lepidodactylus lugubris*, ocurrió a mitad de la década de los sesenta, procedente de las islas del Pacífico Oriental. Esta pequeña especie de geco, fácilmente adaptable, fue introducida, a comienzos del siglo a las islas Hawai, desde donde se traslado vía marítima al Canal de Panamá, donde se capturaron los primeros individuos hacia 1916-1924. Años más tarde, en junio de 1963, se obtuvieron 3 ejemplares en el continente Suramericano en la Provincia de Esmeraldas, en el Ecuador, posteriormente la especie invadió los puertos comerciales de Suramérica como Buenaventura, en Colombia y Río de Janeiro en el Brasil. A partir de estos focos, *Lepidodactylus lugubris* ha colonizado gradualmente vastas zonas del continente que abarcan una gran parte de la Provincia biogeográfica del Chocó, desde la región de Esmeraldas, en el norte de Ecuador hasta Panamá y en Colombia se ha dispersado hacia el alto río Cauca, en las cercanías de la ciudad de Cali, **Ayala** (1986), donde mantiene poblaciones densas y bien consolidadas y se espera que en unos pocos años invada otras regiones del país como resultado de la movilización de mercancías entre las grandes ciudades.

Otro caso de distribución pasiva e involuntaria ocurrió con las salamanquejas del género *Hemidactylus*, originario de los países del Africa Occidental, el cual se estableció en el Neotrópico con posterioridad al descubrimiento de América. Sin embargo, algunos investigadores como **Vanzolini** (1968) rechazan la hipótesis de la transportación humana para los representantes de este género, por cuanto las especies no mantienen la característica distribución periantrópica y muestran un elevado grado de diferenciación interespecífica, tal como lo prueba la existencia de *Hemidactylus palaichthus*, especie endémica de la Orinoquía Colombo-Venezolana, la cual no podría haber alcanzado la diferenciación específica, en el corto período de tiempo transcurrido desde que se establecieron las comunicaciones marítimas con el continente Africano y los países Asiáticos, razón por la cual este último autor propone un modelo de poblamiento pasivo para el grupo a través del mar.

La dispersión de *Gonatodes albogularis fuscus*, desde la costa del Caribe hacia los Llanos Orientales de Colombia debe considerarse como un caso de trasplante accidental, a partir de individuos movilizados dentro de mercancías y otro tipo de enseres domésticos entre estas dos regiones, **Méndez** (1977).

Los intentos por establecer poblaciones de tortugas dulceacuícolas del género *Podocnemis*, en algunos siste-

mas hidrográficas donde no existía, como los de los ríos Atrato, San Juan y Baudó en el Departamento del Chocó fueron evaluados por Medem (1960), por encargo del Departamento de Planeación del Ministerio de Fomento y la Gobernación del Chocó y con el propósito de contribuir a la alimentación básica de las poblaciones nativas. Aun cuando estos proyectos nunca se hicieron efectivos, Medem (*op.cit.*) informó que con estas mismas intenciones, se liberaron en 1940, en las bocas del Caguán en el Alto Caquetá, cerca de 6.000 neonatos de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*), ya que al parecer la especie nunca pudo superar, por sus propios medios, los raudales de Araracuara. Este trasplante resultó exitoso ya que en 1967 y años subsiguientes, se han visto nidos y neonatos de esta tortuga en la región del Caguán y del Río Mecaya. Por el contrario, intentos similares realizados en 1955 para trasplantar y consolidar poblaciones de caimán negro *Melanosuchus niger* en el Alto Caquetá, a partir de individuos procedentes del Alto Putumayo, parecen no haber dado resultados exitosos y merecen ser estudiados en mayor detalle.

Otro caso conocido de un trasplante deliberado de tortugas, fue realizado por el INDERENA en 1968, quién liberó en el Parque Nacional Natural Isla de Salamanca, cerca de 8.000 crías de terecaya (*Podocnemis unifilis*) que fueron decomisados en la ciudad de Barranquilla. Sobre el destino acontecido con estos animales, lo único que se conoce es la captura de dos ejemplares adultos, uno de aproximadamente 40 cm de longitud recta del carapax, obtenido en 1985 en la ciénaga de San Marcos (Sucre), en la cuenca del Río San Jorge, afluente a su vez del bajo Cauca y un segundo individuo depositado en las colecciones faunísticas del Instituto Humboldt, bajo el número (IND-R 1728), procedente del corregimiento de Ventura, 10 kms al suroeste de Guaranda en el Departamento de Bolívar.

El único caso documentado sobre una introducción accidental de una serpiente marina, se relaciona con la aparición de algunos ejemplares de *Pelamis platurus* en el Golfo de Morrosquillo hacia 1978, Isla Fuerte en el Departamento de Córdoba en 1979 y en el Golfo de Urabá en 1985. Esta culebra venenosa cuya distribución natural cubre casi todo el Pacífico Oriental y Americano, desde México hasta el Ecuador, posiblemente penetró hacia el mar Caribe a través del Canal de Panamá.

Las introducciones de anfibios fueron detectadas en 1992 y 1993 y se relacionan con la aparición de poblaciones densas y consolidadas de las especies exóticas: *Eleutherodactylus johnstonei* y *Rana catesbeiana*. La primera de ellas conocida en su país de origen como "ranita coqui", es nativa de las Antillas menores y de allí

ha sido propagada a Venezuela y otros países de América del Sur. La especie es abundante en pleno centro de la ciudad de Barranquilla, en los jardines de los barrios Prado y Viejo Prado, donde alcanza densidades muy altas, como lo certifica un muestreo de 5 minutos de duración, efectuado en junio de 1993, que permitió capturar 14 individuos en un jardín de unos 20 m<sup>2</sup> de superficie.

De acuerdo con información suministrada por los habitantes locales se puede inferir que la especie apareció a finales de la década de los ochenta, tal vez en 1987 - 1990 y fue, posiblemente introducida con fines de ornato acústico, derivado de su canto sonoro y constante emitido durante las noches. La especie ha prosperado por la ausencia de especies congénéricas en el área y es de esperar que en muy poco tiempo se disperse a otras ciudades costeras y su movilización se vea facilitada por el intercambio y comercialización de plantas de jardín, en especial epifitas y bromelias, en cuyas axilas suelen esconderse estas ranitas durante el día y a sido el modo tradicional como se ha propagado la especie en la mayor parte del Caribe.

Como conclusión se puede afirmar que el ingreso a Colombia de especies animales exóticas y los trasplantes regionales de las mismas, se han efectuado en la mayoría de los casos, sin contar con los estudios científicos previos que garanticen que las especies foráneas van a ocupar un nicho ecológico vacío y por lo tanto su acomodación dentro de los ecosistemas va a ser rápida y poco riesgosa. De igual forma no se han evaluado los riesgos sanitarios inherentes a tales introducciones y los efectos que a un largo plazo pueden generar las liberaciones sobre la biota local, ya que por lo regular la introducción de un genoma origina introgresiones que podrían potencialmente modificar complejos de genes coadaptados, que han evolucionado de manera aislada durante millones de años, pueden originar genotipos mal adaptados y reducir las posibilidades de supervivencia a las progenies e incrementar la susceptibilidad a las enfermedades de las mismas.

Por otra parte los casos conocidos sobre introducciones de especies exóticas, bien sean intencionales o accidentales, no han logrado despertar el interés de los investigadores, ni el apoyo institucional necesario para valorar objetivamente el impacto real generado por tales introducciones, evaluar las modificaciones acarreadas sobre los ecosistemas y proponer métodos eficaces de control para las especies adventicias perjudiciales.

Relación cronológica y antecedentes de la gestión administrativa relacionada con la introducción de rana toro a Colombia

La problemática generada por la introducción y posterior cultivo con la comunicación efectuada el 21 de noviembre de 1.986, por el señor Diego Uribe, Director de la División de proyectos de la Corporación Financiera de Caldas, donde le informó al INDERENA su interés por desarrollar programas de cría de ranas en confinamiento, a partir de material parental procedente del Brasil. Esta inquietud fue plasmada en una solicitud formal realizada por la Universidad de Caldas, el 28 de noviembre de 1.986, a través del Director del Centro Piscícola, doctor Alfonso Ramos Henao, quien para ese entonces trabajaba en coordinación con la Corporación Financiera de Caldas.

Atendiendo esta iniciativa, la División de Fauna del INDERENA, solicitó el concepto del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y de la Unidad de Investigaciones Científicas del INDERENA- UNIFEM, acerca de la conveniencia de introducir esta especie exótica al país, entidades que alertaron sobre los graves riesgos que se podrían generar con la diseminación accidental de esta agresiva especie y recomendaron realizar ensayos de ranicultura con especies nativas y, solicitar información al Brasil sobre los posibles impactos generados en ese país por la introducción de esta especie.

Posteriormente y luego de un amplio cruce de notas entre los interesados y el INDERENA, se decidió dar inicio a dos estudios: uno de impacto ambiental, como lo prevé el Decreto 1608 de 1.978 para estos casos, por parte de la entidad administradora del recurso, y un estudio de factibilidad técnica de crianza de rana toro por parte del SENA y la Universidad de Caldas, con el apoyo económico de PROEXPO. Las tres entidades iniciaron las investigaciones utilizando para ello, la descendencia obtenida a partir de 10 parejas de ranas decomisados en Caldas e introducidas de manera ilegal al país por el señor Diego Uribe a finales de 1986, quién fue sancionado por esta acción por parte de INDERENA.

Paralelamente al proceso y ante el interés manifestado por el Ex-Director del HIMAT, doctor Antonio Sandoval, miembro de la Junta Directiva del INDERENA, se procedió mediante el Acuerdo No.0006 del 14 de mayo de 1.988 a autorizar la importación de 100 parejas de ranas, a las firmas CORFICALDAS y COLRANAS, para adelantar el estudio ecológico y ambiental a que se refiere el artículo 139 del Decreto 1608 de 1978, tendiente a establecer la conveniencia de introducir al país la mencionada especie, para fines comerciales e industriales. Esta importación aunque autorizada, no se realizó, por cuanto se acordó utilizar para los estudios los ejemplares decomisados previamente y que para la fecha ya conta-

ban con centenares de descendientes. Las ranas fueron distribuidas entre la sede del Proyecto Crocodylia en San Marcos, departamento de Sucre y la sede del SENA en Buga, Departamento del Valle, quedando un saldo en la estación piscícola de Santaguada, propiedad de la Universidad de Caldas.

Los estudios de impacto ambiental y factibilidad de producción se realizaron en 1.989, bajo los términos de referencia establecidos por el INDERENA, según los cuales se determinaban las responsabilidades técnicas de las tres instituciones, para luego someter a consideración de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, los resultados obtenidos y solicitar su concepto científico sobre la materia.

El 3 de abril de 1.991 la Academia de Ciencias, como órgano consultivo, recomendó al Gobierno Nacional no autorizar la introducción de rana toro al país y solicitó el sacrificio inmediato de todos los pies de cría o parentales existentes dentro del territorio nacional y reiteró el redoblamiento de los esfuerzos oficiales para impedir su entrada ilegal a Colombia. Sin embargo, por diversas razones, tales recomendaciones sólo se hicieron efectivas a mediados de 1.993, cuando ya se habían detectado poblaciones asilvestradas de rana toro en los municipios de Fusagasuga, Arbeláez, Icononzo y Nilo en el Departamento de Cundinamarca y en la Laguna de Sonso y el municipio de Yotoco en el Valle del Cauca.

Ante la situación creada y como un medida de control, la Unidad de Investigaciones faunísticas del INDERENA-UNIFEM, le propuso al Gerente general de esta Institución la declaratoria oficial de rana toro como una especie plaga y la formulación de un estado de emergencia ecológica a escala nacional, a fin de disponer del soporte jurídico y económico para iniciar medidas encaminadas a controlar esta agresiva especie diseminada en varios ecosistemas del país.

Lamentablemente y pese a que este Instituto de investigación elaboró un programa para el control y monitoreo de la rana toro en el Alto de Chinauta, Departamento de Cundinamarca y le planteó a la CVC, la necesidad de impulsar un programa similar en la Laguna de Sonso, en el departamento del Valle, nunca fueron asignadas las partidas presupuestales para el desarrollo de estas iniciativas, las cuales quedaron suspendidas hasta finales de 1.996, cuando el Instituto Alexander Von Humboldt por una parte y la Subdirección de Fauna del Ministerio del Medio Ambiente y la CVC, por la otra, decidieron apoyar estudios de campo orientados a determinar los posibles impactos que la rana podría estar cau-

sando sobre los ecosistemas nativos y definir un programa para el monitoreo y control de esta especie en Colombia.

### Breve resumen sobre la historia natural de rana toro

Rana toro (*Rana catesbeiana*) es una de las especies de anuros más grandes del continente americano y una de las que alcanza una mayor talla, a nivel mundial, ya que los individuos adultos pueden superar los 200 mm de longitud rostro-cloacal, **Conant** (1975) y llegar a tener un peso de 600 g.

Esta especie de hábitos acuáticos y semiacuáticos, vive en ambientes abiertos que posean cuerpos de agua permanentes tales como lagunas, ríos, caños y quebradas, ciénagas, reservorios de agua, canales de irrigación, cochas y madrevejas, jagueyes y cualquier tipo de humedal de agua dulce invadido por macrofitas emergentes y flotadoras; en estos lugares rana toro alcanza densidades poblacionales altas, que la convierten en el elemento herpetológico dominante de tales ecosistemas **Moyle** (1973).

En sus areales de distribución natural rana toro presenta una extraordinaria capacidad de acomodación térmica que la facultan para soportar las drásticas variaciones climáticas que se presentan en las zonas templadas del planeta y que le permiten sobrevivir a los rigurosos inviernos que ocurren en los estados más septentrionales de Norteamérica como *Nova Scotia*, donde la especie hiberna y los renacuajos retrasan el crecimiento y la diferenciación por espacio de varios meses e incluso años **Hedeon** (1975).

Esta extraordinaria plasticidad le permite vivir exitosamente en una gran variedad de hábitats acuáticos en regiones sometidas a una marcada estacionalidad hasta regiones subtropicales de los Estados Unidos, donde los inviernos no son tan rigurosos.

Sus límites de distribución altitudinal abarcan desde el nivel del mar hasta los 2.000 m, aún cuando **Hammerman** (1982) encontró poblaciones a 2743 msnm, en inmediaciones de fuentes de aguas termales en el Estado de Colorado. A pesar de esta amplia capacidad de tolerancia ambiental, rana toro prefiere vivir en regiones bajas con climas templados o cálidos, en áreas degradadas y no boscosas.

En su ambiente natural, los machos adultos de rana toro exhiben una marcada territorialidad durante la época reproductiva, la cual se extiende a través de toda la estación de verano. En este período los machos se con-

gregan en las charcas para formar coros de canto y atraer de esta manera a las hembras grávidas hasta su territorio donde se produce la oviposición **Emlen** (1968).

Se ha sugerido que este tipo de comportamiento es similar a los despliegues que realizan los machos de algunas especies de aves y mamíferos polígamos, en donde estos establecen territorios comunales de exhibición, hacia donde se mueven las hembras para aparearse con los machos que ocupen los mejores lugares dentro de la agregación o "lek" **Wiley** (1973).

Al parecer este sistema de apareamiento denominado "resource defense polygyny" (=defensa poligámica de un recurso) por **Emlen & Oring** (1977), se presenta en especies que poseen una prolongada estación reproductiva, ya que la maduración de las gónadas en los dos sexos ocurre asincrónicamente y la actividad reproductiva se mantiene durante un período largo de tiempo **Ryan** (1980). Este sistema resulta altamente efectivo en rana toro, donde se presenta una distribución temporal de las hembras grávidas, que determinan una intensa competencia entre los machos y en donde las probabilidades de encontrar y aparearse con una hembra receptiva son mínimas debido a la mayor proliferación de machos dentro de la población **Wells** (1977) y a la selección de la pareja por parte de las hembras.

**Emlen** (1968) ha sugerido que la organización social de rana toro podría estar influenciada por la densidad poblacional ya que con un drástico incremento en el número de machos, no sería energéticamente viable la defensa de territorios y ocurriría un cambio de comportamiento en estos, que los conduciría al establecimiento de jerarquías de dominancia. Al respecto, **Currie & Bellis** (1969), encontraron que las áreas de actividad o "Home Range" de rana toro fluctúan con la edad, el sexo, el tamaño de los individuos y las densidades poblacionales.

Las densidades poblacionales de rana toro varían geográfica y temporalmente, acorde con las oscilaciones climáticas regionales, que determinan el tamaño de las poblaciones en la mayor parte de las especies de anfibios, a nivel mundial. De igual forma en Norteamérica, las densidades poblacionales y la proporción de los diferentes grupos de edades dentro de la misma, varían según la presión comercial que se haya efectuada sobre estas. Así por ejemplo, en California donde la especie está sometida a una intensa presión de captura las densidades fluctúan entre 2,1 y 119 adultos por kilómetro **Treanor** (1975); en un humedal contiguo a la Universidad de Michigan, **Emlen** (1968) registró densidades de 40 individuos por acre y **Ryan** (1980) encontró en un

pequeño lago artificial protegido en New Jersey de 0.17 ha. 55 ranas adultas. Por su parte, **Currie & Bellis** (1969) hallaron 115 ranas toro en un lago de 1.000 pies de superficie en Ontario, Canadá.

Aun cuando estos resultados indican que rana toro constituye un elemento dominante en los ambientes acuáticos, de carácter léntico y permanente en los Estados Unidos, su estabilidad y permanencia en algunos Estados es crítico, por cuanto sus poblaciones han sido bruscamente reducidas durante los últimos años por efecto de la captura comercial de individuos y la degradación y contaminación de los hábitats **Bury & Whelan** (1984).

Un aspecto clave dentro de la historia natural de rana toro es el que se relaciona con su dieta y comportamiento alimenticio, ya que esta especie puede consumir presas acuáticas, terrestres o voladoras con igual éxito y, ataca y devora cualquier animal que le quepa en la boca, incluyendo miembros de su propia especie, **Treanor & Nichola** (1972). La estrategia de forrajeo (= esfuerzo de caza) de los individuos postmetamórficos consiste en atrapar al acecho (sit and wait) cualquier presa que se ponga a su alcance **Bury & Whelan**, (1984).

Rana toro preda sobre una gran variedad de vertebrados e invertebrados y sus preferencias alimenticias varían con la edad y el estado de desarrollo de los individuos, así mientras los renacuajos de esta especie consumen una gran cantidad de plancton compuesto de algas, bacterias y detritus **Thrall** (1972) y actúan como consumidores primarios; los postmetamórficos se comportan como consumidores secundarios y se alimentan de una amplia gama de invertebrados, en su mayor parte crustáceos e insectos, **Bruneau & Magnin** (1980). Sin embargo, esta especie es conocida por su extraordinaria habilidad para capturar pequeños vertebrados, entre los que se cuentan grupos tan variados como peces, anfibios, neonatos de tortugas, caimanes y babillas, topos, musarañas, ratones, murciélagos, serpientes y aves **Bury & Whelan** (1984).

En los Estados Unidos el principal alimento de rana toro lo constituyen los camarones (crayfish) seguido por insectos, anfibios, reptiles, mamíferos, una miscelánea de invertebrados y peces **Korschgen & Baskett** (1963). Como cualquier otro predador oportunista *Rana catesbeiana*, puede llegar a consumir grandes volúmenes de una presa determinada, si esta es abundante en el medio, razón por la cual se considera como una amenaza para la acuicultura.

**Steward & Sandison** (1972), encontraron que en un hábitat natural donde coexistían tres especies del género

*Rana*, sólo la rana toro predaba sobre las otras especies congénicas y estas conformaban la mayor parte de sus contenidos estomacales. Posteriormente, **McAlpine & Dilworth** (1989), hallaron que las ranas pequeñas constituyen la presa más numerosa en la dieta de rana toro. **Werner et al.** (1995), demostraron que los postmetamórficos de rana toro consumían una mayor cantidad de presas acuáticas, que otra especie congénica simpátrica (*Rana clamitans*) que habita sobre las márgenes y riberas de los estanques. Sin embargo, **Hayes & Jennings** (1986), argumentaron que la declinación de varias especies de anfibios en los lugares de los Estados Unidos donde ha sido introducida, no puede atribuírsele a efectos de competencia o predación por parte de rana toro, puesto que el inferir los efectos de ésta, a partir de los análisis estomacales es una evidencia muy pobre, por cuanto el número de presas consumidas por un predador, en particular, posee muy poco significado si no se aportan datos históricos sobre el tamaño poblacional de las presas potenciales.

#### Origen y diseminación mundial de rana toro

El sapo comestible conocido popularmente como rana toro o bullfrog *Rana catesbeiana*, es una especie de origen Neártico, cuya distribución natural abarca varios estados en la región Este de los Estados Unidos, desde donde ha sido objeto de múltiples trasplantes, a nivel nacional e internacional, con el propósito de suplir la demanda de animales de laboratorio, carne, pieles y otros subproductos valiosos en los mercados mundiales.

A finales del siglo XIX, rana toro fue movilizada desde sus areales naturales de distribución hacia California, Arizona y otros lugares en el oeste de los Estados Unidos con el objeto de proveer carne para los colonos y ejemplares para la enseñanza de las ciencias biológicas. En la actualidad esta especie se ha diseminado en 6 Estados de la Unión (Arizona, California, Colorado, Hawaii, Oregon y Puerto Rico) y ha ampliado ostensiblemente sus densidades poblacionales y rango de distribución geográfica en otros lugares como Iowa y Minnesota, donde era, hasta hace poco tiempo muy escasa.

Dentro del continente americano rana toro ha sido objeto de introducciones exitosas en la Columbia Británica del Canadá, hacia donde fueron llevadas varios centenares de individuos hace aproximadamente 120 años, Brasil que importó en 1.935 cientos de parentales de los Estados Unidos, para fomentar programas de crianza en cautiverio, la cual constituye actualmente una industria muy prospera con más de 100.000 hectáreas dedicadas a la ranicultura. Perú, Guyana, Jamaica, Argentina y Colombia donde se han detectado poblaciones asilvestradas en expansión.

De igual forma, rana toro fue importada a gran escala en varios países europeos como Bélgica, Alemania, Inglaterra y Holanda, que mantienen un comercio muy activo de mascotas y se establecieron granjas de crianza en el Rfo Po en Italia, la Sierra da Gata en la frontera de Portugal y España y en la Riviera Francesa. Por otra parte, la especie es objeto de cria intensiva para fines comerciales en varios países asiáticos como Taiwan, Singapore, e Indonesia. Poblaciones adventicias de la especie se han registrado de Tadjikistan en Dushnabe y el Rfo Dushnabinka en Rusia, Israel, Sri Lanka y Japón. En Africa el único lugar donde ha sido registrada es en Namibia, en el sur occidente del continente.

Como resultado de las importaciones deliberadas, el comercio de mascotas y el establecimiento de granjas comerciales a nivel mundial, rana toro posee en la actualidad poblaciones densas y consolidadas en no menos de 14 países, por fuera de sus límites naturales de distribución, que abarcan 4 de los 5 continentes del planeta.

#### Problemas ecológicos generados por la introducción de rana toro

Rana toro es conocida, a nivel mundial, por su extraordinaria capacidad adaptativa, su rápido crecimiento y enorme poder de conversión alimenticia, que puede llegar a ser hasta 35 veces más eficiente que en cualquier organismo endotérmico, cualidades que la hicieron muy popular dentro de los cultivadores de ranas con fines comerciales y ha sido uno de los motivos de su rápida propagación a nivel mundial. Desafortunadamente, esta especie fuera de su hábitat natural a llegado a convertirse en una verdadera plaga por los siguientes factores:

a. Su elevada capacidad reproductiva, pues la madurez sexual se alcanza, en climas tropicales, alrededor de los 6 meses de edad y por el tamaño de su postura que puede alcanzar los 70.000 huevos (J.D. Lynch, *Verbatim*), lo cual duplica el máximo número de postura conocido para cualquier anuro colombiano.

b. Su gran tolerancia ecológica, ya que en su hábitat natural, vive en ambientes tan variados que abarca desde Nueva Escocia en Canadá (áreas de bosques caducifolios de zonas templadas sujetos a drásticos inviernos), hasta el extremo sur de la península de la Florida, donde predominan climas subtropicales; por el oeste hasta la cuenca del Río Grande o Río Bravo del-norte y la planicie costera del estado de Tamaulipas en el norte de México, lo cual permite vaticinar que esta especie puede llegar a establecerse en Colombia, desde el nivel del mar, hasta

elevaciones incluso superiores a los 2.000msnm, en áreas con climas húmedos o muy húmedos.

c. En las condiciones climáticas de Colombia, cabe esperar que la reproducción se realice con varias posturas dentro del año y que el único factor limitante sea ausencia temporal de charcas para el desove en épocas secas, pues tolera incluso al igual que otra especie propia de Filipinas, condiciones de agua salobre, lo cual potencialmente implica que ésta plaga pueda alcanzar una dispersión en poco tiempo dentro de límites alarmantemente imprevisibles.

d. En cuanto a su dieta alimenticia, factor altamente crítico que la convierten en plaga, es de anotar que los individuos postmetamórficos consumen además de invertebrados, una gama amplia de vertebrados acuáticos y terrestres que incluyen tanto mamíferos pequeños (ratones, murciélagos, etc.), aves acuáticas, peces, culebras, tortugas pequeñas, salamandras, neonatos de caimanes y babillas, como se comprobó por estudios realizados por INDERENA en estricto confinamiento, así como lagartos y una elevada proporción de anfibios anuros (de los cuales Colombia cuenta con la mayor diversidad a nivel mundial); aparte del desequilibrio que las larvas de esta especie tan resistente, precoz y agresiva pueden provocar en los sistemas hídricos lénticos, afectando así la disponibilidad de alimentos para los peces pequeños, larvas de anfibios nativos, etc., así como la estructura de las poblaciones de invertebrados acuáticos, ya que los adultos devoran un gran número de camarones, cangrejos y crustáceos en general **Moyle (1973)**.

e. Por los efectos colaterales asociados con la introducción de enfermedades infectocontagiosas y la competencia con vertebrados que ocupen nichos similares. En este sentido merece resaltarse que rana toro es un portador sano de varios tipos de virus como el FEV (=Frog Erythrocytic Virus) que puede afectar a un 62% de las ranas inmaduras, en tanto que los adultos son resistentes a la infección, **Gruia-Gray & Desser (1992)**.

Los efectos ambientales producidos por rana toro han sido bien estudiados en los Estados Unidos, donde la especie fue trasplantada hacia varios estados del oeste en el siglo pasado, donde se la responsabiliza por la reducción de las poblaciones de *Rana onca* en Nevada, el desplazamiento de *Rana aurora* y la desaparición de las poblaciones de *Rana boylei* en las estribaciones de la Sierra Nevada de California **Moyle (1973)**, **Cohen (1975)**. El establecimiento de rana toro en áreas prístinas de California, ha coincidido con la desaparición de otras especies de ranas; los renacuajos de rana toro tienen un

gran impacto sobre las larvas de *Rana boylei*, ya que reducen en un 48% sus probabilidades de supervivencia, además las comunidades de algas bentónicas y macroinvertebrados fueron alteradas significativamente ante la presencia de renacuajos de rana toro **Kupferberg** (1993).

**Olson** (1995), demostró que rana toro es la responsable del exterminio de *Rana aurora* y *Rana pretiosa* en una gran parte del Pacífico noroccidental de los Estados Unidos. Además, **Hammerson** (1982) considera que la desaparición de *R. pipiens* y *R. aurora*, en una vasta zona del oriente de Colorado se debe a la competencia y predación por parte de rana toro. En Oregon, rana toro es la responsable de la declinación de *Hyla regilla* **Jameson** (1956). **Werner et al.** (1995) encontraron que ranas juveniles de la rana verde (*R. clamitans*) fueron las presas principales de los adultos de rana toro en Michigan.

En los Estados Unidos se considera a rana toro como la causa primaria de la declinación de las siguientes especies de anuros autóctonos del oeste norteamericano: *Rana aurora aurora*, *R. a. draytonii*, *R. boylei*, *R. blairi*, *R. cascadae*, *R. chiricahuensis*, *R. muscosa*, *R. onca*, *R. pipiens*, *R. pretiosa*, *R. tarahumarae*, *R. yavapaiensis*, **Hayes & Jennings** (1986).

En la actualidad y ante los múltiples registros sobre la rápida declinación de un gran número de especies de anfibios a nivel mundial, algunos de los cuales parecen ser atribuibles a la introducción de especies exóticas como rana toro, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza UICN, constituyó un grupo de especialistas para definir mecanismos de control orientados a reducir el tamaño de las poblaciones de las especies plagas o invasoras; grupo que estudia, en la actualidad, la problemática generada por la diseminación de especies exóticas a nivel global y que se considera como una de las amenazas más graves para la conservación de la biodiversidad.

### El status de rana toro en Colombia

**Metodología de acopio de la información:** El presente manuscrito intenta resumir la mayor parte de la información conocida hasta el momento en el país, relacionada con la introducción de rana toro (*Rana catesbeiana*), la cual incluye diversas fuentes representadas por informes de comisión de funcionarios del INDERENA y la CVC, conceptos formulados por la Academia Colombiana de Ciencias, el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, el análisis de los estudios de factibilidad técnica de crianza

de esta especie realizados por funcionarios del SENA en la ciudad de Buga y los resultados del estudio de impacto ambiental ejecutado por INDERENA en la Estación Biológica de San Marcos, en el Departamento de Sucre.

El eje central del informe está conformado por los resultados obtenidos durante una salida de 14 días de duración, realizada entre el 7 y el 20 de enero de 1997 a la Reserva de Sonso, en el Departamento del Valle, efectuada con el objeto de copiar información básica sobre el status poblacional de la especie en el alto Río Cauca, identificar las áreas geográficas contagiadas y evaluar los posibles impactos que la especie puede estar generando sobre la fauna silvestre.

La densidad y el tamaño poblacional alcanzado por rana toro en el área se derivó de varios transectos longitudinales realizados durante un período de doce días efectivos de muestreo, a través de 5 hábitats potenciales, localizados sobre la margen sur-occidental de la Laguna de Sonso. En cada unidad de muestreo se efectuaron dos recorridos diarios, durante un período mínimo de 5 días y con un esfuerzo diario de 5 horas/hombre, a fin de contabilizar todos los individuos postmetamórficos y evaluar la composición y estructura de la población. Los ejemplares fueron capturados con la ayuda de rifles de aire comprimido y colocados en una hielera con hipoclorito de sodio y sal común, donde permanecieron hasta el día siguiente para ser pesados, medidos y formolizados.

En razón a las limitaciones de tiempo y a la dificultad de atrapar manualmente los individuos postmetamórficos de rana toro, se optó por utilizar el modelo de la remoción de ejemplares descrito por **White et al.** (1982) y **Hayek in Heyer et al.** (1994) para establecer el tamaño poblacional. En este modelo se asume que la población es cerrada y que cada individuo tiene una probabilidad constante e igual de ser capturado en todos los sucesos de remoción de individuos.

Este modelo tiene sólo 2 parámetros: el tamaño de la población (N) y la probabilidad de captura (p). Los datos necesarios para estimar entonces el tamaño poblacional son el número de capturas en cada período de tiempo (t) de muestreo, que se pueden representar como  $u_1, \dots, u_t$ . Si  $(u_j)$ ,  $j=1, \dots, t$  representa el número (promedio) de capturas en la ocasión  $j$ , entonces el modelo de esfuerzo constante de remoción para  $(u_j)$  esta dado por el desarrollo de la ecuación:

$$(u_j) = N (1-p)^{j-1} p, j = 1, \dots, t.$$

Así,  $(u_1) = Np$  para la ocasión 1;  $(u_2) = N(1-p)$  para la ocasión 2; y  $(u_t) = N(1-p)^{t-1}p$  para el muestreo final.

Con el fin de contrastar la información obtenida por el método de remoción y en virtud del comportamiento huido manifestado por la especie durante la realización de los muestreos consecutivos (aversión al trapeo), se optó por realizar el conteo de todos los individuos observados durante los transectos, adicionando el número de "chapoteos", producidos por las ranas no detectadas, en el momento de lanzarse al agua, los cuales se realizaron en todos los hábitats muestreados, de manera previa a la remoción de los ejemplares.

De igual forma, para estimar el tamaño de las poblaciones de rana toro, se utilizaron otros tipos de métodos descritos en Rodríguez-Tarres (1987), que se basan en las tasas de captura de individuos y que incluyen el registro de la suma de las capturas diarias, el número acumulado de capturas y la probabilidad de captura.

La selección de las unidades de muestreo fue realizada de manera *a posteriori*, al reconocimiento previo de una extensa zona ubicada sobre el margen occidental de la reserva de Sonso, tomando en consideración la existencia de diferentes grados de cobertura vegetal terrestre y acuática, la presencia de masas de aguas de carácter temporal o permanente y su fácil accesibilidad.

Bajo estos criterios se reconocieron 5 hábitats diferentes que corresponden, a grandes rasgos a:

1. Margen lagunar, localizado dentro del predio de la CVC y actual emplazamiento de la draga (sobre el costado noroccidental de la laguna), la cual delimita un canal de aproximadamente 70m de longitud, 4-5m de anchura y 2m de profundidad, el cual permanece cubierto por vegetación flotante, pero que mantiene un espejo de agua libre, que fluctúa diariamente entre el 50-70%. Sobre la orilla norte del canal crecen de manera densa, gramíneas y ciperáceas, que alcanzan una altura de 1 m, en tanto que la margen sur se encuentra cubierta por pastos rasantes, muy poco abigarrados.

2. Pequeño estanque, de aguas permanentes, de 2 x 3 m y 0.5 m de profundidad, ubicado en la finca Managua, el cual recibe las aguas servidas de la casa de la finca y se encuentra bastante retirado de las orillas de la Laguna o cualquier otro tipo de fuente permanente de aguas naturales. Este estanque carece de vegetación acuática y se encuentra bordeado por pastizales bajos y algunas matas de plátano, en las orillas se amontonan guadas y troncos, donde suelen esconderse las ranas durante el día.

3. Pequeña laguna o "jaguey", formado en una depresión circular de un potrero, que mide cerca de 60 m de diámetro y 1 m de profundidad, se encuentra invadido en su mayor parte por vegetación flotante constituida por buchón (*Eichornia crassipes*) y lechuga de agua y algunas macrofitas emergentes. En las orillas crecen de manera compacta pastos, ciperáceas, juncos (*Typha angustifolia*), zarzas (*Mimosa*), para (*Panicum purpurascens*), altamisa (*Ambrosia*) y otras hierbas de bajo porte. El fondo del "jaguey" es limoso.

4. Canal de riego de un cultivo de sorgo en la finca Bello Horizonte. Con una longitud aproximada de 200 m de longitud, 3 m de anchura y 2 m de profundidad, de paredes casi verticales y cubiertas por pastos cortos. Casi en una tercera parte de su extensión, se encuentra libre de vegetación acuática, en tanto que en los 2/3 restantes se observan abundantes macrofitas emergentes, pastos y algunos juncos, la vegetación flotante y la *Elodea* es en general escasa. El canal se encuentra ubicado al lado de un terraplén de 4 m de anchura, habilitado como carretable.

5. Canal de riego de un cultivo de sorgo y ajonjolí localizado dentro del predio La Rochela, el cual posee una extensión de 300 m de longitud, 3 m de anchura y 1.5 m de profundidad. Se encuentra invadido casi por completo por vegetación flotante y emergente y posee una apreciable cantidad de macrofitas acuáticas (*Eleocharis*). Sobre los taludes del mismo crecen densos tapetes de hierbas y matorrales bajos entremezclados, que no sobrepasan los 80 cm de altura.

Con excepción del pequeño estanque ubicado en la Finca Managua, los demás cuerpos de agua se encuentran localizados dentro del área de desborde de la Laguna de Sonso o, como se constató personalmente, se encuentran sometidos a la influencia directa del mismo, ya que con el inicio de la temporada de lluvias, comenzó a subir el nivel de las aguas.

Los ejemplares capturados fueron pesados con una balanza Ohaus de 1 g de aproximación y medidos con un calibrador de 0.1 mm de precisión. Las dimensiones corporales consignadas en fresco, fueron la longitud rostro-cloacal, medida como la distancia en línea recta desde el extremo del rostro hasta la cloaca, la longitud y anchura cefálica, esta última tomada en la parte más ancha de la cabeza (por lo regular a nivel del *rictus* mandibular), la longitud femoral, el diámetro del tímpano (medidos medialmente entre los bordes internos del anillo timpánico), el diámetro del ojo (tomado como la distancia máxima entre la órbita, con el ojo abierto).

La condición reproductiva se determinó mediante la disección de las gónadas y la manifestación externa de algunos caracteres sexuales secundarios como el mayor desarrollo del tímpano y la presencia de hendiduras vocales, propias de los machos adultos. De igual forma se tuvo en cuenta el tamaño y el peso de las gónadas, considerándose como machos sexualmente activos a individuos con índices gonadosómicos, **Magwey & Wright (1970)** superiores a  $115E^{-5}$ , testículos relativamente grandes (con una longitud igual o superior a 5.0 mm) y de color amarillo intenso, garganta amarilla.

La presencia de huevos polarizados de color negro y/o folículos en desarrollo y oviductos gruesos y bien circunvolucionados, fueron tomados como criterios para separar las hembras adultas, de los individuos inmaduros que poseen oviductos muy delgados, rectos y sin evidencia de actividad vitelogénica.

Se disectó el tracto reproductivo de machos y hembras y se obtuvieron los pesos individuales de cada uno de los cuerpos grasos, las gónadas y el oviducto derecho, empleando una balanza microanalítica, marca Mettler AJ,150 de 0.0001 g de precisión. Para cada una de las hembras adultas y sexualmente activas, se determinó el tamaño de la postura, mediante el conteo individual y el pesaje de un número significativo de huevos tomados de los ovarios (cerca de 2.500 huevos por postura) y su extrapolación del peso total alcanzado por los ovarios.

Los análisis de dietas se realizaron sobre una muestra de 60 individuos, a los cuales se les examinó el contenido estomacal y el contenido de la ampolla rectal, de acuerdo con la metodología sugerida por **Schoener (1989)**, **Evans & Lampo (1996)** y **Werner et al. (1995)**. Los items alimenticios fueron clasificados por taxon (usualmente al nivel de familia) y estadio de vida.

Para la mayoría de los *items* alimenticios se determinó el volumen de la presa, utilizando la longitud y el ancho de la misma y su transformación a el volumen de una esfera:

$$V = 4/3 \pi (l/2 + a/2)^3 / 2$$

donde V es el volumen, l la longitud y a el ancho de la presa **Gomdin & Sohmer (1959)**. La amplitud del nicho fue medida por el método sugerido por **Levins (1968)** y modificada por **Colwell & Futuyma (1971)** y **Pianka (1975)**:

$$B = 1 / \sum_{j=1}^n p_{ij}^2,$$

donde  $p_{ij}$  es la proporción de individuos de la especie i asociados con el recurso j (*item* alimenticio) y el índice

de **Simpson (1949)** como medida de la amplitud de nicho y resulta más sensible a la concentración dominante de unos pocos *items* alimenticios, el cual fue corregido para ajustarlo a una muestra de tamaño finito, acorde a lo sugerido por **Pielou (1977)**:

$$D' = 1 - \sum_{i=1}^n n_i(n_i - 1) / N(N - 1)$$

donde N, es el número total de individuos en la muestra,  $n_i$  el número de presas por especie (*item* alimenticio) en la dieta y el índice de **Krebs (1989)**,

$$J! = H! / \log n,$$

donde n es el número total de recursos (*item* alimenticio en la dieta); y los valores de J! varían de 0-1, como medidas de la mínima y máxima diversidad.

Se calculó el grado de solapamiento del nicho (Niche Overlap) para cada grupo de parejas, resultante de la combinación de los grupos de tamaños y sexos de rana toro, mediante la fórmula propuesta por **Colwell & Futuyma (1971)**:

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} (p_{ij} + p_{jh}),$$

donde, C representa la cantidad de recursos compartidos entre las especies (grupos) i y h,  $p_{ij}$  es la proporción de individuos de la especie i asociada con el recurso j, y h corresponde a la segunda especie comparada.

De igual manera se calcularon los coeficientes de **Whittaker (1970)** para comparar el grado de semejanza entre los *items* alimenticios consumidos por cada uno de los grupos de edades de *Rana catesbeiana* y el cual se expresa como:

$$CC = S_{ab} / (S_a + S_b - S_{ab}),$$

donde  $S_{ab}$  es el número de especies compartidas por las muestras A y B,  $S_a$  es el número total de especies presentes en la muestra A, y  $S_b$  es el número total de especies en la muestra B.

#### Distribución geográfica y fechas de introducción de *Rana catesbeiana* a Colombia

Desde su arribo a la granja Montelindo en la vereda de Santaguada, municipio de Palestina, en el Departamento de Caldas, en septiembre de 1986, rana toro ha sido objeto de múltiples traslados intencionales hacia diferentes regiones del país, con el propósito de establecer zoocriaderos comerciales y ejecutar inicialmente los estudios de factibilidad técnica de crianza y evaluación de impacto ambiental, por parte del SENA y del INDERENA. Sobre este particular merece comentarse que el día 14 de julio

de 1989, llegaron al Centro Agropecuario del SENA en la ciudad de Buga, Departamento del Valle, aproximadamente 444 individuos postmetamórficos y cerca de 1.000 renacuajos de rana toro, procedentes de la Estación Piscícola de la Universidad de Caldas.

De este lote de ejemplares, 66 correspondían a reproductores con un peso promedio de 350 g, discriminados en 24 hembras y 42 machos y los otros 378 postmetamórficos eran inmaduros con pesos que fluctuaban entre 10 y 150 g., Orjuela & Carvajal (1990). La mitad de estos individuos (larvas y postmetamórficos), fueron trasladados el 4 de abril de 1990 por el INDERENA, a la Estación Biológica Experimental de San Marcos, en el Departamento de Sucre, para iniciar los estudios de impacto ambiental.

Una vez concluyeron los estudios realizados por el SENA en octubre de 1990, se abandonaron las instalaciones y no es muy claro el destino dado a los individuos de rana toro que se mantenían en confinamiento, al parecer las larvas e inmaduros fueron sacrificados, pero un porcentaje significativo de individuos adultos fueron retirados de las instalaciones y una parte de ellos se destinaron a una prueba de palatabilidad realizada en el Hotel Guadalajara de la ciudad de Cali. Hacia finales de junio de 1993 y ante la aparición de individuos asilvestrados de rana toro en el Alto de Chinauta en el Departamento de Cundinamarca, INDERENA, decidió realizar comisiones de monitoreo en zonas aledañas a los municipios de Buga y Tulúa, en el Departamento del Valle, a fin de verificar la existencia de posibles focos de contagio en los alrededores de la Laguna de Sonso, los cuales arrojaron resultados negativos.

Es de anotar que aun cuando los monitoreos realizados en el año de 1993 en la Reserva de Sonso, contaron con la participación de personal de la CVC, biólogos de la Universidad del Valle y experimentados herpetólogos como los Doctores John D. Lynch y Fernando Castro, no fue posible constatar la existencia de poblaciones asilvestradas de *Rana catesbeiana* en el Alto Cauca. Los primeros registros fueron obtenidos por el Doctor Joaquín Romero, funcionario del grupo de Vida Silvestre de la CVC, el 14 de abril de 1994, quién remitió a UNIFEM una hembra adulta de 381,9 g de peso, capturada en el predio La Florentina, corregimiento de Media Canoa, municipio de Yotoco, Valle, a una distancia de 10 km de las instalaciones del SENA de la ciudad de Buga. De igual forma este funcionario registró la presencia de la especie en la Hacienda La Fortaleza y la Laguna de Chiquique, en inmediaciones de la Laguna de Sonso.

En la actualidad rana toro posee poblaciones densas y consolidadas en el alto Cauca, gracias a la gran oferta de hábitat existente, conformada por el complejo de humedales de la Reserva de Sonso, la red de canales de irrigación para los cultivos de caña y sorgo y los numerosos reservorios de agua artificiales donde se cultivan peces. Al parecer estos factores han incidido favorablemente para la rápida dispersión de la especie en el área, ya que como se comprobó personalmente, rana toro invade de manera inmediata las áreas inundadas por efecto de las crecientes del Río Cauca y es posible que su desplazamiento a lo largo del mismo haya sido facilitado por la continua movilización de vegetación flotante desde el complejo de ciénagas.

El otro foco de contaminación localizado en el Alto de Chinauta, Departamento de Cundinamarca, fue detectado en Junio de 1993, cuando la especie se encontraba restringida a la región enmarcada por las cuencas de los ríos Chocho en el occidente y Cuja en el oriente y el Río Sumapaz por el sur y las Planicies de la Vereda La Jabonera en el municipio de Fusagasugá y Silvania como su límite más norte. De acuerdo con informaciones suministradas por los habitantes de la región, la rana fue introducida hacia 1989-1990, procedente de Caldas, donde al parecer se ofrecieron cursos de capacitación para el fomento de la especie en la zona cafetera del país.

La distribución vertical de *Rana catesbeiana* en Cundinamarca abarca desde los 400 hasta los 1700 msnm y en la actualidad se tiene conocimiento de su dispersión hacia áreas aledañas localizadas en los municipios de Nilo, Arbeláez, Pandi, Icononzo y Melgar en los Departamentos de Cundinamarca y Tolima.

Si se asume que las poblaciones adventicias de rana toro en Colombia, proceden de individuos escapados al medio a partir de los lugares originales donde fueron mantenidos en confinamiento, deberán iniciarse, lo más pronto posible, monitoreos en los alrededores de Santaguada y Villamaría en el Departamento de Caldas, el municipio de Zambrano en el Departamento de Sucre y en el municipio de Sabanagrande en el Departamento del Atlántico, donde recientemente se informó sobre la posible presencia de la especie.

Ahora bien, existen rumores no confirmados sobre la introducción de algunos padrotes de rana toro en la década de 1970, mucho antes de la importación de los ejemplares por parte de CORPOCALDAS, que habrían llegado a los departamentos de Antioquia y Amazonas, con el propósito de establecer ranarios comerciales y tal vez tengan alguna relación con la existencia de una Asocia-

ción de Ranicultores de Antioquia y las esporádicas ofertas de "Ancas de Rana", que suelen aparecer de vez en cuando en los grandes periódicos.

### Tamaños y densidades de las poblaciones asilvestradas de rana toro en Colombia

Los estimativos realizados para determinar los tamaños poblacionales de *Rana catesbeiana*, en los diferentes hábitats detectados en la Reserva de Sonso, en el Valle del Cauca, se basaron en las tasas de captura de individuos y su remoción en cada uno de estos, los cuales muestran diferentes niveles de precisión y confianza, dependiendo del tamaño de la muestra y el esfuerzo de captura.

En la Fig. 1, se muestran los resultados obtenidos al graficar el número de capturas diarias contra el número total capturado previamente en el margen de la Laguna, sobre una superficie aproximada de 70 m de longitud (0.86 ranas por m<sup>2</sup>). Este método que se basa en la disminución de las capturas con relación al número de muestreos, descansa en la tasa de declinación DeLury (1951), a medida que se incrementa el número de extracción de individuos de la población. Este estimativo indica que en el sector de ubicación de la draga se calcularon un total de 60 individuos, con un error standard= 0.7637 y un intervalo de confianza igual 58-62 individuos. Sin embargo, se considera que este valor puede mostrar un sesgo considerable, con relación a los valores reales, por cuanto algunas de las restricciones del método pudieron ser violadas, esto es que todos los individuos tengan la misma probabilidad de ser capturados y que durante el transcurso del muestreo no se presentaran fenómenos de migración desde y hacia las zonas periféricas.

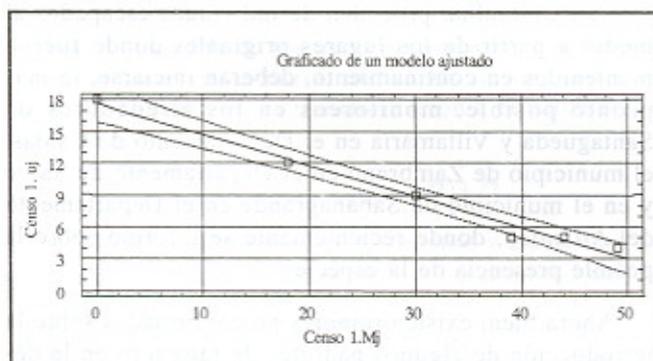


Figura 1. Estimativo del tamaño poblacional de rana toro, para los canales de riego, calculado según el número acumulado de capturas. ( $U_j=17.62-0.293 * M_j$ ,  $r=0.992$ ). La línea sólida representa el ajuste de la regresión, en tanto que la línea interna representa la banda de confianza para la estimación y la externa la banda de confianza para la predicción, ambas al 95%.

El número de ejemplares, calculado por el mismo método, para los dos canales de riego y el pequeño estanque aislado en un pastizal, indican poblaciones estimadas en 90 y 23 ejemplares, respectivamente, es decir, densidades promedio de 0.45 ranas por m<sup>2</sup> de superficie para el canal de riego de la Finca Bello Horizonte, 0.3 individuos por m<sup>2</sup> en el canal de riego de la Finca La Rochela y 3.83 ranas por m<sup>2</sup> para el estanque de la finca Managua. Cabe advertir, que los muestreos realizados en estos sectores fueron más eficientes en cuanto al avistamiento y captura de ejemplares, dada la facilidad de acceso y la mayor visibilidad, que permitieron en algunos casos la remoción de la totalidad de los individuos, como en el caso del estanque de la Finca Managua.

Estas diferentes densidades poblacionales, tal vez se relacionen con la calidad y estructura de cada uno de los hábitats requerido por cada uno de los grupos de edades de rana toro, por cuanto, en el estanque que presentó el mayor número de ejemplares por metro de superficie (3.83), se removieron básicamente individuos inmaduros con una longitud rostro-cloacal y un peso promedio de 86mm y 70 g, respectivamente, en tanto que en los canales se removieron adultos, concentrados en los sectores cubiertos por abundante vegetación acuática y marginal.

En la Tabla 1, se presentan los resultados obtenidos en el transcurso de las sucesivas ocasiones de remoción de individuos ( $U_i$ ), para cada uno de los ambientes muestreados (réplicas) y en donde se consignan además los valores estimados para las poblaciones y sus límites de confianza, de acuerdo al método de remoción. Estos resultados ajustan un poco más los valores obtenidos previamente, aún cuando no son significativamente diferentes entre sí.

Las densidades de población para rana toro, en el Valle del Cauca, se enmarcan dentro de los valores registrados por otros investigadores en Norteamérica como Currie & Bellis (1969), que encontraron 0.9 y 1.3 ranas por m<sup>2</sup>, en un lago, en Ontario, Canada; y a las 0.5 ranas por m<sup>2</sup> encontradas, en julio de 1993, en el Alto de Chinauta en el Departamento de Cundinamarca.

### Tipos de hábitats preferidos

Hasta el momento rana toro ha sido detectada en Colombia, ocupando múltiples ambientes acuáticos de carácter lótico y léntico que incluyen: ciénagas, lagunas, ríos, quebradas, caños, aljibes, reservorios de agua, estanques piscícolas, áreas temporales de inundación o zonas de desborde de grandes ríos, "madreviejas" y hasta pozos de aguas negras, en regiones con climas templados y cálidos.

**Tabla 1.** Resultados de 4 replicaciones independientes, realizados con 4 y 6 oportunidades de remoción de individuos, con una probabilidad constante de captura de ejemplares de rana toro en el Valle del Cauca

Replica *1	U1	(U1)	U2	(U2)	U3	(U3)	U4	(U4)	U5	(U5)	U6	(U6)	p	$[U_j - (U_j)]^2 / (U_j)$	N	95% límites Intervalo Confianza
1	18	17.98	12	12.76	9	9.06	5	6.43	5	4.57	4	3.24	0.293	0.584	62	0.95 < p < 0.975
2	16	15.93	14	13.11	9	10.79	8	8.88	9	7.31	6	6.01	0.177	0.835	90	0.9 < p < 0.95
3	9	9.2	6	5.52	4	3.31	1	1.98	0	0	0	0	0.4	0.68	23	0.5 < p < 0.75
4	21	18.9	13	14.93	13	11.79	9	9.32	8	5.81	6	5.81	0.21	1.44	90	0.75 < p < 0.9

Las réplicas corresponden, en su orden, a cada uno de los ambientes muestreados así: 1= borde lagunar, 2 = estanque, 3 = jagüey, 4 = canales de riego

Por lo regular rana toro, prefiere los hábitats riparios abiertos, libres de vegetación arbórea, que posean abundante vegetación acuática y herbácea sobre sus márgenes. Muestreos intensivos realizados en los alrededores del municipio de Arbeláez, en el Departamento de Cundinamarca, en una quebrada de montaña, afluente del Río Cuja, tributario a su vez del Río Sumapaz, bordeada de cafetales y grandes árboles como guacimos y alcaparros, etc., indican que la especie prefiere vivir en los remansos y sitios abiertos en la parte inferior de la cuenca y en especial, en los grandes reservorios de agua que surten de agua a las fincas en la época de verano.

En el Alto Río Cauca, en inmediaciones de la Laguna de Sonso, se observó una mayor cantidad de individuos postmetamórficos en los canales de irrigación periféricos a la reserva, que poseían niveles de agua, superiores a medio metro de profundidad y que presentaban, por lo regular, abundante vegetación acuática flotante, así como emergente y un estrato de vegetación herbácea y arbustiva densa y de bajo porte en la zona marginal, al igual que un espejo de agua mínimo para poder sumergirse (Fig. 2). Conteos nocturnos de individuos, realizados en canales con



**Figura 2.** Canal de riego ubicado en el predio La Rochela, Laguna de Sonso, Valle. Rana toro abunda en los sectores con densa vegetación acuática y marginal como la que se observa al frente

niveles mínimos de agua y sin vegetación acuática, revelaron densidades medias de 0.1 individuos por m<sup>2</sup>, en tanto que sectores con una mayor complejidad estructural de la vegetación acuática y arbustiva presentaron densidades que fluctuaron entre 0.5 a 1 adulto por m<sup>2</sup>.

Al parecer este tipo de hábitat ofrece excelentes ventajas para el asentamiento de la especie por cuanto brinda, durante el día, microambientes de elevada humedad que reducen la pérdida de agua de los animales, durante las horas más calurosas y proporciona abundantes lugares de resguardo contra los predadores, dado que cuando una rana toro, se siente amenazada, su primera reacción de escape consiste en lanzarse al agua y esconderse dentro de la vegetación acuática.

Un examen minucioso de las riberas de los canales permitió detectar pequeñas sendas o caminos habituales de desplazamiento de las ranas hacia y fuera del agua, al igual que sitios de "caza" o descanso de las ranas fuera del agua y que semejan "nidos" de aguaitacaminos (Aves: Caprimulgidae), en la base de las macuollas de la vegetación herbácea. En algunas zonas de la Laguna, completamente invadidas por buchón y lechuga de agua y otras macrofitas acuáticas, sometidas al pastoreo de el ganado, las ranas que fueron observadas forrajeando en la orilla, buscaron refugio saltando entre la vegetación flotante hasta que encontraron pequeños pozos, libres de vegetación, surgidos como consecuencia del pastoreo del ganado.

### Análisis de la dieta

El examen de los contenidos estomacales de 63 individuos, incluidos juveniles, subadultos y adultos de ambos sexos, muestra que *Rana catesbeiana* es un activo predador de organismos terrestres y acuáticos, de actividad diurna o nocturna (Fig. 3). Tan sólo el 5% de los ejemplares examinados presentaron el tracto digestivo vacío y no fueron considerados en los análisis, en tanto que la mayor parte de ellos contenían entre 2 y 10 tipos de presas diferentes (*prey items*), con un promedio de 4,35 categoría de presas distintas por estómago.

Sólo dos ejemplares se encontraron parasitados por nemátodos, los cuales se encontraban alojados en el mesenterio intestinal, a nivel de la región pilórica. Resulta por demás sorprendente los reducidos niveles de parasitación detectados, por cuanto se esperaba que al menos, el grupo obtenido en los cuerpos de aguas contaminadas con residuos orgánicos y que presentó la mayor densidad, se encontraran altamente infestados.

El número máximo de presas por estómago fue de 150, representada casi completamente por larvas de zancudos del género *Culex*, que se encontraron en una hembra juvenil de 98 mm de longitud corporal. El número promedio de presas por estómago fue de 12.5, con una variabilidad de 3-150 y los grupos de presas más frecuentemente encontrados en los estómagos que contenían sólo dos o tres grupos de presas fueron cienpies (Orden Chilopoda) y cucarrones (familia Chrysomelidae). Los estómagos que contenían las presas más grandes, representadas por anfibios anuros de los géneros *Bufo* y *Leptodactylus*, cuyas dimensiones corporales fueron estimadas en 54 y 46 mm, respectivamente, presentaban por lo regular sólo 2-3 tipos de presas adicionales y la talla mínima de los ejemplares que consumieron algún tipo de vertebrado, fluctuó entre 105 y 137 mm de longitud corporal.

Las preferencias alimenticias de rana toro, en la Reserva de Sonso, durante la época del muestreo están representadas por invertebrados, con un claro predominio del orden Chilopoda, los cuales aparecieron en más de la mitad de los tractos digestivos, seguida por grillos (familia Gryllidae) con una frecuencia aproximada del 52%

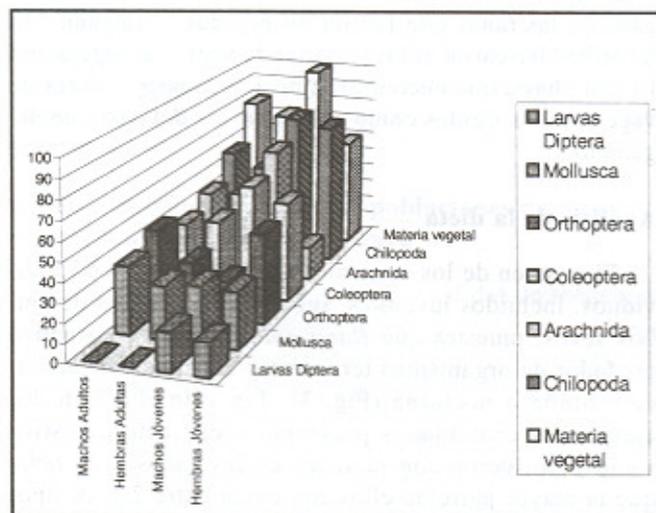


Figura 3. Variación de las presas por grupo de Rana toro. Laguna de Sonso, Valle.

y cucarrones de la familia Chrysomelidae, que aparecieron en la tercera parte de los contenidos estomacales. Resulta interesante destacar la frecuencia tan elevada como aparecieron elementos de origen vegetal, tanto en el estómago como en la ampolla rectal de los individuos de *Rana catesbeiana*, representados por inflorescencias de compuestas, legumbres de una Papilionoide, segmentos de hojas de gramíneas, entre otros, que parecen indicar una busqueda selectiva de estos *items* alimenticios y no su ingestión accidental al capturar otro tipo de presa. De hecho, varios otros autores como **Stewart & Sandison (1972)**, **Taylor & Michael (1972)**, ya habían registrado la aparición recurrente de vegetación en los contenidos estomacales de rana toro.

Es de anotar que un 34% de los *items* alimenticios detectados en la muestra de rana toro corresponden a organismos acuáticos y semiacuáticos, los cuales representan una fracción inferior a la registrada por **Werner et al. (1995)** para la misma especie en su hábitat natural, en donde *Rana catesbeiana*, mostró una mayor dependencia de este tipo de presas.

Si bien los individuos de la clase Insecta y otros invertebrados (Quilódos, Gasterópodos y Arácnidos), constituyen el tipo de presas más frecuentemente consumidas, dado que representan casi la totalidad de las presas ingeridas (97,5%), en tanto que los vertebrados representan apenas una fracción del total consumido, estos últimos *items* adquieren una especial importancia dentro de la dieta alimenticia de rana toro, por cuanto constituyen casi la tercera parte del volumen total de las presas consumidas (Figs. 4, 5). Además como en los contenidos estomacales aparecieron con mayor frecuencia escamas o huesos, que individuos enteros, posiblemente los volúmenes calculados para estos *items* pueden estar subvalorados.

Un análisis de preferencias del tipo de presas consumidas por los diferentes grupos de edades, discriminados por sexos indica que los machos y hembras adultas consumen presas de mayor tamaño, representadas básicamente por grillos de las familias Acrididae, Tetigonidae, moluscos de cuerpo blando del género *Saranisula* y vertebrados (anfibios y peces). Los 4 grupos de ranas consumen con relativa frecuencia: Arañas (Lycosidae), cienpies (Chilópoda), grillos (Gryllidae) y cucarrones de la familia Chrysomelidae y los grupos de ranas más pequeñas tienden a consumir una mayor variedad de presas pequeñas, ingiriéndolas en gran número, como en el caso de individuos cuyos estómagos se encontraban repletos de larvas de zancudos del género *Culex* o arañas.

En la Tabla 2, se muestran los índices de similitud para los diferentes grupos de tallas, los cuales indican que los machos y hembras adultos de rana toro consumen un 50% de presas en común, mientras que las diferencias más altas en la composición de las dietas, se presenta entre las hembras adultas y las hembras juveniles y entre las hembras adultas y los machos juveniles con valores de  $CC=0.314$  y  $CC=0.366$ , respectivamente. Un análisis, efectuado para toda la muestra, indica la existencia de una correlación positiva y significativa entre el tamaño máximo de la presa ingerida por cada individuo con relación a su tamaño corporal ( $Y=1.77+0.2X$ ,  $r^2=0.169$ ,  $df=57$ ,  $F=0.05$  ( $1$ ) $1.56=4.03$ ), estos resultados corroboran la hipótesis expresada previamente, en el sentido de que los individuos más grandes tienden a consumir presas de mayor tamaño que las ranas de menor talla y estas se encuentran constituidas por vertebrados.

Por otra parte, en la Tabla 3 se resumen los resultados obtenidos de los análisis sobre las dimensiones y el solapamiento del nicho ecológico, que se presenta entre las diferentes combinaciones de parejas posibles para los grupos de edades de rana toro, los cuales muestran que la máxima amplitud del nicho, computada en base al tipo de presa consumida, lo ostentan las hembras y el valor mínimo lo tienen los machos juveniles; es decir que proporcionalmente, los dos primeros grupos presentan una gran capacidad para ingerir una mayor variedad de presas, en tanto que en los machos predomina el consumo de una menor variedad de presas, pero en mayor número.

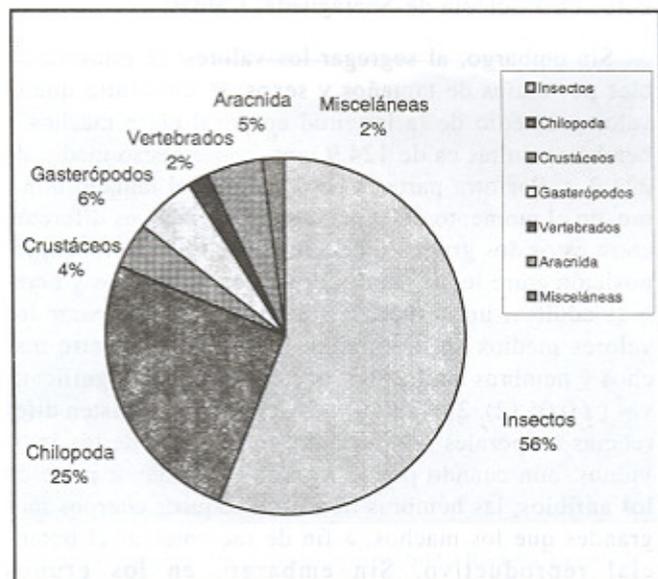


Figura 4. Porcentaje numérico de Rana toro, Laguna de Sonso, Valle

Estos resultados quizá puedan explicarse en base a dos factores que determinan los modelos óptimos de las estrategias de forrajeo que se presentan en aquellas especies que como *Rana catesbeiana*, capturan a sus presas pasivamente (sit and wait) y en donde los machos exhiben comportamiento territorial; ya que de la interacción de estos factores, depende en parte el tipo y la calidad del alimento consumido por cada grupo de edad y sexo dentro de la población.

Como la conducta territorial conduce a la delimitación y defensa de una superficie determinada, dentro de un hábitat en particular, que ofrezca condiciones ideales para la reproducción, las posibilidades de forrajeo para los machos de rana toro, se reducen a ciertos sectores dentro de sus territorios y como, en los forrajeadores pasivos, la frecuencia de alimentación está relacionada con la regularidad con que las presas se pongan al alcance del predador, es altamente factible que este grupo disponga de un espectro menor de posibilidades alimenticias que los segmentos de la población que no son territoriales y se mueven libremente a través del hábitat. En este sentido, **Dole** (1965) y **Kramek** (1976), encontraron que *Rana pipiens* y *R. septentrionalis*, cambiaron con regularidad, sus sitios habituales de "acecho", si la proporción de presas energéticamente ricas que se pone a su alcance es baja. De igual forma, es factible que este tipo de comportamiento explique la presencia de presas muy pequeñas dentro de los estómagos de las ranas adultas, que habían capturado algún vertebrado de gran tamaño, ya que estas ranas pueden ingerir pequeñas *items* alimenticios si son abundantes dentro de su radio de acción.

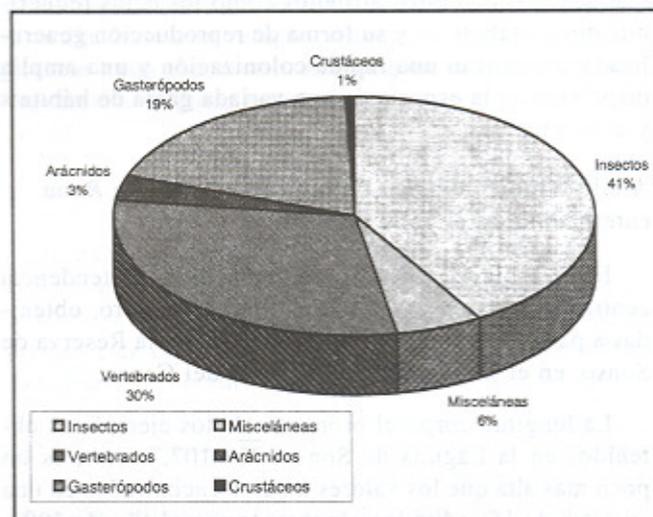


Figura 5. Porcentaje volumétrico de Rana toro, Laguna de Sonso, Valle

**Tabla 2.** Comparación del tipo de presas consumidas por los diferentes grupos de edades, discriminados por sexo para *Rana catesbeiana*, en el Valle del Cauca

	Machos adultos	Hembras adultas	Machos jóvenes	Hembras jóvenes
Machos adultos	<b>24</b>	15	12	16
Hembras adultas	0.5	<b>21</b>	11	11
Machos jóvenes	0.375	0.366	<b>20</b>	14
Hembras jóvenes	0.484	0.314	0.518	<b>25</b>

Los números en negritas indican el número de presas en cada categoría, los valores que aparecen en la parte superior, a la derecha de esta diagonal, señalan el número de especies comunes a dos categorías y los valores situados en la margen izquierda e inferior de esta, corresponden al coeficiente de similitud de Whittaker (1970).

**Tabla 3.** Amplitud del nicho y solapamiento del nicho trófico para los diferentes grupos de edades de *Rana catesbeiana*, en el Valle del Cauca

	Machos adultos	Hembras adultas	Machos jóvenes	Hembras jóvenes
Machos adultos	<b>0.616</b>	0.974	0.949	0.831
Hembras adultas		<b>0.722</b>	0.711	0.744
Machos jóvenes			<b>0.409</b>	0.528
Hembras jóvenes				<b>0.721</b>

Los valores que aparecen en negritas sobre la diagonal de la tabla corresponden al índice de amplitud del nicho de Levin ( $B = 1/E_{pi}^2$ ), en tanto que los otros valores corresponden al grado de solapamiento del nicho, computado en base a la fórmula propuesta por Colwell & Futuyma (1971),  $C_{ij} = 1 - 1/2 J (P_{ij} - P_{hJ})$

Tal vez los niveles tan altos de población que mantiene rana toro en el Valle del Cauca se deban, en parte, a su extraordinaria capacidad para capturar cualquier tipo de alimento que se ponga a su alcance, la cual se ve favorecida por su estrategia de forrajeo, que le permite obtener abundantes presas con un consumo mínimo de energía, que aunados con otros atributos como los bajos requerimientos metabólicos y su forma de reproducción generalizada, garantizan una rápida colonización y una amplia dispersión de la especie en una variada gama de hábitats y ecosistemas.

#### Análisis morfométrico de las poblaciones de *Rana catesbeiana* en el Valle del Cauca

En la Tabla 4, se consignan las medidas de tendencia central, dispersión y variabilidad para rana toro, obtenidas a partir de los muestreos realizados en la Reserva de Sonso, en el Departamento del Valle del Cauca.

La longitud corporal promedio de los ejemplares obtenidos en la Laguna de Sonso ( $\bar{X} = 107,7$  mm), es un poco más alta que los valores medios encontrados en una muestra de 15 individuos capturados en el año de 1993, en el Alto de Chinauta, Cundinamarca, cuya longitud

corporal no superó los 98 mm. De igual forma el tamaño promedio de la muestra es un poco mayor de los valores medios reportados por Orjuela & Carvajal (1990), para los individuos que fueron trasladados a Buga desde la Estación Piscícola de Santagueda, Caldas.

Sin embargo, al segregar los valores de estas variables por clases de tamaños y sexos, se encuentra que el valor promedio de la longitud corporal entre machos y hembras adultas es de 124.9 mm, con un peso medio de 224.2 g. Por otra parte, a pesar de que el tamaño mínimo, en el momento de la maduración sexual, es diferente entre estos dos grupos y de que existe una amplia superposición entre los tamaños corporales de machos y hembras adultas, una prueba de Student para comparar los valores medios de la longitud rostro-cloacal, entre machos y hembras adultas no reveló diferencias significativas ( $t < 0.05$  (2),  $28 = 2.048$ ), es decir que no existen diferencias corporales relacionadas con el sexo de los individuos, aún cuando por lo regular en la mayor parte de los anfibios, las hembras tienden a adquirir cuerpos más grandes que los machos, a fin de incrementar el potencial reproductivo. Sin embargo, en los grupos territorialistas como Dendrobátidos y algunos leptodactílidos, no suele presentarse dimorfismo sexual

**Tabla 4.** Variabilidad morfométrica discriminada por grupos de edades y sexos, *Rana catesbeiana*, Reserva de Sonso, Valle del Cauca

	Promedio	Mediana	Moda	Varianza	Desviación estandar	Error Standard	Amplitud
<b>Machos adultos</b>							
Peso	225	205	187.4	6974.7	83.51	23.16	119.5-401
LRC	123.7	123	122	200.6	14.2	3.93	100-148.6
AC	48.98	49.5	52.8	31.88	5.65	1.57	40.5-60.3
LC	50.76	50	50	26.05	5.10	1.41	41.5-59
LF	58.38	58.3	57.25	44.67	6.68	1.85	46.5-71.1
DO	11.9	11.8	11	1.98	1.41	0.39	9.6-14.3
DOI	14.58	15	17.5	6.18	2.48	0.69	9.5-17.6
<b>Hembras adultas</b>							
Peso	223.47	200	198	5324.74	72.97	16.74	123-398.3
LRC	126.19	123.7	128	128.82	11.35	2.60	111-155
AC	48.54	48	49.4	25,044	5.00	1.15	41-62
LC	51.53	50.6	50	14.99	3.87	0.89	45.5-60
LF	58.38	58.4	49	30.36	5.51	1.26	49-71.3
DO	12.29	12.1	12	0.74	0.86	0.20	11-14.2
DOI	10.05	10.2	9	1.90	1.38	0.32	7.2-12.5
<b>Machos jóvenes</b>							
Peso	66.16	69.25	93	425.19	20.62	6.52	34-93
LRC	84.95	87	85	81.45	9.02	2.85	68-95
AC	33.57	33.65	32.2	12.36	3.51	1.11	28.3-38.5
LC	36.82	37.2	41	11.84	3.44	1.09	31.2-41
LF	39.97	40.92	44	21.16	4.60	1.45	32.4-45.1
DO	9.68	9.8	10	0.69	0.828	0.26	8.3-11
DOI	7.45	7.45	8.4	1.83	1.35	0.43	5.2-9.0
<b>Hembras jóvenes</b>							
Peso	74.34	77.6	77.2	684.22	26.16	6.34	27-120.6
LRC	88.6	91	89	148.82	12.20	2.96	67-106
AC	37.4	38.7	37.7	19.73	4.45	1.08	29-46.4
LC	34.74	35.5	34.6	19.33	4.40	1.07	27.2-44.2
LF	40.38	41.5	38.25	31.39	5.60	1.36	30.85-51
DO	9.66	9.5	10.2	1.08	1.01	0.24	8.3-12
DOI	7.11	7.4	6.5	0.89	0.95	0.23	5.0-8.4

relacionado con el tamaño de los ejemplares, dado que la supervivencia de las nidadas depende, por una parte, de la selección y defensa de los sitios de oviposición por los machos más grandes, que poseen una mayor probabilidad de aparearse y, por otra parte del tamaño de la postura, que se relaciona íntimamente con el tamaño de la hembra.

Un análisis de correlación múltiple indica que todas las variables morfométricas se encuentran estrechamente relacionadas, con índices de correlación que fluctúan entre 0.74 para el diámetro del ojo y el tamaño del tímpano y 0.987 para la longitud femoral y la longitud corporal. Todas estas variables, de carácter continuo, siguen una distribución normal de manera simétrica.

El peso de los individuos capturados exhibe una correlación curvilínea con respecto a la longitud corporal (Fig. 6), en donde los valores del peso sufren un incremento exponencial con respecto a las variaciones unitarias experimentadas por la talla corporal, a la vez que se observa una amplia superposición entre los valores alcanzados por las hembras subadultas y los machos adultos. Los valores máximos, en términos de longitud y peso, para los ejemplares procedentes del Alto Río Cauca, fueron de 148,7 mm y 408 g, obtenido en una hembra, en tanto que el macho más grande midió 148,6 mm con un peso de 401 g.

Dado que es altamente factible que las dimensiones corporales de *Rana catesbeiana*, muestren tasas diferenciales de crecimiento en relación con la edad y el sexo de los individuos, se prefirió agrupar y analizar por separado estas variables para las 4 clases definidas. En cada uno de estos grupos, la variable que muestra la máxima dispersión corresponde al peso de los individuos (Desviación Standard 26.1- 83.5), mientras que la variable con menor dispersión corresponde al diámetro del ojo.

El diámetro del tímpano posee una correlación alta y significativa con respecto al tamaño de los individuos,  $Y = -2.87603 + 0.11506 X$ ,  $r = 0.798$ ,  $F = 101.6$ ,  $F = 0.05(1)$ ,  $1.58 = 4.08$  y se encuentra íntimamente relacionada con el sexo de los individuos; así mientras los machos exhiben los coeficientes de correlación y las pendientes de la rectas más altos ( $r = 0.85$ ,  $b = 0.137$ ), en las hembras las pendientes son inferiores  $b = 0.01$  y las correlaciones son más débiles ( $r = 0.5744$ ). Esto significa que las tasas de crecimiento del oído, varían con el tamaño de los ejemplares y este experimenta un cambio significativo en los machos adultos, donde el crecimiento del tímpano se hace alométrico con respecto a la talla del individuo.

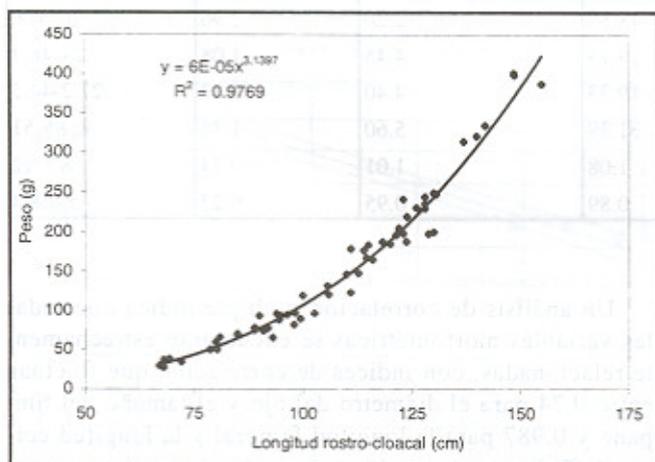


Figura 6. Relación entre peso y la longitud corporal de la Rana Toro

Por otra parte un análisis de varianza (ANOVA) de un sólo factor, realizado entre los 4 grupos de edades, indica la existencia de diferencias significativas entre los valores medios del diámetro del oído, para todas las combinaciones posibles de parejas de clases, con excepción de los machos juveniles y las hembras juveniles

En virtud de que el tamaño de la cabeza de los anfibios, es uno de los caracteres morfológicos más importantes en la determinación de la estrategia de forrajeo de las especies Emerson (1985), por cuanto limita el tamaño máximo de las presas que pueden ser ingeridas, por los grupos de predadores que engullen a sus presas enteras, se procedió a establecer el grado de asociación existente entre la anchura cefálica y la longitud rostrorocloacal, para cada grupo de tamaño y se analizó su influencia sobre el tamaño de las presas consumidas (Tabla 5). Una regresión lineal muestra una correlación muy alta y significativa entre el ancho de la cabeza y la talla corporal ( $Y = 1.486 + 0.378X$ ,  $r = 0.98$ ,  $F = 0.05(1)$ ,  $1.58 = 4.08$ ) de rana toro aún cuando no evidenció diferencias significativas entre los valores de las pendientes de las regresiones para cada grupo de tamaño.

Como la anchura de la cabeza equivale aproximadamente al 50% de la longitud corporal en los individuos inmaduros (machos y hembras) y se reduce al 39 % en los individuos adultos y como las diferencias entre los valores medios de las mismas son altamente significativas, se podría pensar que en proporción a su longitud, las mayores anchuras de las cabezas de los juveniles de rana toro, los facultan para consumir presas proporcionalmente más grandes que las consumidas por los adultos. De igual forma, las grandes cabezas le permitirían a rana toro, consumir una mayor variedad de clases de tamaño de sus presas y ampliar ostensiblemente su espectro alimenticio.

#### Aspectos reproductivos de *Rana catesbeiana*

Durante la época del muestreo no fue posible detectar posturas, renacuajos, agregaciones de canto o cualquier otra evidencia que pudiera indicar algún tipo de actividad reproductiva en la reserva de Sonso. Sin embargo, casi las dos terceras partes de las hembras adultas capturadas tenían las gónadas repletas de óvulos maduros y polarizados y mostraban los oviductos muy gruesos y circunvolucionados, en tanto que en las demás hembras los ovarios se encontraban en pleno proceso de desarrollo, con grandes reservas de grasa y folículos en desarrollo y aún no polarizados.

Por su parte todos los machos adultos, que representaron un 21% de la muestra poblacional y cuya mínima

**Tabla 5.** Diferencias entre las pendientes de las regresiones lineales del ancho de la cabeza contra la longitud rostrolocaal (LRC), en cada clase de edad, para rana toro en el Valle del Cauca.  $F_{0.05(1) 3,51} = 2.79$ ,  $F = 1.813$ 

Regresiones	X2	XY	Y2	n	b	Residual SS	Residual DF
$Y_1 = 0.8115 + 0.389X$	201329.05	79697.04	31566.17	13	0.389	17.73	11
$Y_2 = -1.612 + 0.397X$	304895.95	117311.1	45221.19	19	0.397	84.86	17
$Y_3 = 4.624 + 0.339X$	135830.52	53145.6	20834.35	17	0.339	40.4	15
$Y_4 = 2.885 + 0.361X$	72898.11	28782.5	11380.71	10	0.361	16.46	8
"Pooled Regression"						159.438	51
"Common Regression"	714953.63	278936.2	109002.2		0.371	176.44	54
"Total Regression"				59			57

longitud corporal fue establecida en 100 mm, a partir de la cual se manifiesta externamente una nítida diferencia entre el tamaño del oído entre los dos sexos, que alcanza su máximo valor en los machos adultos, donde llega a sobrepasar ampliamente los valores del diámetro del ojo; presentaron los testículos agrandados, de color amarillo intenso y cuerpos grasos digitiformes asociados a estos, como señales inequívocas de la maduración sexual. Por lo regular las gónadas más grandes, valoradas en términos de peso y longitud, presentaban una menor cantidad de cuerpos grasos, aún cuando las regresiones entre estas dos variables no fueron muy significativas.

Es probable que rana toro en el trópico exhiba una forma de reproducción continua, colocando múltiples posturas a través de todo el año, con picos de máxima intensidad durante las épocas de lluvias o de crecientes de los cuerpos de agua donde vive, a diferencia de lo que se presenta en las zonas templadas, donde la especie manifiesta una marcada estacionalidad reproductiva y sólo deposita una postura por año, si bien en ocasiones excepcionales como las registradas por Emlen (1977) pueden depositar dos posturas por temporada reproductiva.

Refuerza esta hipótesis el hecho de que Orjuela & Carvajal (1990) y Cristine Hahn Von-H (*in litteris*), registraron hasta 5 eventos reproductivos para las poblaciones mantenidas en confinamiento en las estaciones de Buga y Santaguada, durante un período de 10 meses o un año. Luego entonces, es indudable que las posturas múltiples de rana toro en el trópico, incrementan el potencial reproductivo para la especie, por cuanto permiten mantener una proporción alta de hembras que maduran a diferentes épocas dentro de la población y aseguran que los machos permanezcan sexualmente activos durante la mayor parte del año, aumentando de esta manera la probabilidad de supervivencia para la descendencia, al dis-

minuir los efectos de competencia de los renacuajos por alimento o las vicisitudes impredecibles del clima que pueden eliminar gran parte del esfuerzo reproductivo por muerte de los embriones.

Como los anfibios acumulan grandes cantidades de grasa asociada a las gónadas, como ocurre en la mayor parte de la herpetofauna y estas reservas son usadas comúnmente para evaluar el estado nutricional de los individuos Cengel *et al.* (1978) o la calidad de oferta ambiental Skeen (1974) y/o el estado reproductivo de una población Maghew & Wright (1970), se procedió a establecer el índice gonadosómico (el cual expresa la relación entre el peso de los cuerpos grasos y el peso total de los individuos) y el índice de la grasa gonadal (relación entre el peso de los cuerpos grasos y el peso de las gónadas), a fin de determinar si estas acumulaciones de grasa son movilizadas hacia la producción de espermatozoides y óvulos y contribuyen al aumento del tamaño gonadal durante la época reproductiva.

Todos los machos adultos presentaron acumulación de cuerpos grasos en una proporción diferencial y sin relación alguna con el peso de los ejemplares o el peso de los testículos, los coeficientes de correlación para las regresiones del peso total de los cuerpos grasos sobre el peso de los ejemplares y el peso total de los cuerpos grasos con respecto al peso de los testículos es muy bajo ( $r=0.3$ ), lo cual significa que el tamaño de los testículos no depende ni de la cantidad de grasa acumulada en las gónadas, ni del tamaño de los ejemplares. Sin embargo, el índice gonadosómico y el índice gonadal muestran una estrecha relación lineal, que se ajusta a la ecuación  $Y = 0.606 + 972.016 X$ ,  $r = 0.92$ ,  $df = 1$ .

El número promedio de huevos, estimado a partir del peso de una muestra significativa de óvulos fue de 13.429, los cuales superan el número máximo de huevos registrados en condiciones de confinamiento en las estacio-

nes experimentales de Buga y Santagueda, en donde el tamaño medio de las posturas fue de 5.321 y 5.000, respectivamente **Orjuela & Carvajal** (1990), **Quintero** (1990). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que las diferencias observadas entre los diferentes sitios pueden verse afectadas por el tamaño y peso de los individuos, ya que el tamaño de la postura depende del tamaño corporal de los individuos ( $Y = -50466 + 508,25 X$ ,  $r = 0,65$ ,  $F = 1,174$ ), y en mayor grado del peso de las hembras ( $Y = -5535 + 87,164 X$ ,  $r = 0,72$ ,  $F = 1,174$ ). Esto significa que las hembras más grandes tienden a depositar nidadas de mayor tamaño que las hembras más pequeñas, ajustándose a un patrón característico que se presenta en las especies de anuros que poseen patrones reproductivos generalistas y depositan sus posturas en situaciones estables, altamente predecibles, por lo cual *Rana catesbeiana* puede ser considerada como una especie con una estrategia reproductiva del tipo "r", propias de taxa con una gran fecundidad, altas tasas de mortalidad y por ende una reducida natalidad.

En la muestra poblacional procedente de la Reserva de Sonso, el peso corporal constituye uno de los estadísticos que experimenta más variabilidad (Desviación Standard = 78.00), por lo cual, posiblemente muchas de las hembras que ya han obtenido la madurez sexual y superan los 110 mm de longitud rostro-cloacal, no entran en actividad reproductiva sino hasta después de haber alcanzado un peso mínimo de 125 g. En las hembras adultas que presentaban las gónadas en plena actividad reproductiva el peso promedio de el tracto reproductivo (oviductos, ovarios y cuerpos grasos) fue de 12.5 g, que equivale aproximadamente al 6% del peso corporal medio de los ejemplares.

#### Valoración de los posibles impactos generados por rana toro en el Valle del Cauca

*Rana catesbeiana* constituye en la actualidad uno de los elementos herpetológicos más conspicuos en los ecosistemas acuáticos del Alto Río Cauca, en el Departamento del Valle. Sus densidades tan grandes de población, aunadas a su gran tamaño corporal y extraordinaria voracidad, le han permitido consolidar y ampliar ostensiblemente su área de influencia, a partir de focos establecidos inicialmente en la ciudad de Buga, los cuales han prosperado a tal punto que se la puede considerar como la especie de anuro más común y abundante dentro de la reserva de Sonso.

Como ya se mencionó, anteriormente, rana toro exhibe especiales características ecofisiológicas que la facultan para constituir poblaciones adventicias exitosas

en el Neotrópico, a expensas o con grave riesgo para la biota nativa local por los siguientes motivos:

1. Como se deriva de los análisis de contenidos estomacales, obtenidos de una muestra poblacional procedente del Alto Río Cauca, se demuestra que la especie posee un amplio espectro alimenticio, en donde los *items* de vertebrados constituyen un aporte volumétrico significativo para el mantenimiento de un segmento importante de la población, como lo es el grupo de los individuos mayores de 100 mm de longitud rostro-cloacal, que incluye básicamente ejemplares que han alcanzado la madurez sexual.

Su extraordinaria plasticidad alimenticia y gran capacidad predatoria se pone de manifiesto, al examinar el tamaño y calidad (en términos energéticos) de las presas ingeridas, dado que tanto los adultos como los inmaduros pueden consumir animales muy pequeños (vgr. larvas de insectos), si estos son temporalmente abundantes o preda sobre animales de mayor talla y que poseen potentes mecanismos de defensa contra los predadores, como lo son la presencia de glándulas venenosas, productoras de alcaloides de gran toxicidad como las batracotoxinas, las cuales son exudadas copiosamente por una de sus presas habituales, el sapo común *Bufo marinus*, sin generar reacciones de rechazo, por parte del predador.

Por otra parte, su capacidad para capturar vertebrados de hábitos acuáticos, semiacuáticos y terrestres, lo facultan para competir y desplazar a otras especies de anfibios de la región, bien sea por la reducción de los lugares apropiados para la reproducción, la competencia por alimento a nivel de renacuajos o por la habilidad predatoria de los postmetamórficos. Sobre este particular, vale la pena comentar que la frecuencia y variedad de los vertebrados consumidos por rana toro, en un hábitat en particular, puede estar determinada por la diversidad y abundancia de las presas en ese tipo de hábitats, como parece indicarlo el hecho de que en la Laguna de Sonso, *Rana catesbeiana*, consumió la totalidad de las especies de anuros presentes en el área, por lo cual se presupone que en ambientes más ricos y diversos, como por ejemplo en el Valle del Río Magdalena, los efectos generados por esta especie pueden ser más notorios.

2. Rana toro puede llegar a constituirse en el Valle del Cauca, en un elemento altamente desestabilizador para los programas de acuicultura, dada su predilección a colonizar ese tipo de hábitats, la rápida proliferación de renacuajos que compiten por el concentrado que es suministrado a los alevinos y el gran consumo de los mismos, por parte de los adultos. Sobre este particular,

vale la pena recordar, que en el Alto de Chinauta, en el Departamento de Cundinamarca, la producción de los estanques para la cría de tilapia roja, se redujeron ostensiblemente como consecuencia de la predación de los alevinos y el consumo del concentrado por parte de las ranas (Ernesto Melendro, *Verbatim*).

3. En este momento es imposible determinar los efectos ecológicos secundarios generados por la aparición de poblaciones densas y consolidadas de rana toro y que se traducen en una disminución de la oferta ambiental para otras especies de anfibios nativos, desplazados por efecto de la competencia, o los efectos sobre la dinámica poblacional de los posibles predadores de esta rana y su consecuencia sobre los ecosistemas y mucho menos aún, valorar los posibles impactos generados por la hibridación con especies nativas congénéricas como *Rana vaillanti* y *R. palmipes*.

Sin embargo y vista desde otra óptica, las especiales y singulares características que exhiben las poblaciones de rana toro en el Valle del Cauca, en donde existe una elevada concentración de postmetamórficos por unidad de superficie, varios eventos reproductivos por año, altas tasas de fecundidad y una eficiente conversión alimenticia, etc., potencian a este anfibio como uno de los elementos bióticos más importantes de los humedales de esta región, el cual puede generar algunos impactos positivos dada su extraordinaria capacidad para movilizar nutrientes desde el medio acuático al terrestre (al respecto vale la pena recordar que los renacuajos de los anfibios movilizan del medio acuático hasta un 30% de su propio peso en nitrógeno), por lo cual disminuyen los procesos de eutroficación de las aguas y aumentan la calidad de las mismas. De igual forma, la gran biomasa corporal acumulada por esta especie puede ser utilizada por el hombre, como parte de su alimentación o beneficiarse del gran número y variedad de insectos que la rana ingiere y que son altamente nocivos para la agricultura.

Propuesta de una estrategia de manejo para el control de las poblaciones asilvestradas de rana toro en Colombia

Como se desprende del presente estudio, *Rana catesbeiana*, en Colombia puede llegar, con el transcurso del tiempo, a generar serios disturbios ecológicos y ocasionar la desaparición de varias especies de vertebrados pequeños, si no se implementan algunas medidas encaminadas a disminuir el tamaño de sus poblaciones, prevenir la contaminación de nuevos ecosistemas y monitorear periódicamente la dinámica poblacional de sus presas más frecuentes.

La efectividad de la presente estrategia de control radica en la integración de todos los esfuerzos institucionales, mediante la implementación de una agenda de trabajo, donde se definan las prioridades de investigación, se asignen y deleguen responsabilidades, a cada una de las instituciones involucradas y se establezcan objetivos comunes. Desde esta perspectiva, se sugiere la conformación de dos grupos de trabajo: un equipo administrativo encabezado por el Ministerio del Medio Ambiente que se encargue de orientar las políticas de control, formule e implemente una normatividad jurídica acorde con la situación y garantice la asignación de recursos para las actividades de control. Por otra parte, se requiere contar con un equipo científico que aborde el estudio de los impactos generados por la especie introducida, desarrolle técnicas de control ecológicamente viables y garantice la conservación del patrimonio biótico afectado.

La importancia de contar con dos equipos de trabajo, que propugnen por un objetivo común, adquiere especial realce y significancia si tenemos en cuenta que la implementación de programas de erradicación de las especies plagas, requieren el sustento jurídico y legal que respalde el uso de sustancias y técnicas de control definidas previamente por un grupo de investigadores (recuerdese por ejemplo, que el uso de herbicidas y otros agroquímicos utilizados en los programas de erradicación de los cultivos ilícitos, debe contar con la autorización de los Ministerios del Medio Ambiente y de Salud, de manera previa a su utilización). De igual forma, algunas de las medidas de control que se proponen a continuación requieren ser avaladas por el Ministerio del Medio Ambiente y las Corporaciones Autónomas Regionales, antes de ejecutarse masivamente en el medio natural.

Por estas circunstancias la efectividad de las medidas y programas de control de rana toro a nivel nacional, dependerá de la efectividad y prontitud como se armonicen los aspectos jurídicos, biológicos y logísticos inherentes a esta problemática, la cual requiere que se defina por parte del Ministerio y las Corporaciones las siguientes prioridades:

1. La viabilidad de declarar una emergencia ecológica regional, en las áreas de contagio, ya que con este mecanismo se podría, por una parte, garantizar la asignación de recursos de los presupuestos ordinarios y/o, la reasignación de recursos por parte de la nación e implementar medidas drásticas de control, como pudiera ser el enclavamiento y drenaje de estanques piscícolas, para prevenir la dispersión de rana toro a otro tipo de ecosistemas. Al igual que con la declaratoria de otro tipo

de emergencias, con este mecanismo se intentaría dotar de facultades excepcionales a las Corporaciones para facilitar la ejecución de los programas de control.

2. Revisar algunos vacíos de la legislación nacional y en especial del Decreto 1608 de 1978, por el cual se reglamenta el Código de Recursos Naturales en materia de Fauna Silvestre, ya que no existe claridad sobre los procedimientos a seguir en los casos de las especies exóticas consideradas plagas. ¿Una vez éstas han configurado poblaciones adventicias exitosas, están reguladas por el marco jurídico que opera para la fauna autóctona?, ¿pueden ser capturadas, movilizadas, consumidas y/o comercializadas libremente por los ciudadanos colombianos, sin necesidad de tramitar permisos especiales?, ¿Pueden ser objeto de actividades de zootecnia y acceder a parentales obtenidos del medio?

3. Revisar el Acuerdo No.0042 del 9 de agosto de 1991, expedido por el INDERENA, mediante el cual se prohibió la tenencia, movilización y cultivo de rana toro dentro del territorio nacional y se ordenó el decomiso y sacrificio de los reproductores mantenidos en confinamiento en las estaciones de San Marcos, Santagueda y Buga; a fin de sopesar la conveniencia de levantar estas restricciones, al menos en las áreas contagiadas y las cuales se justificarían por los siguientes motivos:

a. Permitiría que los particulares ejercieran actividades de caza de control sobre rana toro y obtuvieran una rentabilidad por la comercialización de sus productos.

b. Podría llegar a constituir una fuente alternativa de ingresos y proteína de alta calidad para las poblaciones marginales y de más bajos recursos que viven en los alrededores de la Laguna de Sonso, en el Valle del Cauca y que generan una gran presión sobre la fauna nativa.

c. Puede convertirse en una actividad comercial rentable, que genere una demanda de productos derivados de la especie introducida y por ende resulte lucrativo para la comunidad cosecharlas del medio natural, con lo cual se reducirían los tamaños poblacionales y se minimizarían los impactos generados por la especie introducida.

d. Por otra parte, la apertura de criaderos comerciales de rana toro podría generar recursos para reinvertirlos en los programas de monitoreo y control de las poblaciones asilvestradas, por cuanto este tipo de establecimientos no estarían obligados a entregar a las entidades administradoras las cuotas de reposición y repoblamiento y en su lugar podrían destinar partidas fijas para el control de la misma. De igual forma se tendría un conocimiento real

de la dispersión antrópica de la especie y un mayor control sobre la problemática generada por la misma. Al respecto vale recordar, que en la actualidad no se conoce con exactitud la distribución geográfica alcanzada por la especie y valorar por ende los posibles impactos regionales, por cuanto ha ocurrido una movilización subrepticia de la especie.

Como la posibilidad de fomentar la participación ciudadana en los programas de control de rana toro, depende de la existencia de una demanda comercial de sus productos o el gusto regional por el consumo de la misma, de tal forma que la captura de individuos genere algún tipo de bienestar y no requiera del subsidio económico del estado, se recomienda incentivar a otro tipo de entidades la ejecución de estudios de mercadeo y receptividad de los productos y subproductos derivados de rana toro en Colombia. Se presenta a manera de ejemplo, la posibilidad de substituir el comercio ilícito de sapos nativos, en su mayor parte *Bufo marinus*, utilizados en prácticas biológicas en las Universidades y colegios, los cuales se venden en tiendas especializadas, lo cual indica que la magnitud de este comercio es significativa y lesiva para las poblaciones de animales silvestres.

Con respecto a las acciones que debe abordar en forma inmediata el grupo de investigación, se propone la definición de un programa de trabajo amplio, al interior del Instituto de Investigaciones de los Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, que evalúe la problemática generalizada sobre la introducción de especies exóticas y los trasplantes regionales de fauna silvestre, dentro de los cuales rana toro es apenas un ejemplo minúsculo de un problema mucho mayor y con unas repercusiones más graves para la estabilidad de la biota nacional, dado que involucra cientos de especies introducidas o propagadas dentro de el país.

Competería a este equipo de trabajo asesorar al Ministerio del Medio Ambiente y a las Corporaciones Regionales en aspectos relativos a la introducción de especies, genómas o cultivariedades al país, la movilización de fauna dentro del territorio nacional y definir planes de liberación y manejo para la fauna silvestre decomisada y/o procedente de las cuotas de repoblamiento y reposición de los zocriaderos legalmente establecidos. Al respecto, vale la pena comentar que en la actualidad los zocriaderistas poseen más de medio millón de animales (babillas, iguanas y boas, principalmente) destinados a programas de repoblamiento, que no han podido liberarse, entre otros motivos, por la carencia de información básica que asegure la supervivencia y el establecimiento

de las especies liberadas con el mínimo perjuicio para la biota residente local y la estabilidad de los ecosistemas.

Esta situación aunada con los altos costos de mantenimiento de los animales en confinamiento, urgen una cuidadosa planificación para ejecutar programas de liberación, repoblación o reintroducción de especies exitosas y con poco riesgo para los ecosistemas naturales.

Dentro de los proyectos de investigación y actividades de control que se deben iniciar lo más pronto posible, se pueden mencionar:

1. En vista de que el grupo de reproductores de rana toro están considerados como los elementos más importantes para el sostenimiento de las poblaciones, se debe fomentar la sobreexplotación de este segmento como un mecanismo para reducir seriamente la viabilidad de las poblaciones, como ha ocurrido en algunos lugares de los Estados Unidos, **Bury & Whelan** (1984). La efectividad de esta medida depende en gran parte en levantar las prohibiciones para la captura, movilización y comercialización, por parte de los particulares, de los productos derivados de la especie, al menos en las áreas de contagio; para lo cual se podrían expedir otro tipo de regulaciones.

De igual forma, como las poblaciones de rana toro en el alto Cauca parecen ajustarse a los modelos teóricos que muestran algunos anuros en regiones libres de predadores, en donde se presentan altas tasas reproductivas mientras se incrementa el tamaño poblacional, se debería aumentar el esfuerzo de captura durante las temporadas de reproducción, con lo que se estaría disminuyendo las posibilidades de apareamiento, oviposición y renovación de las poblaciones, a la vez que se estarían minimizando los impactos sobre las poblaciones de vertebrados pequeños al reducir el tamaño del grupo de edad que los consume y controlar el número de renacuajos de rana toro, que son los responsables de los drásticos cambios en la composición de las comunidades de algas y macroinvertebrados bentónicos, alterando así la estructura de las comunidades acuáticas.

2. Se debe estudiar la eficiencia de algunos predadores potenciales de rana toro, representados por babillas y algunas serpientes inofensivas y útiles para la agricultura como las constrictoras de la familia Boidae, y algunas serpientes acuáticas, que pueden limitar la expansión de la rana y mantener niveles reducidos de población. En mi opinión, las babillas pueden llegar a constituirse en un eficaz instrumento de control para *Rana catesbeiana*, en los valles del Magdalena y Cauca, dado que compar-

ten el mismo microhábitat y los neonatos de las babillas consumen con especial predilección renacuajos y postmetamórficos de rana toro.

Por otra parte se deberá evaluar la conveniencia de introducir o repoblar la Reserva de Sonso, con algunos de estos predadores, que podrían ofrecer una alternativa económica adicional, dado que si se llegara a producir un incremento excesivo de sus poblaciones, estas podrían ser controladas y los recursos obtenidos por la comercialización de sus productos, ser reinvertidos en los programas de investigación y control de rana toro, de una manera similar a la que se efectúa en los países Africanos con los elefantes.

3. Es absolutamente indispensable investigar la distribución actual de rana toro en Colombia y proyectar un mapa de riesgos, donde se identifiquen los ecosistemas y especies biológicas que pudieran ser altamente afectadas y definir estrategias adecuadas para su conservación, con antelación a su contaminación. Al respecto, se puede esperar que de acuerdo a sus preferencias ecológicas *Rana catesbeiana* invada y se establezca con éxito en los biomas de sabanas y praderas abiertas como las del Valle bajo del Magdalena y la Orinoquía y sus límites de distribución se ubiquen en la periferia de las selvas lluviosas tropicales.

Por estas circunstancias se considera de vital importancia el estudiar la dinámica de las comunidades de vertebrados pequeños, centrandolo en los grupos zoológicos que comparten el mismo microhábitat y en los anfibios que exhiben biotipos similares (vgr. *Rana vaillanti*, *R. palmipes*); esto es formas de vida con una estructura morfológica y fisiológicas muy parecidas, como las diferentes especies de anuros del género *Leptodactylus*, puesto que por lo regular estos organismos ocupan nichos ecológicos muy parecidos al de *Rana catesbeiana* y podrían ser los primeros en desaparecer.

4. Como las poblaciones de *Rana catesbeiana* presentes en Colombia proceden de un grupo muy pequeño de parentales, ya que prácticamente toda la descendencia proviene de 2 hembras y 4 machos adultos (de los 9 ejemplares que fueron introducidas del Brasil, a finales de 1986), que aún se mantenían vivos en febrero de 1989 y a partir de los cuales se generaron las progenies utilizadas por el INDERENA y el SENA en los estudios de impacto ambiental y factibilidad técnica de crianza desarrollados en San Marcos y Buga, respectivamente; cabría esperar que estas poblaciones tuvieran muy poca viabilidad en el tiempo, dadas las altas tasas de endogamia y la homogenización del pool genético de la misma.

Estas características genéticas excepcionales necesitan ser estudiadas y plantean, al menos teóricamente, la factibilidad de manejo de las poblaciones por medio de la manipulación genética y la propagación de genes indeseables dentro de las mismas.

Por último, sólo resta advertir que la propagación de rana toro en Colombia es un hecho demostrado, cuyos impactos sobre la fauna nativa y los ecosistemas, apenas comienzan a vislumbrarse y pueden llegar a tener consecuencias más dramáticas, a menos que se implementen, de manera inmediata, algunas medidas orientadas a disminuir el tamaño de las poblaciones, que requieren del concurso jurídico, administrativo e investigativo del sector ambiental del país, para llegar a la conformación de un equipo de trabajo, que aborde el estudio de una problemática más compleja y mayor, representada no solo por la introducción de especies exóticas, sino por la reubicación y trasplante de varias especies de la fauna nativa.

### Agradecimientos

La realización de este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo financiero otorgado por el Instituto Alexander Von Humboldt y la colaboración brindada por algunos de sus funcionarios como los doctores Germán Andrade y Natalia Arango, quienes con sus comentarios y aportes críticos permitieron mejorar ostensiblemente el texto. De igual forma son extensivos mis agradecimientos a los doctores Jorge Hernández Camacho, John D. Lynch, Joaquín Romero y Jorge Humberto Restrepo, por sus opiniones y todo tipo de ayudas otorgadas durante la ejecución de la investigación.

El biólogo Heiler Restrepo realizó la identificación de los insectos encontrados como parte de los contenidos estomacales y el Doctor Edgar Linares, gentilmente identificó los moluscos.

### Bibliografía

Ayala, S., 1986. Saurios de Colombia, lista actualizada y distribución de ejemplares colombianos en los museos. *Caldasia*, 15 (71-75): 555-575.

Barbour, T. & B. Shreve, 1934. A new race of rock Iguana. *Occ. Papers Boston. Soc. Nat. Hist.*, 8: 197-198.

Barriga, E., J. Hernández-Camacho, J. Jaramillo, R. Jaramillo, L. E. Mora-Osejo, P. Pinto & P. M. Ruiz - Carranza. 1969. La Isla de San Andrés. Contribución al conocimiento de su ecología, flora, fauna y pesca. 152 pp., figs, 1 pl., tabs. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. (2a. edición publicada en 1985).

Bury, B. R. & J. A. Whelan. 1984. Ecology and management of the bullfrog. United States Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. Resource Publication 155. Washington, D.C., 23 pp.

Bruneau, M. & E. Magnin. 1980. Croissance, nutrition, et reproduction des ouaouarons *Rana catesbeiana* Shaw (Amphibia: Anura) des Laurentides au nord de Montreal. *Can. J. Zool.*, 58:175-183.

Cengel, D.J., J. E. Step & R.L. Kirkpatrick. 1978. Pine vole reproduction in relation to food habits and body fat. *J. Wildlif. Manage.*, 42 (4):822-833.

Cohen, N. W., 1975. California anurans and their adaptations. *Terra*, 13: 6-13.

Colwell, R. K. & D.J. Futuyma, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52:567-586.

Conant, R., 1975. A field guide to reptiles and amphibians of Eastern and Central North America. Houghton Mifflin Co., Boston. 429 pp.

Currie, W. & E. D. Bellis. 1969. Home range and movements of the bullfrog *Rana catesbeiana* Shaw, in an Ontario Pond. *Copeia*, 1969 (4): 688-692.

DeLury, D. B., 1951. On the planning of experiments for the estimation of fish populations. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 8: 281-307.

Dole, J. W., 1965. Summer movements of adult leopard frogs *Rana pipiens* Schreber in northern Michigan. *Ecology*, 46: 236-255.

Dunn, E.R., 1945. The Amphibians and Reptiles of the Colombian Caribbean Islands San Andres and Providencia. *Caldasia*, 3 (14):269-271.

Dunn, E. R. & L. H. Saxe Jr., 1950. Results of the Catherwood-Chaplin West Indies Expedition, 1948. Part V. Amphibians and Reptiles of San Andres and Providencia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 102: 141-165.

Emerson, S. B., 1985. Skull shape in frogs-correlation with diets. *Herpetologica*, 41:177-188.

Emlen, S.T., 1968. Territoriality in the bullfrog *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 1968 (2): 240-243.

\_\_\_\_\_, 1977. "Double clutching" and its possible significance in the bullfrog. *Copeia*, 1977 (4): 749-751.

\_\_\_\_\_, & L. Oring, 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215-223.

Evans, M. & M. Lampo, 1996. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *J. Herpetol.*, 30 (1): 73-76.

Gomdim, W. & B. Sohmer, 1959. Advanced algebra and calculus made in sample. Ed. Made Simple Books. Doubleday Company Insurance, Garden City. New York. 222 pp.

Gruia-Gray, J. & S. S. Desser. 1992. Citopathologic observations and epizootiology of frog erythrocytic virus in bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *J. Wildlife. Dis.*, 28 (1): 34-41.

Hammerson G.A., 1982. Bullfrog eliminating leopard frogs in Colorado. *Herpetol. Rev.*, 13:115-116.

Hayes, M.P. & M. R. Jennings. 1986. Decline of ranid frogs species in western North America: are bullfrogs (*Rana catesbeiana*) responsible?. *J. Herpetol.*, 20:490-509.

Hayek, L-A. C., 1994. Estimating Populations Size: Removal sampling. pp 183-205. *In: Heyer et al.*(eds.).

- Hedeon, S.E., 1975. Premetamorphic growth of *Rana catesbeiana* in southeastern Ohio. *Ohio J. Sci.*, 75:182-183.
- Hernández-Camacho, J. 1971. Aspectos sobre introducción de especies exóticas. Primer Seminario sobre la Piscicultura en Colombia. INDERENA, 62 pp, 3 anexos, mimeografiado.
- Heyer, R. W., M. A. Donnelly., R. W. McDiarmid, L.-A. C. Hayek, & M. S. Foster. (Eds.) 1994. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington. 364 pp.
- Jameson, D.L., 1956. Growth, dispersal and survival of the Pacific tree frog. *Copeia*, 1956 (1):25-29.
- Krebs, Ch. J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins, New York. 465 pp.
- Korschgen, L. & T. S. Baskett. 1963. Foods of impoundment and stream-dwelling bullfrogs in Missouri. *Herpetologica*, 19:89-99.
- Kramek, W. C., 1976. Feeding behaviour of *Rana septentrionalis* (Amphibia, Anura, Ranidae). *J. Herpetol.*, 10:249-251.
- Kupferberg, S.J. 1993. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invade a northern California river: a plague or species coexistence?. *Frolog*, 7: 4.
- Levins, R., 1968. Evolution in changing environments: Some theoretical explorations. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. 120 pp.
- McAlpine, D. F. & T. G. Dilworth. 1989. Microhabitat and prey size among three species of *Rana* (Anura:Ranidae) sympatric in eastern Canada. *Can. J. Zool.*, 67:2224-2252.
- Maghew, C. & D. Wright. 1970. Seasonal changes in testicular histology of three species of lizards genus *Uma* J. *Morph.*, 130:163-186.
- Medem, F., 1960. Datos zoogeográficos y ecológicos sobre los *Crocodylia* y *Testudinata* del alto Caquetá y Río Caguán. *Caldasia*, 8(38): 341-351.
- \_\_\_\_\_. 1969. Estudios adicionales sobre los *Crocodylia* y *Testudinata* del alto Caquetá y Río Caguán. *Caldasia*, 10(48):329-353.
- Méndez, A., 1977. Aspectos ecológicos y etológicos relacionados con la reproducción de dos especies de géneros diferentes de la familia Gekkonidae: *Gonatodes concinnatus* y *Hemidactylus brookii*. Trabajo de grado, Dpto. de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 139 pp.
- Moyle, P.B., 1973. Effects of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia*, 1973 (1): 18-22.
- Olson D., 1995. Pacific northwest update. Declining Amphibian Populations Task Force. *Frolog*, 14:2.
- Orjuela, M. F. & J. M. Carvajal. 1990. Informe del trabajo realizado durante el primer año del proyecto de apropiación de tecnología y capacitación técnica en el cultivo de ranas (Convenio SENA-INDERENA). Centro Agropecuario de Buga, SENA. 65 pp., 5 anexos, 8 tablas.
- Pianka, E. R., 1975. Niche relations of desert lizards. In: Cody, M.L. & J.M. Diamond (Eds.). Ecology and evolution of communities. Harvard University Press. Cambridge, pp. 292-314.
- Pielou, E.C., 1977. Mathematical ecology. Wiley-Interscience Publ. New York. 165 pp.
- Quintero, A., 1990. Determinación de producción de rana toro (*Rana catesbeiana*, Shaw, 1802). Términos de referencia para el estudio de producción presentado por la Universidad de Caldas y la Corporación Financiera de Caldas ante el INDERENA. Universidad de Caldas. Bogotá. Mimeografiado, 60 pp.
- Rodríguez, J.V., J.V. Rueda., J. Hernández-Camacho, & J.E. Morales. 1986. Colombia, Fauna en peligro. Proyecto Cuenca Alta Magdalena-PROCAM-INDERENA. 17 pp.
- Rueda-Almonacid, J.V., 1998. Aspectos generales sobre la situación actual de las poblaciones adventicias de rana toro (*Rana catesbeiana*) en el Valle del Cauca. pp.101-103. In: Chaves, M.E & N. Arango (Eds.). Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad Colombia-1997. Tomo II: Causas de pérdida de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente.
- Rodríguez-Tarrés, R., 1987. (Ed.). Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. The Wildlife Society. 703 pp.
- Ryan, M.J., 1980. Growth rates of some ranids under natural conditions. *Copeia*, 1980 (1):73-80.
- Schroeder, E.E. & T. Baskett. 1968. Age estimation, growth rates, and population structure in Missouri Bullfrogs. *Copeia*, 1968:583-592.
- Schoener, T.W., 1989. Should hindgut contents be included in lizard dietary compilations?. *J. Herpetol.*, 23:455-458.
- Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163 (4148): 688.
- Skeen, J.E., 1974. The relationships of certain rumino-reticular and blood variables to the nutritional status of white-tailed deer. Ph.D. Thesis. Va. Polytech. Inst. State. Univ. Blacksburg. 98 pp.
- Stewart, M. M. & P. Sandison. 1972. Comparative food habits of sympatric mink frogs, bullfrogs, and green frogs. *J. Herpetol.*, 6:241-244.
- Taylor, R. J. & E. D. Michael. 1972. Habitat effects on monthly foods of bullfrogs in eastern Texas. *Proc. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm.*, 25:176-186.
- Thrall, J., 1972. Food, feeding, and digestive physiology of the larval bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw. *Diss. Abstr.*, 33B:1861.
- Treanor, R.R., 1975. Management of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) resource in California. *Calif. Dep. Fish Game, Inland Fish. Admin. Rep.*, 75-1. 30 pp.
- Treanor, R. R. & S.J. Nichola. 1972. A preliminary study of the commercial and sporting utilization of the bullfrog, *R. catesbeiana* Shaw in California. *Calif. Dep. Fish Game, Inland Fish. Admin. Rep.*, 72-4. 23 pp.
- Vanzolini, P. E., 1968. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arquivos de Zoologia. S.Paulo.*, 17(2):35-112.
- Wells, K.D., 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.*, 25:666-693.
- Werner, E. E., G. A. Wellborn, & M. A. McPeck. 1995. Diet composition in postmetamorphic bullfrogs and green frogs: implications for interspecific predation and competition. *Journal of Herpetology*, 29 (4):600-607.
- Whittaker, R.H., 1970. Communities and ecosystems. McMillan Co., London, 162 pp.
- White, G.C., D. R. Anderson, K. P. Burnham & D. L. Otis, 1982. Capture-Recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, New Mexico. LA-8787. NERP.235 pp.
- Wiley, R.H., 1973. Territoriality and nonrandom mating in the sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. *Anim. Behav. Monogr.*, 6:85-169.