

**DISPERSIÓN DE LA RANA TORO, *Lithobates catesbeianus* (Shaw 1802)  
(ANURA: RANIDAE), EN EL ESTADO MÉRIDA, VENEZUELA, ENTRE 2005-2013****DISPERSAL OF BULLFROG, *Lithobates catesbeianus* (Shaw 1802) (ANURA: RANIDAE)  
IN MÉRIDA STATE, VENEZUELA, BETWEEN 2005 AND 2013**FRANCISCO NAVA-GONZÁLEZ<sup>1</sup>, DINORA SÁNCHEZ<sup>2</sup>, MARIELLA MÁRQUEZ<sup>3</sup>, GRISEL VELÁSQUEZ<sup>4</sup>, JAVIER VALERA-LEAL<sup>5</sup>, LUIS DÍAZ<sup>6</sup>

*Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, <sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Sensorial, <sup>2</sup>Unidad de Diversidad Biológica, <sup>3</sup>Unidad de Articulación Comunitaria, <sup>4</sup>Unidad de Sistema de Información Geográfica, Caracas, Venezuela, <sup>5</sup>Fundación de Investigaciones Marítimas del Territorio Insular Francisco de Miranda - FUNDAMAR-MIRANDA, Caracas, Venezuela, <sup>6</sup>Ministerio del Poder Popular para Ecosocialismo y Aguas, Dirección General de Diversidad Biológica, Caracas, Venezuela*  
E-mail: fjnavag@gmail.com

**RESUMEN**

La rana toro, *Lithobates catesbeianus*, está entre las 100 especies invasoras más peligrosas del mundo. Su introducción en los Andes venezolanos genera preocupación debido al gran número de especies endémicas que podrían verse afectadas. Se planteó evaluar la dispersión de *L. catesbeianus* en el occidente de Venezuela con la intención de identificar las regiones donde es prioritario tomar acciones de seguimiento y control para evitar nuevas invasiones. Con base en registros de presencia y ausencia de la rana toro, se actualizó su distribución y comparó con las reportadas previamente para 2005 (46,001 km<sup>2</sup>) y 2010 (53,502 km<sup>2</sup>). El área invadida en 2013 fue de 76,417 km<sup>2</sup>, aumentado a 1,6 veces el área de distribución registrada en 2005, a una razón de 3,041 km<sup>2</sup> por año. Factores como la pendiente del terreno, la presencia de bosques y la presencia de cuerpos de agua lóticos podrían estar actuando como barreras para la dispersión. Considerando que la distribución de esta especie en Venezuela para 2013 se circunscribe a las cuencas altas de los ríos Capazón, Las González y de la Quebrada La Sucia en el estado Mérida, Venezuela, las regiones que presentan mayor riesgo de ser invadidas por dispersión natural, se encuentran aguas abajo. Sin embargo, el riesgo de invasión por introducción en otras zonas aledañas y similares a las invadidas actualmente sigue estando presente. Se recomienda la conservación y recuperación de bosques en la región, la elaboración de protocolos de alerta temprana en regiones con mayor riesgo de invasión y mantener la medida de prohibición de movilización de esta especie.

**PALABRAS CLAVE:** *Rana catesbeiana*, Especie exótica, Cordillera de Mérida, amenaza de anfibios, invasión biológica.

**ABSTRACT**

The bullfrog, *Lithobates catesbeianus*, is one of the one hundred worst invasive species in the world. Its introduction into the Venezuelan Andes is worrying due to the large number of endemic species that could be affected by its presence. We examined the dispersal of *Lithobates catesbeianus* in western Venezuela to identify the areas where follow-up and control are a priority to avoid further invasion. Based on data on absence and presence of the bullfrog, we updated its distribution and compared it to records from 2005 (46.001 km<sup>2</sup>) and 2010 (53.502 km<sup>2</sup>). The area invaded by 2013 was 76.417 km<sup>2</sup>, 1.6 times the distribution in 2005, growing at a rate of 3,041 km<sup>2</sup> per year. Factors such as inclination of the terrain, presence of forests and bodies of fast moving water could be acting as barriers to further dispersal. Taking into account that the distribution of this species in Venezuela by 2013 was limited to the basins of the rivers Capazón, Las González and Quebrada La Sucia in Mérida state; the regions at the greatest risk of being invaded due to natural dispersal are downriver from these bodies of water. However, the risk of invasion exists due to human introduction in nearby areas similar to those currently inhabited by the bullfrog. Our recommendations are the conservation and reforestation of forests in the area, the creation of early warning protocols for the areas at greatest risk of invasion, and the continuation of measures prohibiting the transportation of bullfrogs outside of their current distribution.

**KEY WORDS:** *Rana catesbeiana*, Exotic species, mountains of Mérida, threats to amphibians, biological invasion.

**INTRODUCCIÓN**

Son diversas las especies invasoras que han incrementado rápidamente su distribución en los sitios donde han sido introducidas (Lowe *et al.* 2004). Entre ellas se encuentra la rana toro, *Lithobates catesbeianus*, catalogada como una de las 100 especies invasoras más peligrosas del mundo (GISD 2005). Esta rana es nativa de América del Norte y actualmente se encuentra habitando nuevos

territorios en 41 países de cuatro continentes (Ficetola *et al.* 2007, Barrasso *et al.* 2009), donde se ve favorecida por los hábitats con alta intervención antrópica (Havel *et al.* 2005, Peterson *et al.* 2013). Las introducciones de rana toro han sido ocasionadas por su uso como especie ornamental, como controlador biológico de plagas, pero principalmente por su cría para la producción de carne (Jennings y Hayes 1985), ocasionándose escapes accidentales de granjas de cría o por liberación intencional para su

cría en los ecosistemas. La introducción de *L. catesbeianus* en varios de estos países ha estado relacionada con la disminución de especies nativas (Moyle 1973, Snow y Witmer 2010, Li *et al.* 2011, Sánchez 2012). Diversos estudios experimentales y de campo indican que la rana toro puede afectar a otras especies a través de mecanismos como la depredación (Kupferberg 1997, Mueller *et al.* 2006), la competencia (Kupferberg 1997, Daza-Vaca y Castro-Herrera 1999, Kiesecker *et al.* 2001) y/o la transmisión de enfermedades (Daszak *et al.* 2004, Hanselmann *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2008). El impacto negativo que *L. catesbeianus* ha tenido en los países donde ha sido introducida y su amplia dispersión en el mundo, han hecho de esta especie sujeto de diversos estudios que contribuyan con su erradicación y control.

La rana toro fue reportada por primera vez en Venezuela en el año 2001, específicamente en los Andes Merideños (Barrio-Amorós 2001) (Fig. 1), generando preocupación por el peligro potencial que representa para la biodiversidad, en especial porque esta región cuentan con un alto nivel de riqueza de especies y endemismo (Lampo *et al.* 2008). Para el momento de su invasión, una evaluación promovida por el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente arrojó la presencia de la especie en 14 lagunas de 23 inspeccionadas. Las 23 lagunas muestreadas estuvieron ubicadas en un área de 45 km<sup>2</sup>, no obstante, en el informe no se precisó el área invadida (Díaz de Pascual y Chacón-Ortiz 2002). Para la fecha también el Ministerio decretó una medida de prohibición de movilización de la especie en todo el territorio nacional (MPPA 2002). Consecutivamente, se reporta que para el año 2005 la superficie ocupada por la rana toro era de unos 45 km<sup>2</sup>, donde se corroboró su presencia en 33 lagunas (Sánchez 2012). Posteriormente, en 2010 se evaluó el borde de la distribución reportada para 2005, encontrándose que ésta se había ampliado hacia el norte del área invadida (Díaz 2010). Los escasos estudios sobre el impacto que esta rana tiene en la región indican que es capaz de depredar especies nativas, entre las cuales se incluye a la rana endémica *Dendropsophus meridensis* (Díaz de Pascual y Guerrero 2008). Además la rana toro se comporta como reservorio del patógeno de anfibios *Batrachochytrium dendrobatidis* (Hanselmann *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2008) el cual es una de las causas próximas de la disminución de poblaciones de anfibios en el mundo.

Uno de los factores más importantes de la ecología de poblaciones es la dispersión. Aspectos espaciales y temporales del movimiento de los animales son fundamentales para la regulación de las

poblaciones, la dinámica de metapoblaciones y la persistencia a largo plazo de las especies (Semlitsch 2008). En este sentido, la comprensión del movimiento de los animales es fundamental para entender muchos aspectos de la gestión y conservación de la diversidad biológica, tales como la conservación de especies amenazadas, el impacto de uso de la tierra y la proliferación de especies invasoras.



Figura 1. Ejemplar adultos de rana toro, *Lithobates catesbeianus* (Shaw 1802), en laguna artificial ubicada en el sector de Miraflores, municipio Campo Elías, estado Mérida Venezuela (Fotografía Leonardo Fernández Vilorio).

En los anfibios la dispersión se ha definido como movimientos unidireccionales desde sitios de nacimiento a los sitios de reproducción que no son el de nacimiento y no son parte de la población local (Semlitsch 2008). Respecto a la dispersión de rana toro se han realizado diversos trabajos, algunos enfocados en el movimiento de individuos de la población (Raney 1940, Willis *et al.* 1956) y otros en los factores que pueden afectar la capacidad de movimiento de la especie (Fuller *et al.* 2011, Peterson *et al.* 2013). Entre los factores estudiados se destaca el papel que juegan frente a la dispersión de esta especie la alteración de hábitats (McKinney y Lockwood 1999), la presencia de humedales (Maret *et al.* 2006) y la heterogeneidad del terreno (Peterson *et al.* 2013).

En este trabajo se muestra un análisis del proceso de dispersión de la rana toro en los Andes merideños. Para esto se registró su distribución entre 2005 y 2013, incluyendo la observación de la respuesta de esta especie a la complejidad del paisaje de la zona. Este análisis permitió identificar los lugares que fueron invadidos hasta 2013 y los que pueden estar potencialmente afectados por la invasión de rana toro, siendo esta información una contribución para la generación de propuestas de gestión y control de este problema.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Entre los años 2003 y 2005 Sánchez (2012), realizó muestreos exhaustivos hacia el centro-norte del estado Mérida, con el fin de delimitar hasta donde había logrado dispersarse la rana toro. El área considerada en ese estudio se ubicó entre las coordenadas geográficas Datum WGS84 de Latitud  $08^{\circ} 18' 0''$  N, longitud  $71^{\circ} 30' 0''$  W y latitud  $08^{\circ} 55' 11.99''$  N, Longitud  $71^{\circ} 50' 24''$  W, con una superficie aproximada de 2.183,8 km<sup>2</sup> (Fig. 2). La zona de mayor elevación alcanzó 2.600 m de altitud en la base del Páramo El Tambor, mientras que la zona más baja se ubicó a 80 m de altitud en los alrededores de El Vigía. De un total de 143 localidades visitadas el 22% estuvo conformado por cuerpos de agua temporales y hábitats terrestres

como bosques, potreros anegados y márgenes de carreteras; el 78% restante fueron cuerpos de agua permanentes como ríos, quebradas y lagunas. Entre estos últimos el 36% representaron ambientes lóticos, mientras que 64% fueron lénticos. El 100% de los lugares donde se registró la presencia de rana toro fueron cuerpos de agua lénticos tanto permanentes como temporales. Luego de este muestreo exhaustivo los siguientes muestreos en 2010 y 2013 se restringieron a los frentes de dispersión de la distribución registrada en 2003-2005 considerando sólo los ambientes lénticos. En cada uno de los lugares incluidos en los diferentes muestreos fueron registrados la presencia de la especie, el tipo de hábitat, las coordenadas geográficas y la altitud.

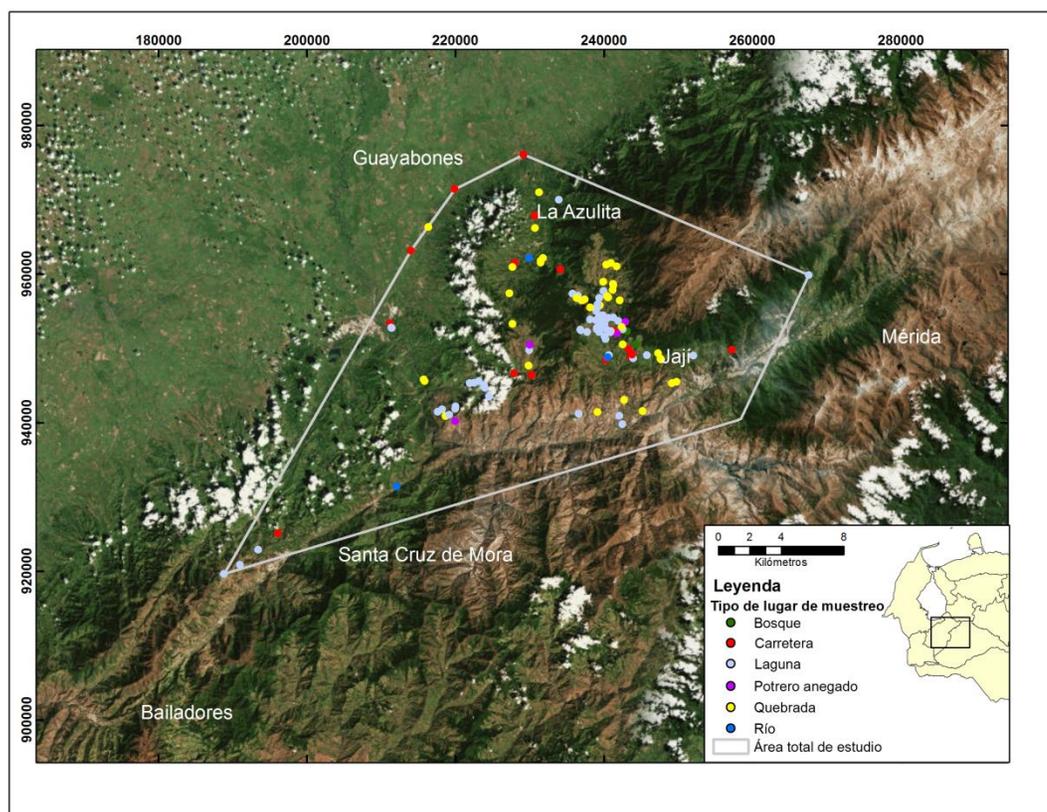


Figura 2. Área total de estudio, estado Mérida, Venezuela. Punto por punto indican los sitios muestreados para detectar *Lithobates catesbeianus* y su característica.

Para la selección de las localidades de muestreo se emplearon mapas a escala 1:25.000, imágenes de satélite Ikonos con una resolución espacial de 1m<sup>2</sup> y una resolución espectral de cuatro bandas ortorectificadas (rojo, verde, azul e infrarrojo cercano) e imágenes disponibles de ArcGis Online-Esri (ESRI 2016). Además, se contó con el acompañamiento de los pobladores de los diferentes sectores muestreados

para la localización de cuerpos de agua y poblaciones de rana toro. Esta metodología fue aplicada para la recolección de datos de distribución conocida durante los años 2003-2005 (Sánchez 2012), el año 2010 (Díaz 2010) y el año 2013 (Nava 2015). Con la información obtenida y siguiendo los procedimientos recomendados por UICN (2012) se construyeron polígonos por el método de mínimos convexos como

aproximación a la distribución de esta especie, para cada una de las fechas.

Para analizar de forma preliminar la influencia de la complejidad del paisaje sobre la dispersión de rana toro, se elaboraron una serie de mapas que permitieron observar los cambios en la distribución de esta especie durante el periodo 2005-2013 y la variación en el territorio de factores como la pendiente del terreno, la presencia de bosques y la presencia de cuerpos de agua lóticos. Para generar estos mapas se realizaron modelos de pendientes del terreno basados en un modelo digital de elevación con una resolución de 30 m (U.S. Geological Survey 2016), capas vectorizadas de los cuerpos de agua lóticos a escala 1:25.000 y la poligonal del Parque Nacional Sierra La Culata (Rodríguez *et al.* 2014). Con base en la experiencia obtenida en este trabajo y para el uso de futuras investigaciones en esta área, se están diseñando modelos que permitan evaluar la influencia de las variables antes mencionadas sobre la dispersión y la distribución potencial de esta especie.

## RESULTADOS

Para el año 2013, fueron detectadas poblaciones de *L. catesbeianus* en el sector de Jají-Carbonera y sus alrededores, entre los páramos El Tambor y Campanario, abarcando parte de la cuenca alta del Río Capazón y la Quebrada La Sucia, y en una menor proporción, la cuenca alta del Río Las González. En esta área, su distribución se extendió, por el sur desde el sector La Mucubanga al suroeste hasta el sector Loma de Los Guamos por el sureste y por el norte desde El Chorotal por el noroeste hasta la población de Capaz por el noreste (Fig. 3). A partir de los registros de distribución considerados durante el periodo de tiempo estudiado, se obtuvo que el área invadida para 2005 fue de 46,001 km<sup>2</sup>, para 2010 fue de 53,502 km<sup>2</sup> y para 2013 fue de 76,417 km<sup>2</sup> (Fig. 3). Esto muestra que el área invadida ha aumentado a 1,6 veces el área de distribución registrada en 2005, a una razón de 3,041 km<sup>2</sup> por año aproximadamente. Respecto a la expansión del área de invasión, ésta ha sido heterogénea, aumentando principalmente hacia el norte y el sur (Fig. 3).

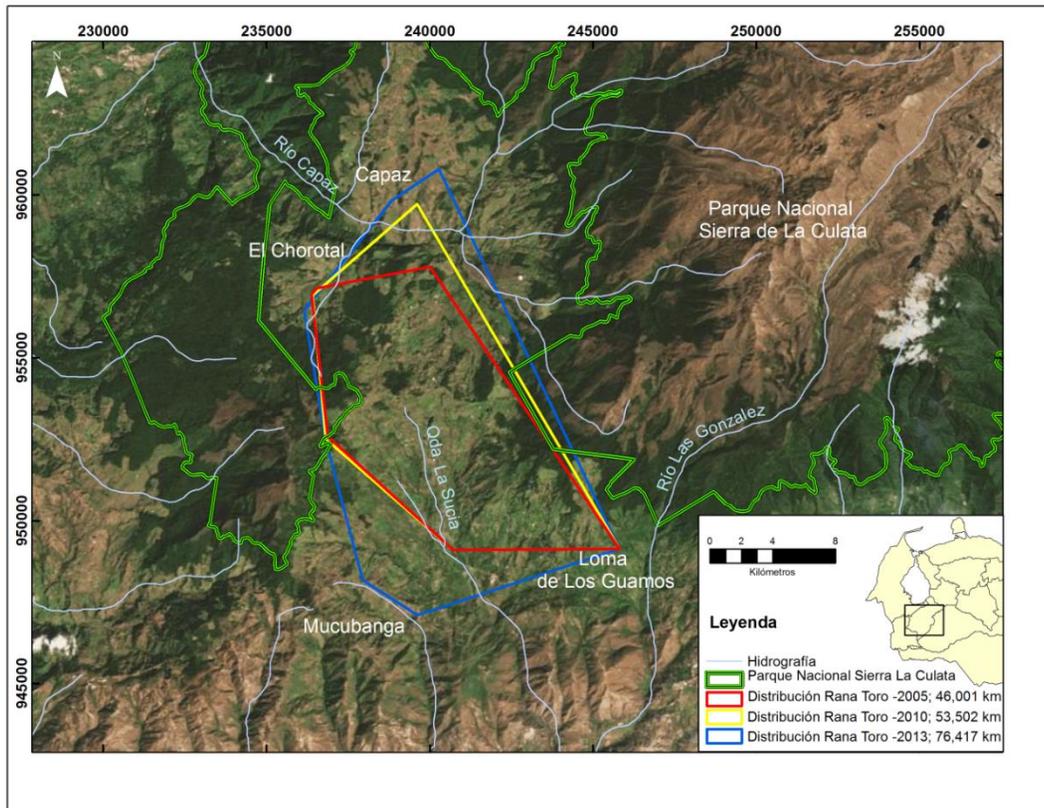


Figura 3. Polígonos de la distribución de *Lithobates catesbeianus* para 2005, 2010 y 2013, estado Mérida, Venezuela.

Al extremo sureste de la distribución no hubo cambio desde 2005, en este lugar la rana toro no ha logrado superar el Río Las González. Por el contrario

al suroeste se encuentra la Quebrada La Sucia donde la rana toro está presente a ambos lados del curso de agua. En el norte las poblaciones de rana toro

lograron pasar al otro lado del Río Capazón, aumentando su distribución e invadiendo la zona baja de Capaz durante el periodo 2005 - 2010. El promedio de la pendiente del terreno dentro del polígono de distribución de rana toro para 2013, fue de  $13,5^\circ$  ( $\pm 7,1^\circ$ ), mientras que más allá de los límites sur y norte de este polígono se observaron

cambios abruptos con pendientes superiores a los  $30^\circ$  (Fig. 4). Por último, en el mapa (Fig. 3) se muestra delineado en color verde el polígono del Parque Nacional Sierra La Culata, donde es evidente que el bosque nublado aun conservado dentro de sus linderos, rodea de forma parcial la región invadida por la rana toro.

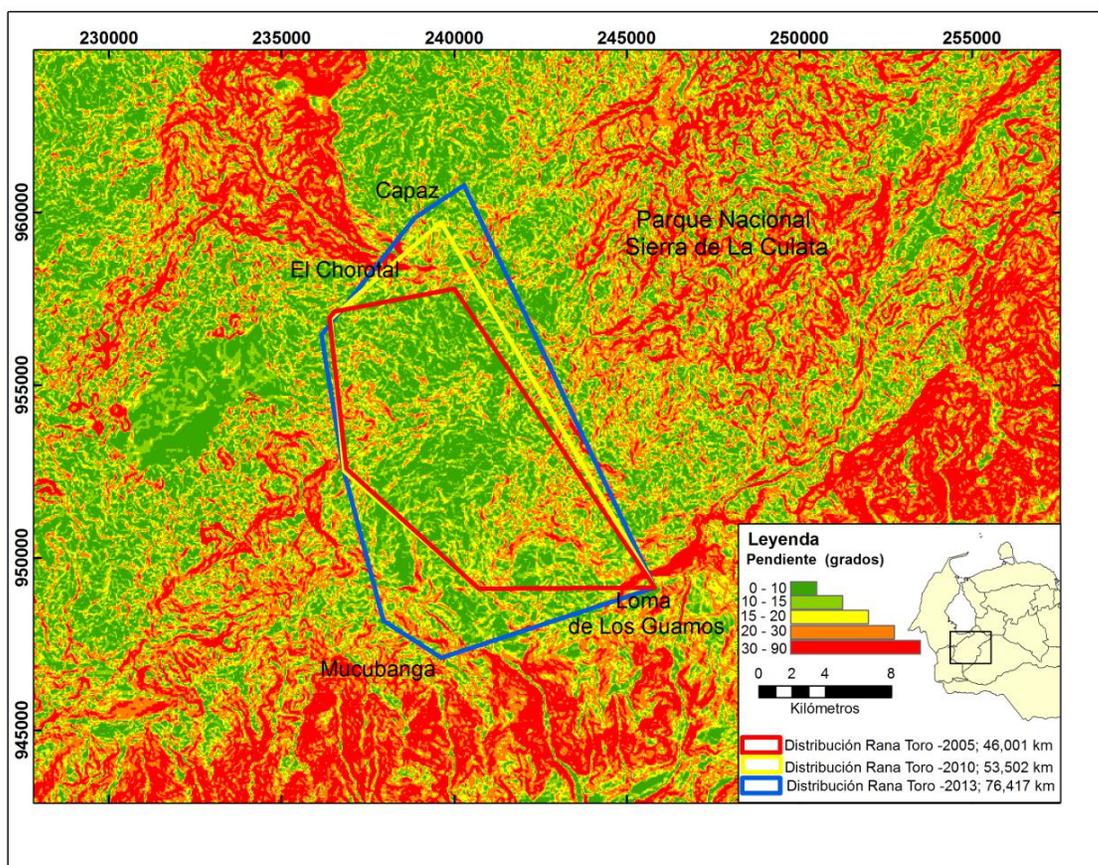


Figura 4. Pendiente del terreno (expresada en grados) del área de distribución y frente de dispersión de *Lithobates catesbeianus* para 2005, 2010 y 2013, estado Mérida, Venezuela.

## DISCUSIÓN

Son escasas las referencias sobre tasas de dispersión de anfibios, sin embargo, es conocido que la rana toro tiene una gran capacidad de movilización. En trabajos realizados mediante marcaje y recaptura, las máximas distancias recorridas registradas para individuos de esta especie variaron entre 0,9 km y 1,6 km por año (Raney 1940, Willis *et al.* 1956, Peterson *et al.* 2013). En Venezuela, se encontró que para el año 2013 la expansión de rana toro había ocupado 76,417 km<sup>2</sup> y aún permanecía sin ser invadido un sector con características similares y sin ningún tipo de barrera aparente, de aproximadamente 25,5 km<sup>2</sup>, al norte de

la distribución (Fig. 3). En esta zona, predomina el uso agrícola y pecuario del territorio, lo que le confiere características relativamente homogéneas. Por lo tanto, se esperaría que a una tasa de dispersión de 3,04 km<sup>2</sup>/año la totalidad de este territorio sea invadido en los siguientes ocho años luego de 2013.

En la región existe una tradición de uso agrícola y pecuario, por lo que es común encontrar zonas con características similares a las invadidas actualmente por la rana toro. La intervención antrópica puede facilitar el establecimiento de especies invasoras (McKinney y Lockwood 1999, Rahel 2002) y específicamente en el caso de rana toro, las modificaciones en el flujo del agua como las

causadas por las intervenciones agrícolas y pecuarias favorecen el establecimiento de sus poblaciones y su capacidad de dispersión (Havel *et al.* 2005, Fuller *et al.* 2011, Peterson *et al.* 2013). Esto alerta sobre la posibilidad de nuevas invasiones con la llegada de algunos ejemplares a estas zonas, donde podría ocurrir un efecto fundador con consecuencias similares a las observadas en las áreas ya afectadas.

Las estrategias reproductivas pueden ser vistas como la combinación de atributos fisiológicos, morfológicos y de comportamiento que actúan en conjunto para producir un óptimo número de descendientes bajo ciertas condiciones ambientales, reflejando un compromiso con las presiones selectivas a las que están sometidas las especies (Duellman y Trueb 1986, Crump 2015). La rana toro pertenece a un grupo de anuros con uno de los modos reproductivos más comunes y extendido filogenéticamente. Este incluye a las especies que depositan sus huevos y larvas exclusivamente en cuerpos de agua lénticos, donde cumplen todo su desarrollo (Haddad y Prado 2005). Tal como lo confirman los registros tomados en este estudio en la zona invadida, la mayor probabilidad de establecimiento de poblaciones de rana toro se encuentra en ambientes con presencia de cuerpos de aguas lénticos. En este sentido, es probable que esta característica de la biología de la especie sea uno de los principales condicionantes de su capacidad de establecimiento y dispersión en ambientes con determinadas condiciones ambientales.

Los cursos de agua lénticos permanentes son aparentemente una de las barreras que condicionan la dispersión (Fig. 3). Esto se puede observar en el borde de la distribución que colinda con el Río Las González, el cual tiene el mayor caudal de la zona, mientras que en el caso de la Quebrada La Sucia de menor caudal el impedimento del movimiento no ocurre. A diferencia del Río Las González que nace a mayor altura en el Páramo El Campanario y tiene una longitud de 31 km, la Quebrada La Sucia tiene sus cabeceras en el Páramo El Tambor a una menor elevación y con una longitud de 15 km (Silva León 1999). Para esta última, es probable que la rana toro haya logrado llegar hasta las cabeceras o que haya pasado en verano cuando la quebrada tiene su menor caudal. Al norte de la distribución, en el Río Capazón con características similares a las antes descritas para el Río Las González, se esperaba que ocurriera un proceso similar, restringiendo el paso de la rana toro, sin embargo esto no ocurrió. Una posible explicación, apoyada por el testimonio de los pobladores locales, es la de la introducción de algunos ejemplares en lagunas de la zona baja de

Capaz en 2009 que han logrado establecerse y dispersarse desde entonces.

Por su parte, la pendiente del terreno también podría estar afectando la dispersión de la rana toro. Se puede observar como sectores con pendientes superiores a los 30° restringen la llegada de la rana toro al valle del río Chama y cuenca media del río Capazón respectivamente, mientras los polígonos de distribución presentan pendientes de 13,5° en promedio (Fig. 4). Se ha reportado que la ocurrencia de rana toro en humedales está negativamente relacionada con la complejidad topográfica del terreno, sugiriendo que esta característica puede actuar como barrera que ofrece resistencia para su dispersión (Peterson *et al.* 2013). La rana toro al igual que otras especies de la familia Ranidae, tiene modos reproductivos asociados a cuerpos de aguas lénticos (Duellman y Trueb 1986, Haddad y Prado 2005) y necesita de forma irrestricta la presencia de éstos para poder establecerse. En este sentido, se podría considerar que los territorios con pendientes altas, similares a los que encontramos al sur y norte de la distribución de rana toro, tienen menos probabilidades de mantener cuerpos de aguas lénticos, lo que significa que estas zonas presentan menor cantidad de lugares propicios para el establecimiento de poblaciones de esta invasora.

Otra potencial barrera para la dispersión de la rana toro es la presencia del bosque nublado. Este tipo de bosques, se caracteriza por presentar pendientes medias muy abruptas entre 20° y 35°, suelos profundos con alto contenido de materia orgánica y baja capacidad de retención de humedad (Ataroff 2001). Estudios sobre la dinámica hídrica indican que del porcentaje de agua que llega al suelo, 6% es interceptada por la hojarasca, sólo 1% escurre superficialmente y el resto se infiltra en el suelo (Ataroff y Rada 2000). Todas estas características contribuyen a que sea poco probable encontrar zonas de humedales y zonas anegadizas, siendo éstas reportadas como relacionadas positivamente con la probabilidad de ocurrencia de rana toro (Havel *et al.* 2005, Peterson *et al.* 2013). Es probable que las áreas de bosque nublado protegidas bajo la figura del Parque Nacional La Culata, estén actuando como una barrera para la dispersión natural de la rana toro al norte, este y oeste de su distribución. Así las regiones de bosques nublados parecieran no reunir las condiciones necesarias para la movilización y el establecimiento de poblaciones de rana toro, siendo más común encontrarlas en zonas con alta intervención antrópica que en este caso aumenta la densidad de humedales y cuerpos de agua lénticos por el uso agrícola o pecuario de las tierras.

## CONCLUSIONES

Identificar los factores que condicionan la capacidad de movimiento de los individuos de esta especie puede ayudar a limitar su propagación a nuevas regiones y el impacto en las regiones donde ya se ha establecido. La distribución actual de esta especie en Venezuela se circunscribe a las cuencas altas de los ríos Capazón, Las González y la Quebrada La Sucia, en consecuencia las regiones que se ubican en el pie de monte andino aguas abajo presentan mayor riesgo de ser invadidas por la dispersión natural. Factores como la pendiente del terreno, la presencia de bosques y ríos permanentes, están actuando como barreras que dificultan la dispersión de la rana toro. Sin embargo, el riesgo de invasión por introducción en otras zonas aledañas y similares a las invadidas actualmente sigue estando presente. Se recomienda la aplicación de medidas como la conservación y recuperación de los bosques de la región, así como la elaboración de protocolos de alerta temprana en las regiones con mayor riesgo de invasión, además de mantener la medida de prohibición de movilización de rana toro en todo el territorio nacional.

## AGRADECIMIENTOS

Al Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación-FONACIT por el financiamiento brindado a través del Programa de Estímulo para la Investigación, Proyecto PEI # 2011001391 y al Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas por financiar parcialmente las salidas de campo Proyecto #1129. Al Centro Multidisciplinario de Ciencias y a la Unidad de Articulación Comunitaria por el apoyo logístico prestado en Mérida durante el desarrollo del proyecto. Al Dr. Francisco Herrera por las sugerencias realizadas al manuscrito y a Karen Knight y Jon Paul Rodríguez por la traducción del resumen al idioma Inglés. Y en especial a Karen Knight, Ankiza Vásquez, Alonso Rua, Hermogenes Puente, Giancarlo Lacruz y a la Comuna Socialista Lomas Unidas de la cuenca del Río Macho-Capaz y a la Escuela Técnica Agropecuaria Robinsoniana Mistajá por el apoyo logístico para la ejecución de las salidas de campo y los aportes desde sus conocimientos del territorio.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ATAROFF M. 2001. Venezuela. En: KAPPELLE M., BROWN A. (Eds). Bosques Nublados del Neotrópico. Editorial IMBIO, San José, Costa Rica, pp. 397-442.

ATAROFF M, RADA F. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean Cloud Forest. *AMBIO*. 29(7):440-444.

BARRASSO DA, CAJADE R, NENDA SJ, BALORIANI G, HERRERA R. 2009. Introduction of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in natural and modified environments: an increasing conservation problem in Argentina. *South Am. J. Herpetol*. 4(1):69-75.

BARRIO-AMORÓS CL. 2001. Amphibian decline in Venezuela-the state of knowledge. *Froglog*. 47:2-3.

CRUMP ML. 2015. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *J. Herpetol*. 49(1):1-16.

DASZAK P, STRIEBY A, CUNNINGHAM AA, LONGCORE J, BROWN CC, PORTER D. 2004. Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetol. J*. 14:201-207.

DAZA-VACA JD, CASTRO-HERRERA F. 1999. Hábitos alimenticios de la rana toro (*Rana catesbeiana*) Anura: Ranidae, en el Valle del Cauca, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*. 23(Supl. Esp.): 265-274.

DÍAZ L. 2010. Informe de campo: Distribución actual de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*), en el estado Mérida. Serie de Informes Técnicos de la Oficina Nacional de Diversidad Biológica del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, Caracas, Venezuela, pp. 25.

DÍAZ DE PASCUAL A, CHACÓN-ORTIZ A. 2002. Informe final del proyecto: Diagnóstico de la colonización de la rana toro (*Rana catesbeiana* Shaw 1802: Ranidae: Amphibia) en el estado Mérida y medidas para su control. Universidad de Los Andes, Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Fundación Bullfrog, Mérida, Venezuela, pp. 1-31.

DÍAZ DE PASCUAL A, GUERRERO C. 2008. Diet composition of Bullfrog, *Rana catesbeiana* (Anura: Ranidae) introduced into the Venezuelan Andes. *Herpetol. Rev*. 39(4): 425-427.

DUELLMAN WE, TRUEB L. 1986. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, pp. 670.

- ESRI (ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE). 2016. ArcGis Online-Esri. Disponible en línea: <http://www.esri.com/software/arcgis/arcgisonline>. (Acceso 09.06.2016).
- FICETOLA GF, THULLER W, MIAUD C. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species-the American bullfrog. *Diversity Distrib.* (4):476-485.
- FULLER TE, POPE KL, ASHTON DT, WELSH HH. 2011. Linking the distribution of an invasive amphibian (*Rana catesbeiana*) to habitat conditions in a managed river system in Northern California. *Restor. Ecol.* 201(19):204-213.
- GISD (GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE). 2005. *Lithobates catesbeianus*. Disponible en línea: [www.issg.org](http://www.issg.org). (Acceso 01. 09.2015).
- HADDAD CF, PRADO CP. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience.* 55(3):207-217.
- HANSELMANN R, RODRÍGUEZ A, LAMPO M, FAJARDO-RAMOS L, AGUIRRE AA, KILPATRICK AM, RODRÍGUEZ JP, DASZAK P. 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biol. Conserv.* 120(2004):115-119.
- HAVEL JE, LEE CE, ZANDEN MJ. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *BioScience.* 55(6):518-525.
- JENNINGS MR, HAYES MP. 1985. Pre-1900 overharvest of California Red-legged frogs (*Rana aurora draytonii*): the inducement for Bullfrog (*Rana catesbeiana*) introduction. *Herpetologica.* 41(1):94-103.
- KIESECKER JM, BLAUSTEIN AR, MILLER C. 2001. Potencial mechanisms underlying the displacement of native red-legged frogs by introduced Bullfrogs. *Ecology.* 82(7):1964-1970.
- KUPFERBERG S. 1997. Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) invasion of a California River: the role of larval competition. *Ecology.* 78(6):1736-1751.
- LAMPO M, SÁNCHEZ D, CHACÓN-ORTIZ A. 2008. La rana toro: un invasor de la Cordillera de Mérida. Simposio Manejo y Conservación de la Fauna Silvestre. Embajada de Finlandia, Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, FUDECI, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, USB, Provita, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, PDVSA, Fundación Jardín Botánico de Caracas Dr. Tobías Lasser, Jardín Botánico de Caracas, Caracas, Venezuela, pp. 109-126.
- LI Y, KE Z, WANG Y, BLACKBURN TM. 2011. Frog community responses to recent American Bullfrog invasions. *Current Zool.* 57(1):83-92.
- LOWE S, BROWNE M, BOUDJELAS S, DE POORTER M. 2004. 100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database, Grupo Especialistas de Especies Invasoras-Comisión de Supervivencia de Especies, UICN.
- MARET TJ, SNYDER JD, COLLINS JP. 2006. Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biol. Conserv.* 127(2):129-138.
- MOYLE PB. 1973. Effects of introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia.* 1973(1):19-23.
- MCKINNEY M, LOCKWOOD J. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14(11):450-453.
- MPPA (MINISTERIO DEL PODER POPULAR PARA EL AMBIENTE). 2002. Resolución Ministerial N° 64 de fecha 15/07/2002. Se declara animal perjudicial a los individuos de la especie Rana (rana toro) introducidos ilegal e ilegítimamente al territorio nacional. Gaceta Oficial N° 37.585 de fecha 16/07/2002.
- MUELLER GA, CARPENTER J, THORNBRUGH D. 2006. Bullfrog tadpole (*Rana catesbeiana*) and red swamp crayfish (*Procambrus clarkii*) predation on early life stages of endangered razorback sucker (*Xyrauchen texanus*). *Southwestern Nat.* 51(2):258-261.
- NAVA F. 2015. Evaluación del impacto, distribución y métodos de control de la especie invasora rana toro (*Lithobates catesbeianus*), como contribución a la construcción y ejecución colectiva de su plan de control. Segundo informe de avance del proyecto PEI 2011001391,

- FONACIT, Caracas, pp. 23.
- PETERSON AC, RICHGELS KL, JOHNSON PT, MCKENZIE VJ. 2013. Investigating the dispersal routes used by an invasive amphibian, *Lithobates catesbeianus*, in human-dominated landscapes. *Biol. Invasions* 15(10):2179-2191.
- RAHEL FJ. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:291-315.
- RANEY EC. 1940. Summer Movements of the Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, as determined by the Jaw-Tag Method. *Am. Midl. Nat.* 23(3):733-745.
- RODRÍGUEZ JP, ZAMBRANO-MARTÍNEZ S, LAZO R, OLIVEIRA-MIRANDA MA. 2014. Representación Digital de las Áreas Naturales Protegidas de Venezuela: Parques Nacionales, Monumentos Naturales, Refugios de Fauna, Reservas de Fauna y Reservas de Biósfera. Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) y Total Venezuela, S.A. Caracas, Venezuela. Disponible en línea en: [www.ecosig.org.ve](http://www.ecosig.org.ve). (Acceso 01.09.2016).
- SÁNCHEZ D. 2012. Epidemiología de la infección por *Batrachochytrium dendrobatidis* en comunidades de anfibios nativos de los Andes venezolanos. Altos de Pipe: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología [Disertación Grado Doctora en Ciencias, mención Ecología], pp. 177.
- SÁNCHEZ D, CHACÓN-ORTIZ A, LEÓN F, HAN BA, LAMPO M. 2008. Widespread occurrence of an emerging pathogen in amphibian communities of the Venezuela Andes. *Biol. Conserv.* 141(2008):2898-2905.
- SEMLITSCH RD. 2008. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *J. Wildl. Manage.* 72(1):260-267.
- SILVA LEÓN GA. 1999. Análisis hidrográfico e hipsométrico de la cuenca alta y media del río Chama, estado Mérida, Venezuela. *Rev. Geog. Venez.* 40(1):9-41.
- SNOW NP, WITHMER G. 2010. American Bullfrogs as invasive species: a review of the introduction, subsequent problems, management options and future directions. Proc. 24th Vertebrate Pest Conference. University of California, Davis, California, USA, pp. 86-89.
- UICN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE). 2012. Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34 pp.
- U.S. GEOLOGICAL SURVEY. 2016. Aster-Global-DEM. Disponible en línea en: <http://gdex.cr.usgs.gov/gdex/>. (Acceso 11.06.2016).
- WILLIS YL, MOYLE DL, BASKETT TS. 1956. Emergence, Breeding, Hibernation, Movements and Transformation of the Bullfrog, *Rana catesbeiana*, in Missouri. *Copeia.* 1956(1):30-41.