



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMÉRICA**

DIRECCIÓN DE POSGRADO

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA:

**EFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS*
(SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL
PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO**

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magíster en
Biodiversidad y Cambio Climático

Autor

Lic. Manuel Rubén Dueñas Tituaña

Tutora

PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela

QUITO – ECUADOR

2020

ÍNDICE DE CONTENIDOS

PORTADA.....	i
AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR.....	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD.....	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL	v
DEDICATORIA.....	vi
AGRADECIMIENTOS.....	vii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
RESUMEN EJECUTIVO	xii
ABSTRACT.....	xiv
CAPITULO I.....	16
INTRODUCCIÓN.....	16
Justificación	20
Marco Teórico.....	20
Descripción de la especie a modelar	20
Modelos de distribución de especies.....	22
Modelo de máxima entropía (Maxent).....	23
Modelos globales de clima (GCMs)	25
Trayectorias socioeconómicas compartidas (SSPs).....	26
Variables bioclimáticas	28
Objetivos	29
Objetivo general	29
Objetivos específicos	29
CAPÍTULO II	30
MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
Área de estudio.....	30
Generación de registros de ocurrencia de la especie.....	32
Selección de variables bioclimáticas.....	33

Selección del modelo global de clima (GCM) y escenario de cambio climático (SSP)	34
Criterios para la generación de modelos en Maxent	35
Evaluación del desempeño de los modelos	36
Determinación del potencial impacto futuro de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental	37
CAPÍTULO III	38
RESULTADOS	38
Generación de registros de ocurrencia de la especie.....	38
Desempeño de los modelos	44
Selección de variables bioclimáticas.....	45
Distribución potencial actual de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	45
Distribución potencial futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	48
Comparación entre la distribución actual y la distribución futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	50
Impacto potencial de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental	51
CAPITULO IV	55
DISCUSIÓN	55
Influencia de la variabilidad climática sobre la distribución potencial actual y futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	55
Concordancia con estudios previos sobre <i>Lithobates catesbeianus</i>	58
Impacto de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> sobre las áreas protegidas	59
Enfoque metodológico	61
CAPÍTULO V	63
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	63
Conclusiones	63
Recomendaciones.....	64
LITERATURA CITADA	67



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMÉRICA**

DIRECCIÓN DE POSGRADO

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA:

**EFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS*
(SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL
PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO**

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magíster en
Biodiversidad y Cambio Climático

Autor

Lic. Manuel Rubén Dueñas Tituaña

Tutora

PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela

QUITO – ECUADOR

2020

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN
ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN**

Yo, Manuel Rubén Dueñas Tituaña, declaro ser autor del Trabajo de Investigación con el nombre “EFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS* (SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO”, como requisito para optar al grado de Magíster en Biodiversidad y Cambio Climático y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito, a los 18 días del mes de noviembre del 2020, firmo conforme:

Autor: Manuel Rubén Dueñas Tituaña

Firma: 

Número de Cédula: 1002961082

Dirección: Imbabura, Otavalo, El Jordán, Copacabana

Correo Electrónico: duenastmanuel@hotmail.com

Teléfono: 0980228647

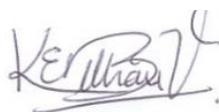
APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutora del Trabajo de Titulación “EFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS* (SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO” presentado por Manuel Rubén Dueñas Tituaña, para optar por el título de Magíster en Biodiversidad y Cambio Climático.

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 18 de noviembre del 2020



PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Magíster en Biodiversidad y Cambio Climático, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor

Quito, 18 de noviembre del 2020

A handwritten signature in blue ink that reads "Manuel R. Dueñas Tituaña". The signature is written in a cursive style with some loops and is positioned above the printed name.

Manuel Rubén Dueñas Tituaña

1002961082

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación, ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: EFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS* (SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO, previo a la obtención del Título de Magíster en Biodiversidad y Cambio Climático, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 18 de noviembre del 2020



PhD. Christian David Salazar Valenzuela
PRESIDENTE DEL TRIBUNAL



PhD. Mónica Isabel Páez Vacas
VOCAL



PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela
VOCAL

DEDICATORIA

Dedico este trabajo de grado a la memoria de mi abuelito Jorge Dueñas (†) por haberme enseñado el significado del verdadero amor. Se lo dedico también con amor a un hermoso ser que pronto verá la luz de la vida, mi esperada y amada hija Renata Sofía.

AGRADECIMIENTOS

A mi madre Fanny por su amor y entrega hacia sus hijos. A mis abuelitos Jorge (†) y Rosario por su apoyo incondicional en las diferentes etapas de mi vida. A mi amada esposa Lesly Adriana por su amor y apoyo desmedido.

A la Universidad Tecnológica Indoamérica (UTI) por permitir mi crecimiento personal y profesional. A mi tutora, PhD. Karla Beltrán por su guía en la elaboración de este trabajo, además de su confianza y amistad. Msc. Ana Falconí por su guía y ayuda en todo el proceso académico.

A mis amigos Mario H. Yáñez-Muñoz, Santiago Varela, Daniela Franco-Mena y Mateo A. Vega-Yáñez por su ayuda en las diferentes etapas de la elaboración de este proyecto.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

PORTADA.....	.i
AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR.....	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD.....	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL	v
DEDICATORIA.....	vi
AGRADECIMIENTOS.....	vii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
RESUMEN EJECUTIVO	xii
ABSTRACT.....	xiv
CAPITULO I.....	16
INTRODUCCIÓN.....	16
Justificación	20
Marco Teórico.....	20
Descripción de la especie a modelar	20
Modelos de distribución de especies.....	22
Modelo de máxima entropía (Maxent).....	23
Modelos globales de clima (GCMs)	25
Trayectorias socioeconómicas compartidas (SSPs).....	26
Variables bioclimáticas	28
Objetivos	29
Objetivo general	29
Objetivos específicos	29
CAPÍTULO II	30
MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
Área de estudio.....	30
Generación de registros de ocurrencia de la especie.....	32
Selección de variables bioclimáticas.....	33

Selección del modelo global de clima (GCM) y escenario de cambio climático (SSP)	34
Criterios para la generación de modelos en Maxent	35
Evaluación del desempeño de los modelos	36
Determinación del potencial impacto futuro de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental	37
CAPÍTULO III	38
RESULTADOS	38
Generación de registros de ocurrencia de la especie.....	38
Desempeño de los modelos	44
Selección de variables bioclimáticas.....	45
Distribución potencial actual de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	45
Distribución potencial futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	48
Comparación entre la distribución actual y la distribución futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	50
Impacto potencial de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental	51
CAPITULO IV	55
DISCUSIÓN	55
Influencia de la variabilidad climática sobre la distribución potencial actual y futura de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i>	55
Concordancia con estudios previos sobre <i>Lithobates catesbeianus</i>	58
Impacto de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> sobre las áreas protegidas	59
Enfoque metodológico	61
CAPÍTULO V	63
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	63
Conclusiones	63
Recomendaciones.....	64
LITERATURA CITADA	67

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Variables bioclimáticas WorldClim.....	34
Tabla 2. Registros de ocurrencia de <i>Lithobates catesbeianus</i> en Sudamérica.....	38
Tabla 3. Valores AUC obtenidos para la distribución potencial actual y futura...	45
Tabla 4. Variables bioclimáticas seleccionadas en base al porcentaje de contribución e índice de correlación de Pearson.....	45
Tabla 5. Áreas de idoneidad de hábitat actual de <i>Lithobates catesbeianus</i> por región biogeográfica.....	47
Tabla 6. Áreas de idoneidad de hábitat futuro de <i>Lithobates catesbeianus</i> por región biogeográfica en base al escenario SSP2-4.5.....	49
Tabla 7. Comparación entre hábitat idóneo actual y futuro disponible para la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> por región biogeográfica.....	50
Tabla 8. Comparación del hábitat idóneo actual (1950–2000) vs futuro (2021–2040) de la especie <i>Lithobates catesbeianus</i> en las Áreas Protegidas continentales.....	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de modelamiento (Sudamérica) versus el área de análisis (Ecuador).....	32
Figura 2. Modelo de distribución potencial actual de <i>Lithobates catesbeianus</i> por región biogeográfica en el Ecuador continental.....	47
Figura 3. Modelo de distribución potencial futuro de <i>Lithobates catesbeianus</i> por región biogeográfica en base al escenario SSP2-4.5.....	49
Figura 4. Modelo de distribución potencial de <i>Lithobates catesbeianus</i> actual versus futuro en el Ecuador continental	51
Figura 5. Idoneidad de hábitat por área protegida en la distribución potencial actual (1950–2000) versus futura (2021–2040) de <i>Lithobates catesbeianus</i> en el Ecuador continental. A) modelo actual, B) modelo futuro, C) modelo actual versus futuro.....	54

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

**EFFECTOS DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL DE LA RANA INVASORA *LITHOBATES CATESBEIANUS*
(SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) EN EL ECUADOR CONTINENTAL
PARA EVALUAR SU RESPUESTA FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO**

AUTOR: Lic. Manuel Rubén Dueñas Tituaña

TUTORA: PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela

RESUMEN EJECUTIVO

A nivel mundial, la presencia de especies invasoras en conjunción con el cambio climático ha incrementado los desafíos para la conservación de la biodiversidad nativa. En este contexto, esta investigación se centró en predecir la distribución potencial de la especie invasora *Lithobates catesbeianus* (rana toro) en el Ecuador continental en base a la presencia de condiciones climáticas actuales (periodo 1950–2000) y futuras (periodo 2021–2040) idóneas para la especie. Las predicciones futuras se desarrollaron con base en el escenario medio de concentración de gases de efecto invernadero SSP2-4.5. Los modelos de distribución de la especie generados con Maxent en base a 146 registros de ocurrencia, determinaron que las áreas de idoneidad de hábitat para *L. catesbeianus* podrían experimentar cambios a futuro. Las regiones Andes y Amazonía incrementarían su hábitat idóneo en 35,01% y 1,51 %, respectivamente. En contraste, la región Litoral reflejó decrecimiento del 47 % en su idoneidad de hábitat. Bajo condiciones climáticas actuales y futuras, esta investigación identificó a la región Amazónica como la más idónea para un potencial establecimiento de la especie. El modelo predictivo actual mostró 20 áreas protegidas con hábitats idóneos; mientras que el modelo futuro determinó idoneidad del hábitat en 14 áreas protegidas con incrementos en términos de superficie idónea disponible para el desarrollo de esta especie exótica. Estos

resultados permitirán plantear futuras estrategias de conservación para evitar la pérdida de la biodiversidad nativa.

Palabras clave

Lithobates catesbeianus, especie invasora, modelamiento de distribución de especies, Maxent, cambio climático.

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

**EFFECTS OF CLIMATE VARIABILITY ON THE SPATIAL
DISTRIBUTION OF THE *LITHOBATES CATESBEIANUS* INVASIVE
FROG (SHAW 1802) (ANURA: RANIDAE) IN MAINLAND ECUADOR TO
ASSESS ITS RESPONSE TO CLIMATE CHANGE**

AUTHOR: Lic. Manuel Rubén Dueñas Tituaña

TUTOR: PhD. Karla Elizabeth Beltrán Valenzuela

ABSTRACT

Globally, the presence of invasive species in conjunction with climate change has increased the challenges for the conservation of native biodiversity. In this context, this research focused on predicting the potential distribution of the invasive species *Lithobates catesbeianus* (bullfrog) in mainland Ecuador based on the presence of current climatic conditions (period 1950–2000) and future (period 2021–2040) suitable for the species. Future predictions were developed based on the average greenhouse gas concentration scenario SSP2-4.5. Species distribution models generated with Maxent based on 146 occurrence records, determined that habitat suitability areas for *L. catesbeianus* could change in the future. The Andes and Amazon regions would increase their ideal habitat by 35,1 % and 1,51 %, respectively. In contrast, the Littoral region reflected a 47 % decline in its habitat suitability. Under current and future climatic conditions, this research identified the Amazon region is best suited for a potential establishment of the species. The current predictive model showed 20 protected areas with suitable habitats; while the future model determined habitat suitability in 14 protected areas with increases in terms of the suitable area available for the development of this exotic species.

These results will enable future conservation strategies to be developed to prevent the loss of native biodiversity.

Keywords

Lithobates catesbeianus, invasive species, species distribution modeling, Maxent, climate change.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica a nivel mundial se encuentra fuertemente amenazada por una serie de factores entre ellos la pérdida del hábitat, invasión de especies exóticas, sobreexplotación, contaminación ambiental, cambio climático, enfermedades y patógenos (Brook et al., 2008; Diamond, 1989; Dunn et al., 2009; Green y Sussman, 1990; IPCC, 2013; Krauss et al., 2010; Thomas et al., 2004; Warren et al., 2013; Young et al., 2001). La introducción de especies exóticas y exóticas invasoras está señalada como la segunda causa de pérdida de la biodiversidad detrás de la fragmentación del hábitat (Vitousek et al., 1997; Mollot et al., 2017).

Las especies invasoras son las causantes en gran medida del desequilibrio ecosistémico y del impacto sobre sus servicios ambientales (GISP, 2007; Scheffer et al., 2001). La invasión de especies altera, además, la estructura de las redes tróficas a través del incremento de una nueva especie que, posteriormente, alterará el comportamiento de la comunidad biológica (GISP, 2007; Mollot, et al., 2017). La presencia de especies invasoras en todos los grupos taxonómicos (plantas, invertebrados, peces, anfibios, reptiles, mamíferos y aves) (Lowe et al., 2004; Matthews y Brand, 2004; Matthews, 2004), ocasiona competencia por el alimento, desplazamiento y la pérdida irreversible de especies nativas (Newbold, 2015; Mollot et al., 2017).

Los aumentos de temperatura que viene experimentando el planeta a causa del cambio climático han generado condiciones óptimas para el establecimiento y desarrollo de las especies invasoras a nivel mundial (Brook et al., 2008). Este fenómeno climático probablemente acelerará estos procesos invasivos de especies

generando cambios drásticos en su distribución e incrementando su extinción (Parmesan, 2006; Warren et al., 2013). Dentro de este siglo, se proyecta la desaparición de varios climas existentes, y la aparición de climas nuevos nunca antes experimentados por las especies (Barnosky et al., 2012), generando incertidumbre sobre el comportamiento de especies nativas y predadoras.

Históricamente, se han documentado miles de introducciones e invasiones de especies de anfibios y reptiles, que involucran a más 780 especies a nivel mundial (Kraus, 2015). Estos vertebrados a pesar de tener una alta sensibilidad ambiental que pudiese limitar sus colonizaciones, han logrado causar invasiones sobre diversos ecosistemas (GISP, 2007; Kraus, 2015). Su potencial invasivo obedece en gran medida a su amplio nivel de adaptación hacia diversos ecosistemas, impulsado principalmente por la doble fase de vida (acuática y terrestre) que caracteriza a estas especies (Kraus, 2009). A esto se suma la facilidad de estas especies para desarrollarse en ambientes contaminados, permitiendo así, una colonización rápida hacia nuevos ecosistemas (Duellman, 1978).

La rana toro (*Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802) es considerada una de las 100 especies más dañinas del mundo (Álvarez-Romero et al., 2005; IUCN, 2003; ISSG, 2020a; Lowe et al., 2000; Zeiner et al., 1990). Es una especie nativa de Norteamérica y ha sido introducida accidentalmente o intencionalmente en casi 50 países de Europa, Asia y Sudamérica (Bruening, 2002; Ficetola et al., 2007; Kraus, 2009; Laufer et al., 2008; Maneyro y Carreira, 2012). Debido a su biología, ha logrado adaptarse a ambientes naturales y artificiales, incluso aquellos eutrofizados y contaminados (Bury y Whelan, 1984; Li et al., 2014; Nori et al., 2011). Es un depredador voraz que compite por los recursos y desplaza con facilidad a las especies acuáticas nativas (Laufer et al., 2008). Esta rana influye en la abundancia de los anuros nativos (Hecnar et al., 1997; Kats y Ferrer, 2003), siendo responsable de la eliminación o reducción de, al menos, 14 especies de anfibios a nivel mundial (Black, 1969; Hammerson, 1982; Hayes y Jennings, 1986; Jamenson, 1956; Kats y Ferrer, 2003; Liu et al., 2013b; Rueda-Almoacid, 1999; Werner et al., 1995).

Lithobates catesbeianus en su etapa larvaria altera la composición de las algas bentónicas, perturbando la estructura de la comunidad acuática (Urbina-Cardona et al., 2012). La alta densidad de renacuajos de la especie tiene impactos negativos en el reciclaje de nutrientes y la productividad primaria de los ecosistemas dulceacuícolas (Pryor, 2003). Además, la especie es portador sano del Virus Eritrocítico de Rana (FEV, por sus siglas en inglés) (Akmentis et al., 2009; Barrasso et al., 2009; Gruia-Gray y Desser, 1992; Gruia-Gray et al., 1989; Saucedo et al., 2019), que ataca directamente a los glóbulos rojos de las especies nativas de anfibios provocando anemia y posteriormente la muerte como se ha reportado en Canadá (Gruia-Gray y Desser, 1992; Gruia-Gray et al., 1989). Adicionalmente, es una de las especies responsables de la propagación global de la quitridiomycosis causada por el hongo quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis* (*B. d.*) (Borzée et al., 2017; Daszak et al., 2004; Fisher y Garner, 2007; Garner et al., 2006; Roedder et al., 2013; Yap et al., 2018). Este hongo provoca síntomas visibles en la piel de los anfibios que desencadena un desequilibrio osmótico, el desbalance de electrolitos, el fallo cardíaco y el bloqueo de intercambio de gases para, finalmente, ocasionar la muerte de las poblaciones nativas de anfibios (Pessier et al., 1999; Voyles et al., 2007).

De acuerdo a datos históricos, la primera introducción de *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador se dio en 1988 (Casares, 1992), registrando su presencia en la provincia del Guayas. Posteriormente, se introdujo la especie en el país en cinco provincias del Ecuador continental, incluyendo: Los Ríos, Napo, Pastaza, Morona Santiago y Zamora Chinchipe (Corporación Proexant, 2002), con fines de crianza y exportación de ancas hacia Estados Unidos y varios países europeos (Valarezo-Aguilar, 2012). Actualmente, en el Ecuador continental no existe un registro detallado del número y ubicación de los criaderos. Los últimos datos expuestos por Villacís y Zurita (2002), mencionan la existencia de 31 criaderos, de los cuales 16 estarían presentes en la provincia de Zamora Chinchipe, 5 en Napo, 4 en Guayas, 2 en Pastaza, 2 en Morona Santiago y 2 en Los Ríos.

El establecimiento de criaderos en el país ha sido permitido sin conocimiento de las autoridades sobre el riesgo de fugas de individuos y los impactos que la introducción de esta especie exótica causa a los ecosistemas adyacentes y a la biodiversidad local (Casas et al., 2001). La fuga de los individuos de la rana toro y colonización de esta en ecosistemas adyacentes a criaderos es una realidad comprobada (Casas et al., 2001). Se ha documentado que posterior a la fuga, los individuos pueden dispersarse por tierra en un radio entre 11 km y 16 km (Bury y Whelan, 1984; GISD, 2009). Adicional a esto, se conoce que la especie puede viajar grandes distancias pudiendo dispersarse por cuencas hídricas a través de la colonización de los diferentes cuerpos de agua (CAR, 2018).

En Ecuador aún se desconocen las consecuencias que las invasiones de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) podrían ocasionar sobre los ecosistemas y las especies nativas. Sin embargo, a nivel mundial es conocido su efecto devastador sobre el ecosistema y la fauna nativa (Kats y Ferrer, 2003; Liu et al., 2013b). El impacto que genera esta especie fue reconocido en el Convenio sobre Diversidad Biológica firmado en el año 1992, con el respaldo de la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN, por sus siglas en inglés). Este convenio establece el impedimento de la introducción de especies no nativas, promueve su control y la obligatoriedad de su erradicación por parte de los países firmantes. Asimismo, resalta al monitoreo de las especies invasoras como una estrategia clave para mitigar los impactos de la rana toro en los ecosistemas (Glowka et al., 1996). El primer paso para monitorear a estas poblaciones lo constituye la identificación de las áreas hacia donde podría llegar en un futuro la especie; para esto, la generación de modelos de distribución potencial se convierte en una herramienta útil y necesaria. En este contexto, la presente investigación se ha planteado responder a la siguiente pregunta: ¿El futuro cambio climático aumentará el área de distribución potencial de la especie invasora *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador continental?

Justificación

Estudios realizados en Europa y Asia (e.g. Goffren et al. 2019; Grano y Cattaneo, 2014; Ficetola et al., 2009), orientados a entender el potencial invasor de la rana toro, sugieren que después de la introducción de la especie la invasión es inminente y peligrosa para la fauna nativa (Ficetola et al., 2009). En Sudamérica, Barbosa et al. (2017) realizaron el primer modelo predictivo de la distribución potencial de la rana toro para esta región; concluyendo que la invasión de esta especie tiene mayor probabilidad de darse dentro de áreas protegidas e identificando a estas como puntos críticos de pérdida de biodiversidad. En Ecuador, Íñiguez y Morejón (2012), modelaron la distribución potencial de la rana toro, identificando a las estribaciones orientales y occidentales de la Cordillera de los Andes como las áreas potenciales de invasión de esta especie.

Recientemente, se ha registrado la presencia de rana toro en zonas interandinas y amazónicas del sur de Ecuador (Cobos et al., 2015; Cruz et al., 2020; Dueñas et al., en prensa; Valarezo-Aguilar et al., 2016). Estos nuevos registros podrían indicar una rápida expansión del rango de distribución actualmente conocido para esta especie y una potencial invasión de ésta hacia nuevos ecosistemas. Esta invasión podría representar un impacto directo e indirecto a la fauna nativa y poner en riesgo la estabilidad de sus poblaciones. Lo expuesto justifica la necesidad de predecir la distribución actual de la rana toro (*L. catesbeianus*) en Ecuador y explorar la incidencia del cambio climático en su distribución futura.

Marco Teórico

Descripción de la especie a modelar

Lithobates catesbeianus es una rana grande que puede alcanzar hasta 20 cm de longitud rostro–cloacal. Los machos adultos alcanzan normalmente un peso de 800 g y las hembras hasta 1000 g (Álvarez-Romero et al., 2005; Ziller et al., 2005). Tiene un cuerpo robusto con cabeza ancha y plana y una piel lisa sin arrugas ni púas. Presenta una membrana timpánica grande y conspicua mayor que el diámetro del ojo en machos y de igual tamaño en hembras (Álvarez-Romero et al., 2005). Es

policromática, la superficie dorsal puede ir de verde pálido a oliva oscuro y ocasionalmente puede tener manchas marrones. El lado ventral es crema, gris o amarillento, pudiendo presentar manchas irregulares difusas en la región de la garganta o en toda la superficie ventral. Presentan pliegues dorsolaterales que terminan cerca al tímpano. Las extremidades traseras son grandes y cuentan con membranas interdigitales (Álvarez-Romero et al., 2005; Urbina-Cardona et al., 2013) (Imagen 1).

Es una especie generalista altamente adaptable (Jancowski y Orchard, 2013) que puede llegar a vivir hasta 10 años en vida silvestre y hasta 16 años en criaderos (Oliver, 1955). Su reproducción está asociada a cuerpos de agua lénticos estacionales o permanentes (Ardila-Vargas, 2004). Una hembra adulta puede depositar hasta 48.000 huevos sobre la superficie del agua y envolverlos con una capa de espuma protectora (Álvarez-Romero et al., 2005; Urbina-Cardona et al., 2013). Es una especie voraz que por su dieta impacta la diversidad local, especialmente sobre anfibios nativos, pudiendo llevarlos a la extinción (Kraus, 2009; Lombardo et al., 2016).

La rana toro es una especie nativa del este de América del Norte y su distribución global incluye a más de 40 países en tres continentes (Barrasso et al., 2009; Ervin, 2003; Frost, 2013; IUCN, 2015; Powell et al., 2016; Stumpel, 1992). En América del Sur, la especie ha sido registrada en Brasil, Venezuela, Guyana, Colombia, Ecuador, Perú, Paraguay, Chile, Uruguay y Argentina (Borges-Martins et al., 2002; Cisneros-Heredia, 2004; Ghirardini et al., 2011; Hanselmann et al., 2004; Laufer et al., 2008; Lever, 2003; Rueda-Almonacid, 1999; Rueda-Almonacid, 2000). En Ecuador *L. catesbeianus* ha sido reportada en las provincias de Manabí, Guayas, Los Ríos, Napo, Pastaza, Zamora Chinchipe, Loja y Azuay en rangos altitudinales entre 0 y 2.206 m.s.n.m (Cisneros-Heredia, 2004; Cobos et al., 2015; Corporación Proexant, 2002; Cruz-Cordovez et al., 2020; Dueñas et al., en prensa; Ortega, 2007; Rodríguez et al., 2003; Valarezo-Aguilar et al., 2012; Valarezo-Aguilar et al., 2016; Villacíz y Zurita, 2002). *L. catesbeianus* es una especie con alta adaptación a los ambientes intervenidos como potreros, estanques, pantanos, lagos, embalses y

arroyos, especialmente en zonas húmedas tropicales y subtropicales por debajo de los 2.000 m.s.n.m (Hammerson; 1999; Moyle, 1973) y excepcionalmente sobre los 2.500 m (Xuan et al., 2010). La temperatura idónea para esta especie está entre los 15° y 32°C (Ferreira y Lima, 2012; Howard, 1978; IUCN, 2015; Laufer et al., 2008). El alto nivel de invasión de *L. catesbeianus* se acredita a la tolerancia de la especie a cuerpos de agua contaminados donde se reproduce y se desarrollan con normalidad sus renacuajos (Bury y Whylan, 1984).



Imagen 1. *Lithobates catesbeianus* in situ, individuo adulto
Fotografía: Patricia Bejarano-Muñoz

Modelos de distribución de especies

El mejoramiento de las técnicas estadísticas aplicadas y de los sistemas de información geográfica (SIG), ha generado el avance de los modelos de distribución de especies basados en datos de presencia y ausencia (Foody, 2008; Franklin, 1995; Guisan y Zimmermann, 2000; Rushton et al., 2004; Swenson, 2008). Los modelos de distribución de especies utilizan variables geológicas, topográficas o climáticas para proyectar cartográficamente la idoneidad de hábitat para una determinada especie (Guisan y Zimmermann, 2000; Mateo et al., 2011). La idoneidad

representada en los modelos de distribución refleja la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida de una especie y las variables independientes usadas como indicadores del hábitat (Mateo et al., 2011). Estos modelos han sido ampliamente utilizados porque son prácticos y permiten inferir la distribución de una especie en hábitats desconocidos, y con base en esto, plantear posibles estrategias de conservación y manejo de poblaciones (Mateo et al., 2011). Los modelos de distribución continúan en constante evolución y desarrollo gracias al establecimiento de nuevas metodologías (Elith et al., 2006; Ferrier y Guisan, 2006; Mateo, 2008; Wilson et al., 2005) y herramientas (Elith y Leathwick, 2009; Jiménez-Valverde et al., 2008; Mateo, 2008), destacándose GARP y Maxent entre las más utilizadas.

Modelo de máxima entropía (Maxent)

Para el presente estudio se utilizará Maxent, herramienta que permite la generación de modelos de distribución de especies mediante el uso de un conjunto de registros de presencia de la especie (ocurrencias) y variables ambientales (Phillips et al., 2006). Maxent se basa en el principio de máxima entropía que evalúa la probabilidad de la presencia de una especie en un lugar desconocido siempre y cuando este mantenga una relación similar de las condiciones ambientales presentes en su distribución nativa (Phillips et al., 2006). Además, identifica la solución más acertada la cual maximiza la probabilidad de la presencia de una especie (Phillips et al., 2006). Maxent evalúa la idoneidad del nicho climático de la especie en función de las variables ambientales y tiene la ventaja de requerir únicamente datos de presencia y ausencia (Phillips et al., 2006). El rendimiento predictivo de Maxent es fuertemente competitivo comparado con otros métodos de menor capacidad predictiva (Elith et al., 2006).

Las fortalezas y utilidad de Maxent para la representación de la distribución potencial de especies de anfibios ha sido ampliamente demostrada en varios estudios a nivel mundial (Giovanelli et al., 2010; Lobos et al., 2013; Loyola et al., 2012; Peterman et al., 2013; Pineda y Lobo, 2008; Préau et al., 2018; Vasconcelos et al., 2012). Maxent también ha sido utilizado en investigaciones relacionadas con

la rana toro; específicamente en Italia, Ficetola et al. (2009) estudiaron la relación del cambio del uso del suelo con la invasión y colonización de rana toro en base a registros de ubicación antigua y actual. Este estudio identificó a través de modelos generados en Maxent, la posible dinámica de invasión de la especie en el norte de Italia. Los escenarios generados por Ficetola et al. (2009) sugirieron que la invasión de la especie mantendrá patrones constantes en los próximos años y que, por el contrario, el cambio en el uso del suelo desencadenaría patrones de invasiones masivas de la rana toro en dicha región.

De igual manera, Nori et al. (2011) en su estudio de la invasión de la rana toro en Sudamérica utilizando Maxent, determinaron los hábitats más adecuados donde la especie potencialmente podría establecerse. Los ambientes tropicales y subtropicales se identificaron con alta idoneidad para el establecimiento de esta especie. Este estudio determinó una potencial invasión agresiva de la especie hacia el año 2050. Para el año 2080, se prevé una potencial disminución de las áreas de invasión de la especie comparada con el año 2050, sin embargo, la afectación podría focalizarse en áreas protegidas causando un impacto significativo.

En Colombia, Urbina-Cardona et al. (2011) evaluaron con Maxent la distribución potencial de la rana toro basado en la proyección de la distribución actual en el área nativa de la especie, ubicada en el noreste de Estados Unidos. El estudio comparó también la distribución potencial actual con la distribución futura con base en tres modelos globales de clima. Los resultados identificaron a los Andes y la región Caribe con áreas óptimas para el establecimiento de la especie invasora en el presente y en el futuro.

Finalmente, en Ecuador, Iñiguez y Morejón (2012) desarrollaron un estudio de distribución potencial de *L. catesbeianus* mediante el uso de Maxent. Para ello, recopilaron información de los puntos de ocurrencia de la rana toro en México, Estados Unidos y Canadá acorde a la distribución nativa de la especie, desarrollando un modelo predictivo basado en 20 variables (19 bioclimáticas y 1 topográfica). Posteriormente, las condiciones idóneas identificadas a través del

modelo fueron proyectadas para el Ecuador continental. Crearon además un segundo modelo donde únicamente incluyeron puntos de ocurrencia de la especie en el Ecuador, de tal manera de combinar ambos modelos y así obtener un mapa único que represente la distribución geográfica potencial de esta especie en el Ecuador. Este estudio determinó como áreas potenciales de invasión de la rana toro a las estribaciones orientales y occidentales de la Cordillera de los Andes.

El gran número de estudios realizados con Maxent, a nivel mundial, lo identifica como una herramienta robusta para la identificación de áreas potenciales de invasión de especies. Esta herramienta ha promovido la generación de información útil para el manejo de invasiones biológicas y para el planteamiento de estrategias de conservación a corto, mediano y largo plazo.

Modelos globales de clima (GCMs)

Los modelos globales de clima (GCMs, por sus siglas en inglés) son representaciones numéricas tridimensionales complejas que representan los procesos físicos del sistema climático en la atmósfera, el océano y la superficie de la tierra (Jáuregui, 2003; Santoso et al., 2008). Constituyen herramientas útiles para simular la respuesta futura del sistema climático global ante el aumento de los gases de efecto invernadero en la atmósfera (Cotton y Pielke, 1995; Goodess, 2000; IPCC 2013). Los GCMs representan escenarios alternativos proyectados en diferentes tiempos: futuro cercano (2015–2039), futuro medio (2045–2069) y futuro lejano (2075–2099) (Fernández et al., 2015). Estos modelos son desarrollados por varios centros de investigación ubicados a nivel mundial y presentan entre ellos diferencias como resultado de la variación de temperatura en respuesta a una potencial duplicación de la concentración de CO₂ atmosférico (sensibilidad climática) que varía entre 2 °C, 3 °C y 4,5 °C (Santoso et al., 2008; Solomon et al., 2007).

En estudios de cambio climático, es importante realizar una adecuada selección del modelo global de clima más adecuado acorde al objetivo de la investigación. Existen tres criterios para seleccionarlos adecuadamente: 1) Seleccionar los

modelos globales de clima desarrollados recientemente ya que incluyen información más actual, 2) escoger modelos que presentan una buena resolución espacial y 3) tener en cuenta la validez de los modelos, la cual se evalúa comparando los datos observados con los datos simulados (Smith y Hulme, 1998).

Trayectorias socioeconómicas compartidas (SSPs)

Los escenarios de cambio climático son instrumentos que fueron concebidos como “una descripción coherente y plausible de un posible estado futuro del mundo” (Carter et al., 1994), y sirven para evaluar las modificaciones del clima y su implicación en ecosistemas y sociedades. Para mejorar la comprensión de las complejas interacciones del sistema climático, ecosistemas y condiciones humanas, la comunidad investigadora desarrolla y utiliza escenarios climáticos (Moss et al., 2010). Los escenarios cuando se aplican en investigaciones sobre cambio climático ayudan a evaluar la incertidumbre sobre las contribuciones humanas al cambio climático y la respuesta de la tierra a las actividades humanas (Moss et al., 2010). Los escenarios se utilizan como insumo para la ejecución de modelos climáticos y como bases para la evaluación de posibles impactos climáticos y opciones de mitigación (van Vuren et al., 2011).

Anteriormente, el Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático del IPCC (AR5) sugirió la utilización de las *Trayectorias de Concentración Representativas* (RCPs, por sus siglas en inglés) (Moss et al., 2010) para tener un análisis más robusto con criterios poblacionales y tecnológicos. Sin embargo, a partir de 2019, la comunidad científica puso a disposición nuevos escenarios de vanguardia conocidos como *Trayectorias Socioeconómicas Compartidas* (SSPs, por sus siglas en inglés) (Nakicenovick et al., 2014) con el fin de ofrecer una selección más amplia de posibles futuros a la comunidad investigadora global (Carbon Brief, 2019).

En comparación con los RCPs, los SSPs incluyen información climática más actualizada a través de la combinación de futuros de bajas y altas emisiones con diferentes supuestos sobre el desarrollo socioeconómico en términos de población,

Producto Interno Bruto (PIB) y urbanización (Dellink et al., 2017; Jiang y O’neill, 2017; Leimbach et al., 2017; van Vuuren et al., 2014).

Estos escenarios facilitan la exploración y entendimiento sobre como las condiciones climáticas del planeta podrían alcanzar una mayor o menor fuerza radiativa en función del desarrollo humano (Nakicenovick et al., 2014). Con este nuevo enfoque de “escenarios” se incrementa la relación entre la adaptación, la vulnerabilidad y el clima (Moss et al., 2010). Los SSPs mejoran el análisis de los problemas complejos, costos y beneficios como también de los riesgos de las diferentes políticas y elecciones climáticas basados en futuros.

Los grupos de investigadores e instituciones a nivel mundial han desarrollado ocho escenarios SSPs clasificados en función de su forzamiento radiativo: SSP1-1.9, SSP1-2.6, SSP4-3.4, SSP5-3.40, SSP2-4.5, SSP4-6.0, SSP3-7.0, SSP5-8.5 (Carbon Brief, 2019; Fick y Hijmans 2017). El forzamiento radiativo (FR) se refiere a las influencias que causan cambios en el sistema climático de la tierra y alteran las temperaturas haciendo que estas suban o bajen (Lindsey, 2009). En otras palabras, el FR es la diferencia entre la insolación (luz solar) absorbida por la tierra y la energía irradiada de vuelta al espacio (Drew, 2013).

El escenario SSP1-1.9 es un escenario destinado a limitar el calentamiento por debajo de 1,5 °C para el año 2100 por encima de los niveles preindustriales. El SSP4-3.4 intenta explorar el espacio entre escenarios que generalmente limitan el calentamiento por debajo de 2 °C (SSP1-2.6) y alrededor de 3 °C (SSP2-4.5) para 2100. Por otro lado, el SSP5-3.4OS es un escenario de sobre impulso en que el que las emisiones siguen una ruta SSP5-8.5 en el peor de los casos hasta el año 2040. Finalmente, el escenario SSP3-7.0 se encuentra en medio de la gama de los escenarios de emisiones medias y altas (SSP4-6.0 y SSP5-8.5) y permite tener un factor adicional de análisis (Carbon Brief, 2019).

Variables bioclimáticas

Las variables bioclimáticas representan tendencias anuales, estacionalidad y factores ambientales extremos o limitantes permitiendo proyectar características climáticas presentes y futuras (Hijmans et al., 2005). Estas variables constituyen una medida del rango de variación que pueden tener los elementos climáticos de un año a otro (IPCC, 2007). Las variables bioclimáticas se derivan del promedio de los valores mensuales de temperatura y precipitación para generar de esta manera variables biológicamente más significativas (Hijmans et al., 2005). Las variables bioclimáticas son ampliamente utilizadas para análisis ambientales específicos y son una herramienta importante en la generación de modelos de distribución de especies (Loyola et al., 2012). Éstas tienen una importante influencia en la selección del hábitat y localización geográfica de las especies (Davies et al., 2007; Green, 2010).

La ventaja del uso de las variables bioclimáticas radica en la utilización de los registros históricos de las especies sin importar las incongruencias temporales entre los registros y las coberturas utilizadas para modelar (Plasencia-Vázquez et al., 2014). Es por esta razón que se facilita la obtención de información congruente con las poblaciones actuales de las especies para generar estrategias de conservación a futuro (Plasencia-Vázquez et al., 2014). En este contexto, es meritorio mencionar que estas variables han sido ampliamente utilizadas en la elaboración de modelos de distribución potencial de *Lithobates catesbeianus* en Sudamérica (e.g. Barboza et al., 2017; Giovanelli et al., 2008; Iñiguez y Morejón, 2012; Loyola et al., 2012; Nori et al., 2011a; Nori et al., 2011b; Urbina-Cardona et al., 2011) comprobándose su utilidad para el presente estudio.

Esto, ha categorizado a las variables bioclimáticas como una fuente importante y de uso obligatorio en el desarrollo de estudios de modelamiento ecológico; con el fin de obtener información congruente con las poblaciones actuales de las especies y generar estrategias de conservación a futuro.

Objetivos

Objetivo general

- Predecir la distribución potencial de la especie invasora *Lithobates catesbeianus* (rana toro) en el Ecuador continental bajo condiciones climáticas actuales (1950-2000) y futuras (periodo 2021-2040), con base en el escenario de concentración de gases de efecto invernadero SSP2-4.5

Objetivos específicos

- Generar los registros de ocurrencia de la especie *Lithobates catesbeianus* para el área de modelamiento.
- Seleccionar las variables bioclimáticas para la generación de los modelos de distribución de la especie *Lithobates catesbeianus*.
- Generar a través de Maxent los modelos de distribución potencial presente (1950-2000) y futura (2021-2040) de la especie *Lithobates catesbeianus* para el Ecuador continental.
- Determinar el potencial impacto futuro de la especie *Lithobates catesbeianus* sobre las áreas protegidas del Ecuador continental.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La presente investigación consideró un área de modelamiento y área de análisis para la generación de los modelos con Maxent. Como área de modelamiento se consideró a la región Neotropical (Albuja et al., 2012), la cual abarca toda Sudamérica. La definición de un área de modelamiento extensa permite amplificar el rango geográfico de la presencia potencial de la especie invasora, considerando que ésta puede ocupar nichos fuera de su hábitat natural (Beaumont et al., 2009). Adicionalmente, la investigación consideró el hecho de que las especies no respetan fronteras políticas, sino que un mayor rango geográfico es determinante en la ubicación, ocupación, extensión y distribución de las especies (Angert, 2009; Beaumont et al., 2009). La definición de un área de modelamiento de geográficamente más amplia permite captar de mejor manera la información que incorporan las variables bioclimáticas (Liu et al., 2018), permitiendo así generar un modelo robusto y con menor probabilidad de sesgos.

Con el fin de centrar los resultados a escala local, este estudio consideró como área de análisis únicamente a Ecuador continental, el cual abarca una superficie aproximada de 252.000 km² (Figura 1) e incluye tres regiones biogeográficas bien delimitadas que son:

La región Litoral con un área de 67.500 km² se extiende desde el perfil costanero y presenta un rango altitudinal de 0 a 1.000 m.s.n.m en las estribaciones occidentales de los Andes. Esta región se caracteriza por presentar un clima seco a húmedo. Su

temperatura promedio oscila entre los 24-25 °C, aunque puede ser menor a 22 °C en zonas de cordillera. Sus niveles de precipitación anual varían de menos de 60 mm a más de 2.000 mm (Varela y Ron, 2020).

La región Andes abarca una extensión de 64.000 km² y presenta un rango altitudinal de 1.000 a 6.310 m.s.n.m considerando la cima de sus volcanes. Esta región presenta un clima tropical muy húmedo en zonas de transición hacia el litoral y Amazonía, templado semi-húmedo en la zona interandina, cálido y seco en los valles interandinos y frío de alta montaña en los páramos, sobre los 3.000 m.s.n.m Su temperatura está ligada a la altura; entre los 1.500 y 3.000 m.s.n.m los valores varían entre 8 y 20 °C. La precipitación anual en promedio varía entre 800 y 1.500 mm (Varela y Ron, 2020).

La región Amazonía posee un área de 120.000 km² y se extiende desde la cordillera de los Andes orientales al oeste hasta la frontera con Colombia y Perú al este. Presenta una división de alta Amazonía (> 1.000 m) y llanura Amazónica (< 1.000 m). Caracterizada por un clima tropical muy húmedo y una temperatura promedio de 24-25 °C, aunque puede alcanzar los 40 °C en el mes de mayo (Neill y Jorgensen, 1999; Pourrut, 1983). Esta región registra el máximo de precipitación del país con > 4.500 mm (Varela y Ron, 2020).

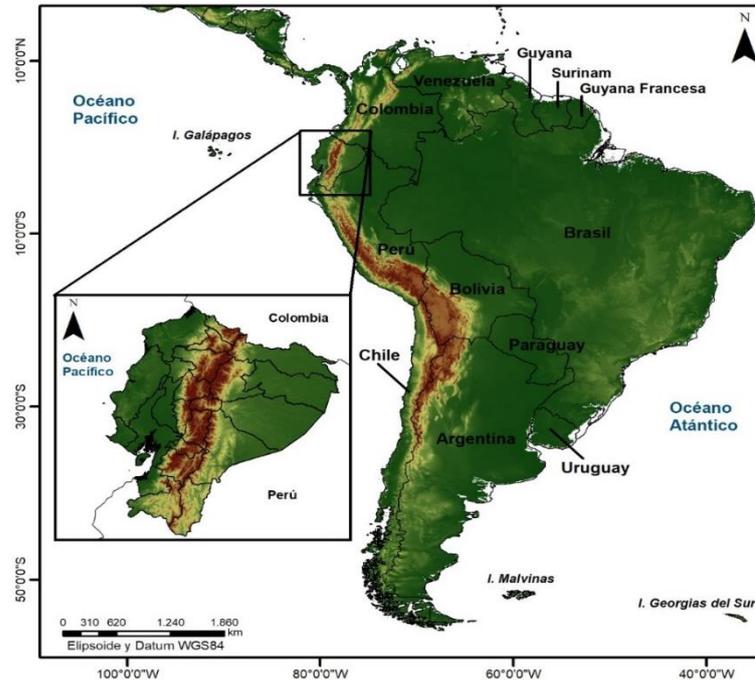


Figura 1. Mapa del área de modelamiento (Sudamérica) versus el área de análisis (Ecuador).

Generación de registros de ocurrencia de la especie

Para la elaboración del modelo se utilizaron 146 registros de ocurrencia de *Lithobates catesbeianus* colectados en varios sitios de Sudamérica, incluyendo 27 registros correspondientes al Ecuador continental obtenidos a partir de literatura especializada y bases de datos digitales y disponibles en línea (e.g. GBIF y VERNET). Los datos de ocurrencia de la especie fueron manejados en coordenadas geográficas. Los registros fueron espacializados bajo una misma proyección geográfica mediante el uso del software ArcGis (versión 10.4). Finalmente, la ubicación de los registros espacializados (puntos de ocurrencia) fue validada, de tal manera de eliminar datos que presenten inconsistencias, incluyendo coordenadas geográficas mal ingresadas o cuya descripción no coincidía con su ubicación geográfica.

Selección de variables bioclimáticas

La selección de las variables bioclimáticas relevantes para el modelamiento del hábitat de la especie *Lithobates catesbeianus* se realizó a través de la aplicación de dos criterios: a) porcentaje de contribución y b) índice de correlación. El porcentaje de contribución fue evaluado en base a los resultados de la prueba Jackknife obtenido mediante la corrida de un modelo de prueba en Maxent. El modelo de prueba se generó con 50 repeticiones, 25 % de registros de prueba y 75 % de registros de entrenamiento (Menéndez-Guerrero y Graham, 2013). Variables con porcentajes de contribución menores a 0,5 fueron descartadas del análisis (Menéndez-Guerrero y Graham, 2013).

Posteriormente, las variables bioclimáticas identificadas con el mayor porcentaje de contribución fueron sometidas a una evaluación de correlación. La correlación, fue evaluada en función del índice de correlación de Pearson, a través de este análisis se eliminaron aquellas variables con valores de correlación $> 0,8$ evitando de esta manera la multicolinealidad de los datos (Medrano-Vizcaíno et al., 2020; Merow et al., 2013). La multicolinealidad no es más que la alta correlación entre dos o más variables explicativas.

Para este proceso se utilizaron 19 variables bioclimáticas (Tabla 1) disponibles en la página de WorldClim (versión 2.1) (Fick y Hijmans, 2017) con una resolución espacial de 30 arco-segundos (1 km^2 aprox.).

Tabla 1. Variables bioclimáticas WorldClim

Código	Variable bioclimática
BIO1	Temperatura promedio anual
BIO2	Rango medio diario (temp. máx – temp. mín; promedio mensual)
BIO3	Isotermalidad (BIO1/BIO7) x 100
BIO4	Estacionalidad en temperatura (coeficiente de variación)
BIO5	Temperatura máxima del trimestre más caliente
BIO6	Temperatura mínima del trimestre más frío
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura media en el trimestre más lluvioso
BIO9	Temperatura promedio en el trimestre más seco
BIO10	Temperatura promedio en el trimestre más caluroso
BIO11	Temperatura promedio en el trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación en el período más lluvioso
BIO14	Precipitación en el período más seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación en el trimestre más lluvioso
BIO17	Precipitación en el trimestre más seco
BIO18	Precipitación en el trimestre más caluroso
BIO19	Precipitación en el trimestre más frío

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Fuente: Busby, 1991

Selección del modelo global de clima (GCM) y escenario de cambio climático (SSP)

Este estudio utilizó el modelo climático The Canadian Earth System Model versión 5 (CanESM5.0.3) desarrollado para simular el cambio climático y variabilidad (Swart et al., 2019). Actualmente, este modelo es el más utilizado por tener mayor sensibilidad climática, alto rendimiento y confiabilidad para estudios de modelos de distribución de especies (Carbon Brief, 2019; Scinocca et al., 2016; Swart et al., 2019). Este modelo, diseñado en el Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis, Environment and Climate Change de Canadá, tiene el propósito de simular y comprender la evolución del clima a escala centenaria, predicciones

estacionales y decenales (Swart et al., 2019). Este modelo incluye componentes nuevos como los ecosistemas terrestres y oceánicos, modelo de hielo marino para un mejor análisis de la variabilidad climática (Swart et al., 2019). La inclusión de componentes de la tierra más los componentes marinos permiten realizar un cálculo consistente de los impactos del cambio climático en la composición atmosférica (Swart et al., 2019).

Para la selección del escenario de emisiones se tomó en cuenta la experiencia previa del Ecuador de acuerdo a los estudios de cambio climático. La Tercera Comunicación Nacional de Cambio Climático del Ecuador (MAE, 2017), señaló al escenario RCP4.5 como el más idóneo en relación al periodo 2041-2070. Esta conclusión fue tomada en base a que el escenario RCP4.5 supondría el aumento de la temperatura media del país en 1,35 °C, acorde con la realidad del país. Sin embargo, con la aparición de los escenarios conocidos como *Trayectorias Socioeconómicas Compartidas* (SSPs) fue necesario identificar el nuevo escenario idóneo para este estudio. En este contexto, este estudio utilizó el escenario SSP2-4.5 que es el equivalente al RCP4.5 previamente identificado como el más acorde para el Ecuador.

Criterios para la generación de modelos en Maxent

Para modelar la distribución potencial de la especie invasora *Lithobates catesbeianus* se consideró que ésta puede ocupar diferentes nichos fuera de su hábitat natural (Beaumont et al., 2009). Se utilizó el algoritmo de máxima entropía Maxent ver 3.3.1 (Phillips et al., 2006), el cual es un criterio ampliamente utilizado para generar modelos de distribución de especies de vertebrados neotropicales y a nivel mundial, incluidas especies invasoras (Barbet-Massin et al., 2018; Descombes et al., 2016; Elith et al., 2011; Nüchel et al., 2018; Phillips y Dudik, 2008; Phillips et al., 2006; Renner et al., 2013; Schliep et al., 2018).

Los modelos fueron generados con 50 repeticiones dividiendo los registros de especie en un 25 % para registros de prueba y un 75 % como registros de

entrenamiento siguiendo la recomendación de varios estudios en diferentes grupos de vertebrados (Elith et al., 2011; Íñiguez y Morejón, 2012; Seifert, 2011; Syfer et al., 2013), incluyendo casos en los que se cuenta con pocos registros de ocurrencia de las especies a modelar (Menéndez-Guerrero y Graham, 2013). Se generaron dos modelos de distribución, el primero hizo referencia a la distribución actual (1950–2000) de la especie en el país y el segundo fue el modelo de distribución potencial proyectado para el periodo 2021–2040.

Evaluación del desempeño de los modelos

La evaluación del desempeño de los resultados de los modelos generados con Maxent se realizó a través de la herramienta estadística conocida como curva *Característica Operativa del Receptor* (ROC, por sus siglas en inglés). Esta curva es la encargada de mostrar visualmente el equilibrio entre las tasas de aciertos y falsos negativos resultantes de las predicciones obtenidas con Maxent (Fawcett, 2006; Xu et al., 2013). Las curvas ROC han sido ampliamente adoptadas por los investigadores como una medida estándar de la capacidad discriminatoria en los resultados de modelos de distribución de especies (Zhang et al., 2015). Estas curvas son útiles en entornos imprecisos ya que proporcionan medios para comparar modelos de clasificación en un rango desconocido (Zhang et al., 2015). Sin embargo, como siempre existe una relación dominante entre dos curvas ROC se da prioridad *Área Bajo la Curva* (AUC, por sus siglas en inglés), la cual permite resolver problemas de discriminación de información e identificación del resultado correcto (Zhang et al., 2015).

El área bajo la curva (AUC) de la curva característica operativa del receptor (ROC) es una medida de la capacidad discriminatoria de modelos de clasificación (Jiménez-Valverde, 2012). En la última década el AUC ha sido aceptado como medida estándar para evaluar la precisión de los modelos de distribución de especies (Fielding y Bell, 1997; Lobo et al., 2008). El AUC varía desde 0 a 1, donde 0,5 indica que el modelo tiene bajo poder predictivo, mientras que el valor de 1 significa que el modelo logró una discriminación perfecta (Jiménez-Valverde,

2012). Los valores por debajo de 0,5 señalarían una relación inesperada, es decir, que los datos proyectados no estarían cercanos a la distribución real de la especie (Guisan et al., 2007). En este contexto, se consideró que un modelo discrimina mejor que el azar si la curva se encuentra por encima de la diagonal de no discriminación, es decir, si el AUC es superior a 0,5 (Krzanowski y Hand, 2009).

Para la presente investigación la evaluación del desempeño de los modelos generados en Maxent fue medido en función del promedio de los valores de AUC individuales obtenidos para los 50 modelos de distribución corridos. El promedio fue realizado tanto para el AUC de entrenamiento como para el de prueba.

Determinación del potencial impacto futuro de la especie *Lithobates catesbeianus* (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental

Para la evaluación del potencial impacto futuro de *Lithobates catesbeianus* se contrastaron los resultados de los modelos Maxent del escenario actual (1950–2000) con las áreas de la presencia de la especie y los resultados de distribución obtenidos con el escenario futuro (2021–2040). En función de esta comparación, se estimó el porcentaje global de incremento de invasión para cada una de las regiones biogeográficas definidas como área de análisis (Litoral, Andes y Amazonía). El análisis espacial fue realizado con el Software ArcGis (versión 10.4). Para la representación de las áreas protegidas se utilizó el mapa oficial del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador elaborado por el Ministerio del Ambiente a escala 1:1'500.000 y actualizado al año 2020. En el análisis se incluyeron 53 áreas protegidas pertenecientes al Ecuador continental que en conjunto abarcan una extensión de 46.342,15 km². No se incluyeron las reservas marinas ni el archipiélago de Galápagos.

CAPÍTULO III

RESULTADOS

Generación de registros de ocurrencia de la especie

En el proceso de elaboración de los modelos de distribución se obtuvo un total de 146 registros de ocurrencia de la rana invasora *Lithobates catesbeianus* (rana toro) en Sudamérica. De estos registros, 51 fueron obtenidos en Brasil, 34 en Colombia, 27 en Ecuador continental, 19 en Argentina, siete en Uruguay, 5 en Venezuela, dos en Perú y 1 en Bolivia. La superficie territorial de Brasil albergó la mayor cantidad de registros de ocurrencia ya que la Mata Atlántica, históricamente, ha sido fuertemente colonizada por *Lithobates catesbeianus* y mantiene las condiciones climáticas idóneas para el desarrollo de la especie. Los registros utilizados fueron obtenidos de literatura especializada y bases de datos digitales disponibles en línea (Tabla 2).

Tabla 2. Registros de ocurrencia de *Lithobates catesbeianus* en Sudamérica.

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
1	Argentina	San Juan	-31.966655	-68.28333	Sanabria et al., 2005
2	Argentina	Argentina	-31.333333	-69.833338	Sanabria et al., 2005
3	Argentina	Tobunas	-26.466677	-53.91666	Pereyra et al., 2006
4	Argentina	Parque Provincial Mocón	-27.150003	-53.900016	Pereyra et al., 2006
5	Argentina	Misiones	-27.333333	-56.1	Pereyra et al., 2006
6	Argentina	Jujuy	-24.150015	-65.049999	Akmentis y Cardozo 2009

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
7	Argentina	Luján	-34.566668	-62.583321	Barrasso et al., 2009
8	Argentina	Bahía Blanca	-38.666686	-62.199998	Barrasso et al., 2009
9	Argentina	Buenos aires	-34.602497	-58.352027	Barrasso et al., 2009
10	Argentina	Salta	-24.733333	-65.416667	Akmentis y Cardozo 2009
11	Argentina	Cerro blanco, San Juan	-31.916667	-68.283333	Sanabria et al., 2011
12	Argentina	Villa Dolores, Córdoba	-31.950007	-61.183331	Nori et al., 2011
13	Argentina	Argentina	-31.633343	-62.583327	Ghirardi et al., 2011
14	Argentina	Córdoba	-31.938838	-65.18477	GBIF
15	Argentina	Buenos Aires	-35.451274	-60.884388	GBIF
16	Argentina	Buenos Aires	-27.296113	-54.202882	GBIF
17	Argentina	Buenos Aires	-33.686603	-68.985694	GBIF
18	Argentina	Buenos Aires	-31.266306	-69.418278	GBIF
19	Argentina	Misiones	-31.283712	-69.102149	GBIF
20	Bolivia	Santa Cruz	-17.645505	-62.707214	GBIF
21	Brasil	Barao	-29.366657	-51.483336	Borges-Martins et al., 2002
22	Brasil	Caxias do Sul	-29.166680	-51.166664	Borges-Martins et al., 2002
23	Brasil	Derrubadas	-27.250017	-53.849992	Borges-Martins et al., 2002
24	Brasil	Erechim	-27.633347	-52.266653	Borges-Martins et al., 2002
25	Brasil	Gravataí	-29.933307	-50.983339	Borges-Martins et al., 2002
26	Brasil	Nova Petrópolis	-29.366654	-51.099993	Borges-Martins et al., 2002
27	Brasil	Porto Alegre	-30.033347	-51.216644	Borges-Martins et al., 2002
28	Brasil	Tenente Portela	-27.366648	-53.750015	Borges-Martins et al., 2002
29	Brasil	Veranópolis	-28.933341	-51.533347	Borges-Martins et al., 2002

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
30	Brasil	Vila de Itapua	-30.266673	-51.016662	Borges-Martins et al., 2002
31	Brasil	Jaraguá do Sul	-26.483341	-49.06667	Borges-Martins et al., 2002
32	Brasil	Santa Teresa	-19.933340	-40.583353	Borges-Martins et al., 2002
33	Brasil	Cotia	-23.599998	-46.31666	Dixo y Verdade 2006
34	Brasil	Sao Jose´ dos Pinhais	-25.599983	-49.116671	Conte y Rossa-Feres 2006
35	Brasil	Duque de Caxias	-22.583324	-43.233344	Lula Salles et al., 2009
36	Brasil	Vicosa	-20,750,009	-42.116675	Da Silva et al., 2009
37	Brasil	Vitória	-20.266641	-40.316691	Almeida et al., 2011
38	Brasil	Quatro Barras	-25.300006	-48.96666	Leivas et al., 2012
39	Brasil	Campina grande do soul	-25.283361	-49.000016	Leivas et al., 2012
40	Brasil	Bocaiúva do Sul	-25.233321	-49.033332	Leivas et al., 2012
41	Brasil	Tremembé	-22.950010	-45.533341	Janson Mercante et al., 2014
42	Brasil	Porto Alegre	-29.966697	-51.233281	IUCN, 2015
43	Brasil	Ranario	-29.449908	-53.266541	GBIF
44	Brasil	Rio Grande do Sul	-23.429698	-46.542941	GBIF
45	Brasil	Sao Paulo	-27.417836	-49.838392	GBIF
46	Brasil	Santa Catarina	-26.785183	-49.337605	GBIF
47	Brasil	Ranario Romar	-29.58	-53.4231	GBIF
48	Brasil	Novo Treviso	-30.129367	-54.03685	GBIF
49	Brasil	Nova Rassia	-29.478889	-50.226667	GBIF
50	Brasil	Brasil	-26.8316	-52.9692	GBIF
51	Brasil	Barreiro	-26.8363	-52.9525	GBIF
52	Brasil	Brasil	-27.1449	-52.6646	GBIF
53	Brasil	Brasil	-29.5664	-53.4234	GBIF
54	Brasil	Brasil	-29.6118	-53.3535	GBIF
55	Brasil	U.H.E. Doña Francisca	-29.482	-53.2791	GBIF
56	Brasil	Linha Sao Paulo	-26.9468	-49.2662	GBIF
57	Brasil	Brasil	-29.4741	-53.4864	GBIF
58	Brasil	Brasil	-29.58	-53,231	GBIF

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
59	Brasil	Linha Moinho	-26.7137	-49.0923	GBIF
60	Brasil	Novo Treviso	-26.8798	-52.9073	GBIF
61	Brasil	Vila Itoupava	-29.6119	-53.3533	GBIF
62	Brasil	Brasil	-27.4975	-52.801389	GBIF
63	Brasil	Brasil	-28.984722	-51.846389	GBIF
64	Brasil	Novo Treviso	-28.990833	-51.407778	GBIF
65	Brasil	Brasil	-28.709444	-51.925	GBIF
66	Brasil	Brasil	-28.958333	-51.6925	GBIF
67	Brasil	Bairro Bom Fim	-27.23267	-53.851338	GBIF
68	Brasil	Bairro Bom Retiro	-23.383889	-46.361111	GBIF
69	Brasil	Brasil	-22.755556	-46.144444	GBIF
70	Brasil	Brasil	-19.873889	-40.875278	GBIF
71	Brasil	Criadouro do Paulo Cazar Miller	-22.396667	-47.545556	GBIF
72	Colombia	Cundinamarca	4.416666	-74.533333	Ruíz et al., 1996
73	Colombia	Tolima	5.050001	-75.900001	Rueda, 1997
74	Colombia	Sucre	8.716667	-74.8	Rueda, 1999
75	Colombia	Caldas	5.133332	-75.533332	Rueda, 1999
76	Colombia	Valle del Cauca	4.333336	-76.150002	Daza y Castro-Herrera, 1999
77	Colombia	Manchuria, Sucre	9.566668	-75.433333	Rueda, 1999
78	Colombia	Caldas	5.050001	-75.733334	Pérez-Mayorga, 2003
79	Colombia	Risaralda	4.916667	-75.416668	Ardila, 2004
80	Colombia	Boyacá	4.800000	-73.183334	Lynch, 2005
81	Colombia	Valle del Cauca	3.833334	-76.266667	Matthews, 2005
82	Colombia	Caldas	5.316667	-75.616667	Urbina-Cardona et al., 2011
83	Colombia	Risaralda	4.814198	-75.797497	GBIF
84	Colombia	Sonso Lagune bei Buga	3.865625	-76.347687	GBIF
85	Colombia	Humedal El Cocal	3.815415	-76.382289	GBIF
86	Colombia	Humedal Chiquique	3.835819	-76.382286	GBIF

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
87	Colombia	Humedal Gota E Leche	3.7882	-76.391794	GBIF
88	Colombia	Hacienda Zanján del Hobo, humedal Carambola	3.70641	-76.42222	GBIF
89	Colombia	Humedal San Antonio	4.23041	-76.2303	GBIF
90	Colombia	Vereda El Higuerán, humedal Higuerán	3.57695	-76.46412	GBIF
91	Colombia	Vereda Platanares, humedal Platanares	3.60408	-76.45863	GBIF
92	Colombia	Vereda Cascajal, Humedal Madrigal	4.18362	-76.25015	GBIF
93	Colombia	Hacienda San Carlos, humedal La Herradura	4.28844	-76.20609	GBIF
94	Colombia	Ciénaga El Conchal	3.98474	-76.29669	GBIF
95	Colombia	Humedal La Trozada	3.97735	-76.297558	GBIF
96	Colombia	Humedal Videles	3.775681	-76.39245	GBIF
97	Colombia	Humedal Timbique	3.469658	-76.3239	GBIF
98	Colombia	Finca La Cumbre	5.759722	-75.706944	GBIF
99	Colombia	Hda. Montenegro	5.7625	-75.658611	GBIF
100	Colombia	Centro de Rehabilitación de Fauna Los Farallones	5.726667	-75.616667	GBIF
101	Colombia	Centro de Rehabilitación de Fauna Los Farallones	5.723055	-75.612778	GBIF
102	Colombia	Hda. Montenegro	5.734167	-75.643333	GBIF
103	Colombia	Centro de Rehabilitación de Fauna Los Farallones	5.902778	-75.655278	GBIF
104	Colombia	Hda. Montenegro	5.976944	-75.872222	GBIF
105	Colombia	Centro de Rehabilitación de Fauna Los Farallones	5.7306	-75.6222	GBIF
106	Uruguay	Canelones	-34.533325	-56.249975	Laufer et al., 2008 en prensa

N°	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
107	Uruguay	Aceguá	-31.866667	-54.166671	Laufer et al., 2008
108	Uruguay	Soriano	-33.466650	-58.299994	Laufer et al., 2008
109	Uruguay	Cerro Largo	-32.300001	-54.18333	Gobel, 2013
110	Uruguay	Montevideo	-34.933346	-56.150023	Lombardo et al., 2016
111	Uruguay	Montevideo	-34.887321	-56.142613	GBIF
112	Uruguay	Cerro Largo	-31.899508	-54.152733	GBIF
113	Perú	Iquitos	-3.704891	-73.257927	IUCN, 2018
114	Perú	Lima	-12.078043	-77.100719	IUCN, 2018
115	Venezuela	Mérida	8.566668	-71.166666	Hanselmann et al., 2004
116	Venezuela	Jají	8.566667	-71.333333	Hanselmann et al., 2004
117	Venezuela	Los Cáraros	8.600001	-71.350003	Hanselmann et al., 2004
118	Venezuela	Sierra de la Culata	8.883333	-71.2	IUCN, 2015
119	Venezuela	La cuchilla	7.733333	-71.966667	Nava-González et al., 2017
120	Ecuador	Los Ríos	-1.05	-79.45	Corporación Proexant, 2002
121	Ecuador	Pastaza	-1.5	-77.983333	Corporación Proexant, 2002
122	Ecuador	Morona Santiago	-2.333333	-78.116667	Corporación Proexant, 2002
123	Ecuador	Guayas	-2.25	-79.916667	Rodríguez et al., 2003
124	Ecuador	Napo	-1.002222	-77.833333	Cisneros-Heredia, 2004
125	Ecuador	Zamora Chinchipe	-3.866667	-78.866667	Herrera Valladares, 2011
126	Ecuador	Zamora Chinchipe	-3.883331	-78.766666	Herrera Valladares, 2011
127	Ecuador	Manabí	-1.066667	-80.45	Valarezo-Aguilar et al., 2012
128	Ecuador	Loja	4.012527	79.195183	Cobos et al., 2015
129	Ecuador	Zamora Chinchipe	-3.816667	-78.75	Valarezo-Aguilar et al., 2016

Nº	País	Localidad	Latitud	Longitud	Autor
130	Ecuador	Napo	1.133335	77.833341	Cruz et al., 2020
131	Ecuador	Manabí	0.666669	80.333333	Cruz et al., 2020
132	Ecuador	Zamora Chinchipe	3.728087	78.748583	Cruz et al., 2020
133	Ecuador	Zamora Chinchipe	3.743988	78.615743	Cruz et al., 2020
134	Ecuador	Zamora Chinchipe	3.718405	78.59491	Cruz et al., 2020
135	Ecuador	Zamora Chinchipe	4.065589	78.950359	Cruz et al., 2020
136	Ecuador	Guayas	2.211753	79.849309	Cruz et al., 2020
137	Ecuador	Loja	3.376627	79.390704	Cruz et al., 2020
138	Ecuador	Pichincha	0.153023	78.565231	Cruz et al., 2020
139	Ecuador	Guayas	1.940866	79.740646	Cruz et al., 2020
140	Ecuador	Azuay	2.897137	78.952858	Cruz et al., 2020
141	Ecuador	Azuay	3.291204	79.315424	Cruz et al., 2020
142	Ecuador	Los Ríos	0.704529	80.163768	Cruz et al., 2020
143	Ecuador	Los Ríos	1.797350	79.482321	Cruz et al., 2020
144	Ecuador	Guayas	1.95427	79.906044	Cruz et al., 2020
145	Ecuador	Pichincha	-0.197014	-78.435724	GBIF
146	Ecuador	Azuay	-3.232833	-79.281444	Dueñas et al., en proceso

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Desempeño de los modelos

Los modelos Maxent reflejaron una buena capacidad discriminatoria en la predicción de la distribución potencial de la especie *Lithobates catesbeianus*, reflejando un valor promedio del AUC de entrenamiento y de prueba equivalente a 0,976 y 0,921, respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Valores AUC obtenidos para la distribución potencial actual y futura

Especie	Training AUC (average)*	Test AUC (average)*
<i>Lithobates catesbeianus</i>	0,976	0,921

*valores promedio de los 50 modelos corridos

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

Selección de variables bioclimáticas

En base al proceso de selección realizado en base al porcentaje de contribución e índice de correlación, se identificaron cinco variables bioclimáticas determinantes del hábitat para la especie *Lithobates catesbeianus* que son: Temperatura mínima del trimestre más frío (BIO6) (30 %), Temperatura promedio del trimestre más seco (BIO9) (20 %), Precipitación del trimestre más lluvioso (BIO16) (20 %), Precipitación del trimestre más frío (BIO19) (20 %) y Precipitación en el periodo más lluvioso (BIO13) (10 %) (Tabla 4).

Tabla 4. Variables bioclimáticas seleccionadas en base al porcentaje de contribución e índice de correlación de Pearson

Variable	Contribución (%)	Correlación de Pearson	Descripción
BIO6	30	0,54	Temperatura mínima del trimestre más frío
BIO9	20	0,67	Temperatura media del cuarto más seco
BIO16	20	0,41	Precipitación del trimestre más lluvioso
BIO19	20	0,36	Precipitación en el trimestre más frío
BIO13	10	0,47	Precipitación en el periodo más lluvioso

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

Distribución potencial actual de la especie *Lithobates catesbeianus*

De acuerdo al modelo de distribución potencial actual generado (1950–2000), el área de idoneidad de hábitat para la especie *Lithobates catesbeianus* ocupa el 8,71%

(21.962,09 km²) de la superficie del Ecuador continental. Este porcentaje respecto a las regiones biogeográficas identifica a la región Amazonía con el mayor porcentaje de hábitat idóneo ocupando el 4,98 % (12.556,25 km²) del Ecuador continental. Mientras que las regiones Litoral y de los Andes reflejan porcentajes de áreas idóneas menores con 2,17 % (5.460,48 km²) y 1,57 % (3.945,36 km²), respectivamente, en relación al Ecuador continental (Tabla 5, Figura 2).

En la región Amazonía, la idoneidad de hábitat se identificó entre los 500–2.200 m.s.n.m en las estribaciones orientales de la Cordillera de los Andes a lo largo de todas las provincias. Esta idoneidad representa el 10,46 % en relación a la superficie de la región (Tabla 5, Figura 2).

Las áreas de hábitat idóneo en la región biogeográfica Litoral se encuentran en un rango altitudinal de 1.000–1.900 m.s.n.m y se ubican principalmente al noreste de la región en la provincia de Esmeraldas, al este de la provincia de Los Ríos, al oeste entre las provincias de Manabí y Santa Elena y al sur entre las provincias de Guayas y El Oro. Las áreas idóneas ocupan el 8,09 % del área total de la región (Tabla 5, Figura 2).

Por otra parte, en la región Andes el modelo predictivo identificó a las áreas idóneas en un rango altitudinal de 1.800–2.600 m.s.n.m y se ubican en la zona norte entre las provincias de Carchi, Imbabura y Pichincha; en el sur entre Azuay y Loja. Las áreas idóneas ocupan idoneidad 6,16 % del total del área de la región (Tabla 5, Figura 2).

Tabla 5. Áreas de idoneidad de hábitat actual de *Lithobates catesbeianus* por región biogeográfica

Región biogeográfica	Superficie (km ²)	Área de idoneidad actual (km ²)	Porcentaje respecto a región biogeográfica (%)	Porcentaje respecto al Ecuador Continental (%)
Amazonía	120.000	12.556,25	10,46	4,98
Litoral	67.500	5.460,48	8,09	2,17
Andes	64.000	3.945,36	6,16	1,57

Fuente: Modelos Maxent

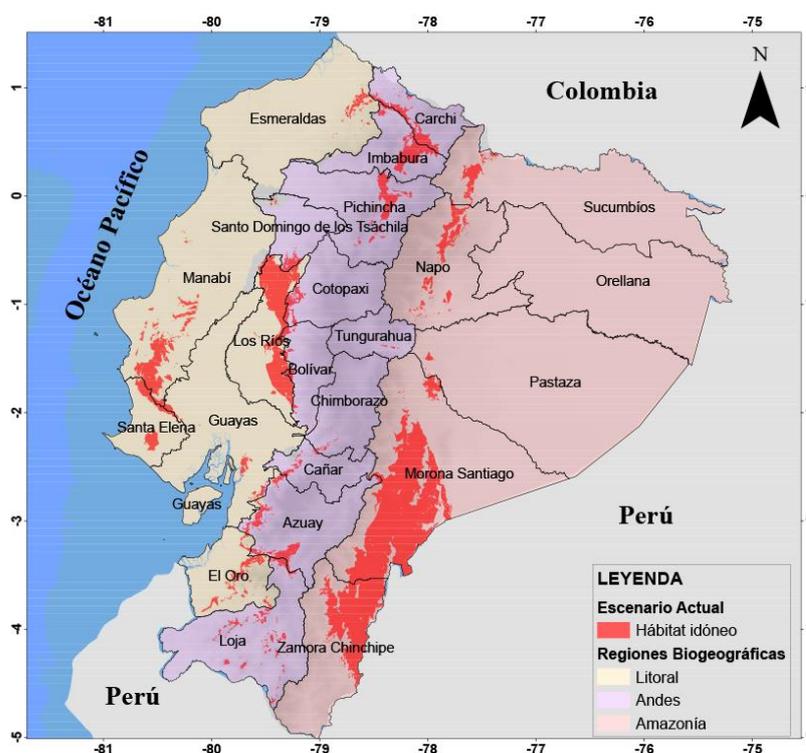


Figura 2. Modelo de distribución potencial actual de *Lithobates catesbeianus* por región biogeográfica en el Ecuador continental

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Fuente: modelos Maxent

Distribución potencial futura de la especie *Lithobates catesbeianus*

De acuerdo al modelo de distribución futura (2021–2040) generado en base al escenario SSP2-4.5, el área de hábitat idóneo de la especie *Lithobates catesbeianus* podría llegar a ocupar el 8,32 % (20.966,44 km²) de la superficie del Ecuador continental. Respecto a las regiones biogeográficas este porcentaje identifica a la región Amazonía con el mayor porcentaje de hábitat idóneo ocupando el 5,06 % (12.745,83 km²). Las regiones Andes y Litoral, por su parte, reflejan porcentajes con áreas idóneas menores con 2,11 % (5.326,72 km²) y 1,15 % (2.893,88 km²), respectivamente, en relación al Ecuador continental (Tabla 6, Figura 3).

En la región Amazonía, las áreas idóneas se identificaron entre 300–2.400 m.s.n.m en las estribaciones orientales de la cordillera de los Andes en una distribución continua atravesando todas las provincias. Esta idoneidad representa el 10,62 % en relación al área de la región Ecuador continental (Tabla 6, Figura 3).

Por su parte, en la región Andes se identificó a las áreas idóneas en un rango altitudinal de 900–1900 m.s.n.m en las provincias de Loja y Azuay al sur, así como en las estribaciones occidentales de la cordillera andina a lo largo de una distribución continua (Figura 4). Las áreas idóneas ocupan el 8,32 % de la región (Tabla 6, Figura 3).

Finalmente, la región Litoral identificó áreas idóneas en un rango altitudinal de 250–1.500 m.s.n.m. ubicadas en la zona noreste de la provincia de Esmeraldas y con menor representatividad en la provincia de El Oro al sur. Las áreas idóneas abarcan el 4,29 % en relación a la superficie de la región (Tabla 6, Figura 3).

Tabla 6. Áreas de idoneidad de hábitat futuro de *Lithobates catesbeianus* por región biogeográfica en base al escenario SSP2-4.5

Región biogeográfica	Superficie (km ²)	Área de idoneidad futura (km ²)	Porcentaje respecto a región biogeográfica (%)	Porcentaje respecto al Ecuador Continental (%)
Amazonía	120.000	12.745,83	10,62	5,06
Andes	64.000	5.326,72	8,32	2,11
Litoral	67.500	2.893,88	4,29	1,15

Fuente: Modelos Maxent

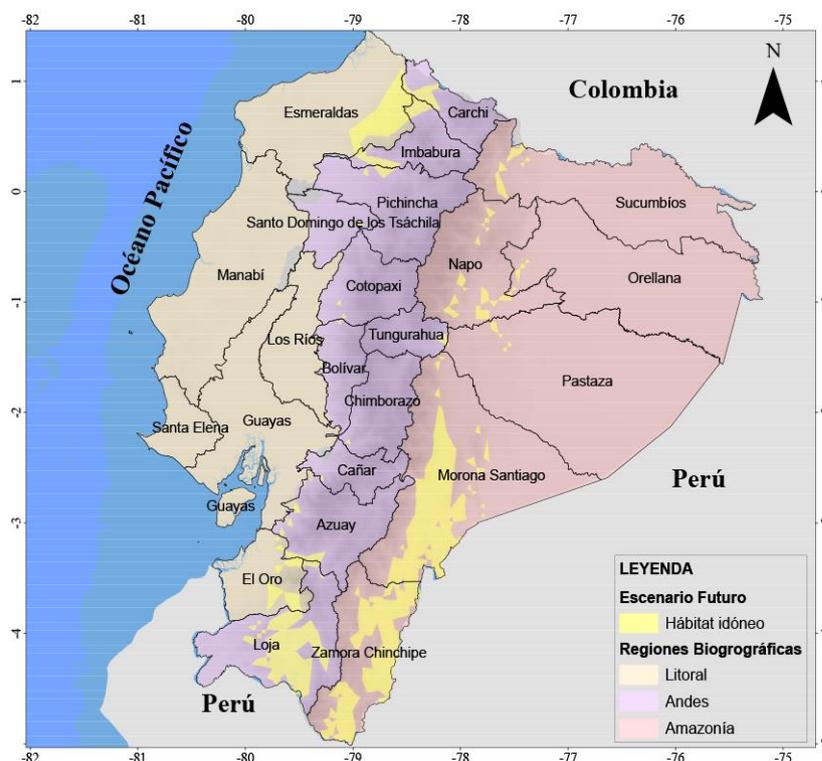


Figura 3. Modelo de distribución potencial futuro de *Lithobates catesbeianus* por región biogeográfica en base al escenario SSP2-4.5

Elaborado por: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

Comparación entre la distribución actual y la distribución futura de la especie *Lithobates catesbeianus*

Al comparar la distribución potencial actual (1950–2000) con la futura (2021–2040) se observa que a futuro el hábitat idóneo de la especie *Lithobates catesbeianus* podría experimentar una reducción del 4,5 % (995,65 km²) respecto al hábitat actualmente disponible en el Ecuador continental (21.962,09 km²).

Al analizar los cambios a nivel de regiones biogeográficas, se puede observar que en la región Litoral el hábitat idóneo para la especie podría reducirse en un 47 % (2.893,88 km²) en relación al área idónea actual (5.460,48 km²). En contraste, la región de los Andes a futuro podría experimentar un incremento del área de idoneidad para la especie equivalente al 35,01 % (3.945,36 km²) en relación al área idónea actual (1.381,36 km²). La región Amazonía de igual manera, podría registrar un incremento del 1,51 % (189,58 km²) de hábitat idóneo en comparación con la disponibilidad actual (12.556,25 km²) (Tabla 7, Figura 4)

Tabla 7. Comparación entre hábitat idóneo actual y futuro disponible para la especie *Lithobates catesbeianus* por región biogeográfica.

Región biogeográfica	Hábitat idóneo actual (km²)	Hábitat idóneo futuro (km²)	Hábitat idóneo actual vs futuro (km²) *	Porcentaje de cambio (%)*
Andes	3.945,36	5.326,72	+1.381,36	+35,01
Amazonía	12.556,25	12.745,83	+189,58	+1,51
Litoral	5.460,48	2.893,88	-2.566,60	-47

*signo + refleja incremento

*signo – refleja decremento

Elaboración: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

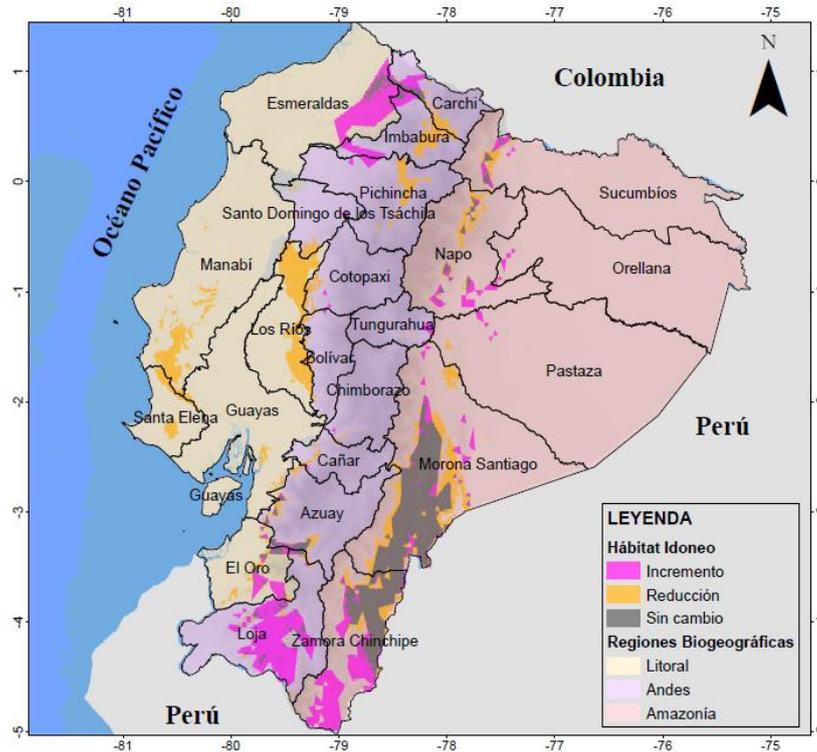


Figura 4. Modelo de distribución potencial de *Lithobates catesbeianus* actual versus futuro en el Ecuador continental

Elaborado por: Manuel R. Dueñas
Fuente: Modelos Maxent

Impacto potencial de la especie *Lithobates catesbeianus* (rana toro) sobre las áreas protegidas del Ecuador continental

De acuerdo al modelo de distribución potencial actual (1950–2000) existen áreas de hábitat idóneo para la especie *Lithobates catesbeianus* en 20 de las 53 áreas protegidas continentales del Ecuador. El hábitat idóneo actual estaría ocupando el 3,55 % (1.645,49 km²) de la superficie total de áreas protegidas existente en el Ecuador continental (46.342,15 km²) (Tabla 8, Figura 5). En contraste, a futuro (2021–2040) el hábitat idóneo para la especie podría encontrarse únicamente en 14 de las 53 áreas protegidas continentales. Sin embargo, el área idónea para la especie podría llegar a ocupar el 6,77 % (3.141,05 km²) de la superficie total de las áreas protegidas del Ecuador continental. Al comparar el escenario actual y el futuro, se registra un potencial incremento del hábitat idóneo para la especie equivalente al 3,23 % (1.495,56 km²).

Las tres áreas protegidas que bajo el escenario actual presentan porcentajes altos de hábitat idóneo para la especie en relación a su área total son: Parque Nacional Cayambe Coca con un 12,58 % (513,53 km²), Parque Nacional Sangay con un 7,53% (366,56 km²), y Parque Nacional Cotacachi Cayapas con el 5,54 % (144,51 km²). Por su parte, al considerar el escenario futuro, las tres áreas protegidas con mayor porcentaje de hábitat idóneo respecto al total de su área son: Parque Nacional Cotacachi Cayapas con 60,55 % (1.580,13 km²), Parque Nacional Sangay con 8,85% (430,83 km²) y Parque Nacional Cayambe Coca con 6,19 % (252,68 km²).

De las 53 áreas protegidas existentes en el continente, se predicen potenciales incrementos de hábitat idóneo en ocho áreas protegidas y decrementos de hábitat idóneo en seis de ellas. Los mayores incrementos (+) en la idoneidad del hábitat podrían acontecer en el Parque Nacional Podocarpus en un 17,84 % (247,01 km²), Reserva Biológica Cerro Plateado en un 37,64 % (115,79 km²) y Parque Nacional Cotacachi Cayapas en 55,01 % (1.435,62 km²). Respecto a decrementos significativos de hábitat idóneo, estos podrían suceder en el Parque Nacional Cayambe Coca en un 6,39 % (260,85 km²), Reserva Ecológica El Cóndor en un 6,83 % (5,4 km²) y Reserva Biológica El Quimi en un 10,75 % (9,7 km²).

Tabla 8. Comparación del hábitat idóneo actual (1950–2000) vs futuro (2021–2040) de la especie *Lithobates catesbeianus* en las Áreas Protegidas continentales

N ^o B	Área Protegida [¥]	Hábitat idóneo actual (km ²)	Hábitat idóneo futuro (km ²)	Hábitat idóneo actual vs futuro (km ²)	Porcentaje de cambio*
24	Reserva Biológica El Quimi	48,95	39,25	-9,7	-10,75
22	Reserva Biológica El Cóndor	24,34	18,94	-5,4	-6,83
12	Parque Nacional Cayambe Coca	513,53	252,68	-260,85	-6,39
23	Refugio de Vida Silvestre La Zarza	36,96	35,83	-1,13	-3,06
34	Parque Nacional Sumaco Napo Galeras	41,36	13,68	-27,68	-1,34
9	Reserva Ecológica Antisana	26,51	17,33	-9,18	-0,76
50	Parque Nacional Cotacachi Cayapas	144,51	1.580,13	1.435,62	+55,01

N ^o ^β	Área Protegida [¥]	Hábitat idóneo actual (km ²)	Hábitat idóneo futuro (km ²)	Hábitat idóneo actual vs futuro (km ²)	Porcentaje de cambio* (%)
56	Reserva Biológica Cerro Plateado	1,44	117,23	115,79	+37,64
5	Parque Nacional Podocarpus	7,39	254,40	247,01	+17,84
14	Reserva Ecológica Cofán Bermejo	33,89	76,95	43,06	+7,83
4	Parque Nacional Llanganates	27,37	167,44	140,07	+6,37
28	Parque Nacional Yacuri	0,69	23,34	22,65	+5,26
6	Parque Nacional Sangay	366,56	430,83	64,27	+1,32
33	Reserva Biológica Colonso				
36	Chalupas	101,57	113,01	11,44	+1,23
36	Reserva Ecológica Manglares Churute	96,5	-----	-----	-----
52	Parque Nacional Machalilla	81,88	-----	-----	-----
54	Parque Nacional Río Negro	41,5	-----	-----	-----
54	Sopladora		-----	-----	-----
1	Área Ecológica de Conservación Siete Iglesias	32,3	-----	-----	-----
47	Refugio de Vida Silvestre Samama Mumbes	18,13	-----	-----	-----
59	Refugio de Vida Silvestre Pasochoa	0,025	-----	-----	-----

*signo + refleja incremento

*signo – refleja decremento

¥ tabla presenta solo las áreas protegidas que reflejaron idoneidad de hábitat

β numeración de las áreas protegidas en concordancia con la numeración del mapa

Elaborado por: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

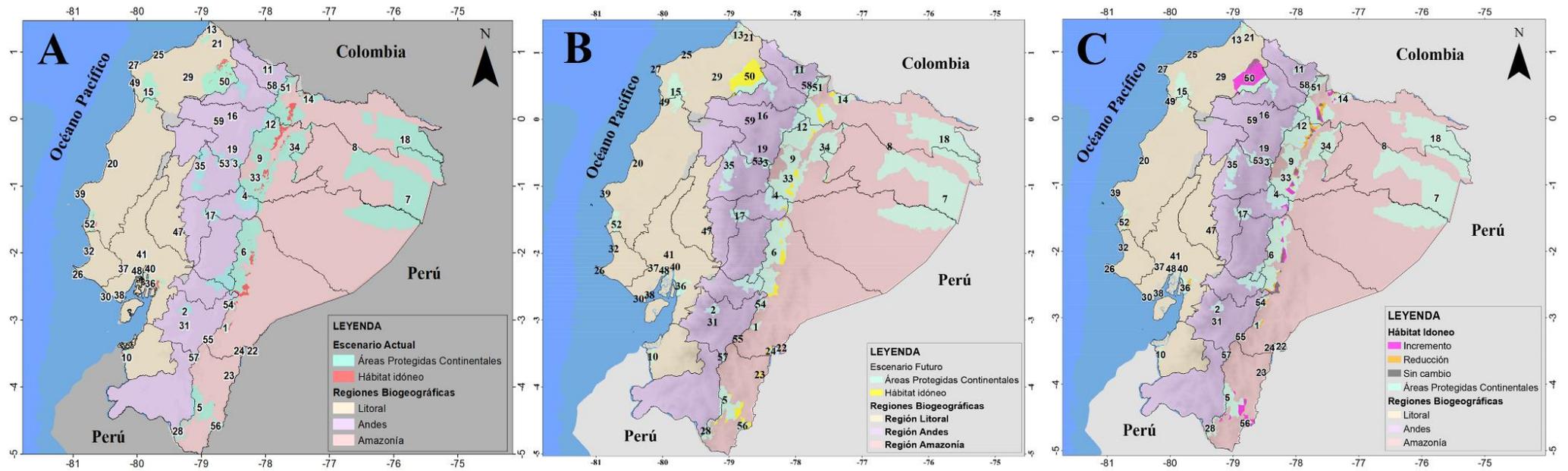


Figura 5. Idoneidad de hábitat por área protegida en la distribución potencial actual (1950–2000) versus futura (2021–2040) de *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador continental. A) modelo actual, B) modelo futuro, C) modelo actual versus futuro

Elaborado por: Manuel R. Dueñas

Fuente: Modelos Maxent

CAPITULO IV

DISCUSIÓN

Influencia de la variabilidad climática sobre la distribución potencial actual y futura de la especie *Lithobates catesbeianus*

Esta investigación refleja que bajo las condiciones de clima actuales la región Amazónica es la que presenta mayor proporción de hábitat idóneo (4,98 % en relación al Ecuador continental) para la especie *Lithobates catesbeianus*. Tomando en cuenta que en el Ecuador continental el mayor número de registros de la especie se han obtenido en las estribaciones orientales de la cordillera andina (Cisneros-Heredia, 2004; Cruz et al., 2020; Valarezo-Aguilar et al., 2016), se sugiere que efectivamente, existen condiciones climáticas (lluvia y humedad) que favorecen el establecimiento de la especie en esta región (Brito et al., 2014; Schulenberg y Awbrey, 1997).

En contraste, la región Litoral al parecer bajo condiciones climáticas actuales no presentaría las condiciones óptimas para el establecimiento de la especie alcanzando apenas un 2,17 % de áreas de hábitat idóneo presentes en el Ecuador continental. Si bien, Cruz et al. (2020) reportaron recientemente individuos de la especie en las tierras bajas de la provincia del Guayas, es importante mencionar que este hallazgo sucede tras un extenso periodo de tiempo sin reportes de presencia de la especie en esta región del Ecuador (Casares, 1992; Cisneros-Heredia, 2004; Velasco, 2001). La falta de hallazgos de poblaciones significativas establecidas de *L. catesbeianus* en esta región corroboraría la baja idoneidad del hábitat favorable para el desarrollo de la especie.

Al contrario, los resultados reflejan que en la región de los Andes actualmente no existen condiciones climáticas beneficiosas para el potencial establecimiento de la especie, apenas el 1,57 % respecto al Ecuador continental. Se presume que las características topográficas de la región Andina y las condiciones climáticas caracterizadas por bajas temperaturas podrían representar un limitante para una potencial invasión de la especie; tomando en cuenta que ésta prefiere ambientes húmedos tropicales y subtropicales tal como lo han expuesto varios autores (Álvarez-Romero et al., 2005; Ferreira y Lima, 2012; Ficetola et al., 2007; Howard, 1978; IUCN, 2015; Laufer et al., 2008).

Sin embargo, los resultados reflejan que los Andes norte podrían presentar áreas idóneas para el desarrollo de la especie hasta los 2.800 m.s.n.m, coincidiendo con el estudio de Xuan et al. (2010) que mencionan que la especie podría llegar a superar los 2.500 m.s.n.m. En los Andes Sur, se evidencian ciertas áreas de idoneidad para la especie que si bien resultan poco representativas en comparación con las identificadas en la región Amazónica concuerdan con el reporte de presencia de poblaciones de la especie en estanques artificiales en Loja (Cobos et al., 2015) y cuerpos de agua en Azuay (Dueñas et al., en prensa). A esto se suma el actual establecimiento de las poblaciones de *L. catesbeianus* en la zona causado por la liberación accidental o intencional de individuos de la especie traídos desde las fincas de producción de la provincia vecina de Zamora Chinchipe (Cobos et al., 2015).

A futuro, basados en un escenario moderado de concentración de gases de efecto invernadero (SSP-4.5), este estudio señala un probable incremento de áreas de hábitat idóneo para el desarrollo de la especie *Lithobates catesbeianus* en la región Amazónica y Andes influenciado por la variabilidad climática que experimentará el Ecuador continental en el periodo 2021–2040. Al contrario, para la región Litoral, los resultados reflejan una futura tendencia hacia la reducción de hábitat idóneo disponible para la especie.

Se identifica una tendencia futura al incremento de la idoneidad del hábitat de *Lithobates catesbeianus* hacia las estribaciones orientales de la cordillera de los Andes en la región Amazónica. Esto podría estar relacionado principalmente con el

transporte de la humedad desde el Atlántico tropical hacia las zonas de transición (estribaciones) y las elevadas tasas de precipitación registradas en la cuenca del Amazonas (Vuille, 2013), las cuales proveen un ambiente óptimo para el desarrollo de la especie. La probabilidad del desarrollo de la especie en esta región podría ser alta si se considera que investigaciones recientes (Cisneros-Heredia, 2004; Cruz et al., 2020; Valarezo-Aguilar et al., 2016) han confirmado la presencia de la especie en esta zona. A esto se suma las condiciones climáticas y ecosistemas idóneos que caracterizan esta región y que podrían favorecer el establecimiento y fácil reproducción de la especie (Ardila-Vargas, 2004; Ferreira y Lima, 2012; Hammerson; 1999; Howard, 1978; IUCN, 1973; Laufer et al., 2008; Neill y Jorgensen, 1999; Pourrut, 1983; Urbina-Cardona et al., 2011; Varela y Ron, 2020).

En los Andes este estudio identifica un potencial incremento futuro de las áreas de idoneidad de hábitat para la especie focalizadas hacia el sur del Ecuador continental, provincia de Loja. La hipótesis del potencial desarrollo de esta especie en los Andes podría ser viable si se considera el incremento de temperatura (aproximadamente 0,7 °C) que se viene registrando en esta región y verificado por investigaciones previas (Mark, 2002; Mark y Seltzer, 2005; Poveda y Pineda, 2009; Racoviteanu et al., 2008; Vuille y Bradley, 2000; Vuille et al., 2003; Vuille et al., 2008a). Esto, sumado al incremento de las precipitaciones (Bradley et al., 2009; Favier et al., 2004) que se ha venido registrando en la región, podría favorecer la colonización de la especie. En el caso de los Andes del sur el grado de intervención antrópica que se evidencia en esta zona podría transformarse en microhábitats adecuados para la proliferación de la especie si se considera su habilidad de colonizar ambientes intervenidos (Álvarez-Romero et al., 2005; Zeiner et al., 1990).

En la región Litoral la presente investigación refleja una tendencia futura a la reducción de las áreas de hábitat idóneo para *Lithobates catesbeianus*. Esto podría deberse no solo a que las condiciones climáticas que caracterizan esta región no resultan favorables para la especie, sino quizás a la confluencia de las corrientes oceánicas de El Niño y Humboldt (Vuille, 2013). Esto, podría estar influyendo directamente en el desplazamiento de la especie desde las tierras bajas hacia las estribaciones occidentales de la cordillera andina (Urbina-Cardona et al., 2011).

En términos generales, los resultados aquí presentados evidencian una tendencia futura de desplazamiento de la especie desde los ecosistemas tropicales (< 1.000 m.s.n.m) hacia los ecosistemas subtropicales (2.000 m.s.n.m aprox.). Esto podría ser interpretado como un signo de la gran tolerancia y adaptabilidad de la especie a condiciones climáticas cambiantes, y a hábitats y microhábitats que se encuentran en diversos rangos altitudinales en concordancia a lo señalado por Cobos et al. (2015).

Este estudio demuestra además la influencia directa de la variabilidad climática (temperatura y precipitación), representada a través de variables bioclimáticas, sobre las áreas de idoneidad de hábitat actual y futuro de la especie *Lithobates catesbeianus*. Corroborando, a su vez, el potencial desplazamiento de la especie hacia nuevos ecosistemas en congruencia con la biología de la especie (Morejón, 2009; Schulenberg y Awbrey, 1997; Urbina-Cardona et al., 2011).

Los resultados obtenidos por la presente investigación constituyen una representación del futuro probable de la especie *L. catesbeianus* en el Ecuador continental asumiendo como potencial indicador de su presencia el hábitat idóneo disponible. Sin embargo, este estudio reconoce que una potencial expansión de la especie dependerá de otros factores que podrían limitar o promover su establecimiento (e.g. disponibilidad de agua, humedad, temperatura, orografía) (Gaves y Anderson, 1987; Maret et al., 2006; Skelly et al., 1999).

Concordancia con estudios previos sobre *Lithobates catesbeianus*

Los resultados de la distribución potencial actual (1950–2000) de *Lithobates catesbeianus* obtenidos a través de esta investigación concuerdan con el modelo predictivo elaborado por Íñiguez y Morejón (2012) para la misma especie en Ecuador. Ambos estudios identifican áreas de hábitat idóneo en la provincia de Los Ríos (Babahoyo) en la región Litoral. De igual manera, varios autores (Cisneros-Heredia, 2004; Cruz et al., 2020; Valarezo-Aguilar et al., 2016) coinciden identificando áreas de hábitat idóneo para esta especie en la región Amazónica hacia las estribaciones orientales de la Cordillera de los Andes. En contraste, el presente

estudio no identifica las áreas de hábitat idóneo que Íñiguez y Morejón (2012) obtuvieron para la zona noroccidental de Esmeraldas.

Las áreas idóneas identificadas por ese estudio hacia el sur de los Andes concuerdan con varios autores (Cobos et al., 2015; Cruz et al., 2020; Dueñas et al., en prensa) que han reportado poblaciones de esta especie en las provincias de Azuay y Loja. Por otro lado, los resultados contradicen lo señalado por Íñiguez y Morejón (2012) que argumentan la no existencia de hábitats idóneos para la especie en la región andina.

Las diferencias entre este estudio y otros autores podrían deberse a que el presente estudio consideró un área geográfica de modelamiento más amplia (Sudamérica) lo que garantizó la inclusión de toda la variabilidad climática a la que se adapta la especie. A esto se suma la aplicación de un proceso metodológico diferente que incluyó la selección previa de variables bioclimáticas de mayor aporte al modelo, la eliminación de variables correlacionadas y la incorporación de un mayor número de registros de ocurrencia de la especie para el Ecuador continental. Otro factor que marca la diferencia de este con otros estudios se relaciona con la utilización de la información más actualizada existente al momento sobre escenarios de concentración de gases de efecto invernadero (e.g. SSP). Consideraciones orientadas al incremento de la robustez e innovación de los resultados.

Impacto de la especie *Lithobates catesbeianus* sobre las áreas protegidas

La introducción de especies exóticas es considerada como la segunda causa de reducción de la biodiversidad, superada únicamente por la destrucción y conversión de hábitats naturales (Vitousek et al., 1997). *Lithobates catesbeianus* al ser una especie generalista que se adapta con facilidad a diversos ambientes ha encontrado el hábitat idóneo en el cinturón tropical (Jancowski y Orchard, 2013; Urbina-Cardona et al., 2013) y se ha constituido como una especie de importancia ecológica debido al daño que puede causar sobre la fauna nativa (IPCC, 2013; Young et al., 2001). Para los anfibios nativos, la introducción de linajes exóticos representa una desventaja competitiva por alimento, exposición a enfermedades y al latente riesgo

de ser depredados (Kats y Ferrer, 2003; Kiesecker y Blaustein, 1997; Kupferberg, 1997; Lannoo, 1995; Vredenburg, 2004; Young et al. 2001).

Esta investigación refleja que actualmente 20 de las 53 áreas protegidas del Ecuador continental albergan hábitats idóneos para *Lithobates catesbeianus*. Del total señalado, 16 áreas idóneas se encuentran en las estribaciones orientales de la cordillera de los Andes en la región Amazónica y cuatro áreas estarían presentes en el Litoral. Ningún área protegida fue identificada en la región Andes.

Bajo condiciones climáticas futuras, se identifica una reducción en el número de áreas protegidas con hábitat idóneo llegando a sumar solo 14 de las 53 existentes en el continente. De estas 14, 13 se ubican en la región Amazónica, 1 en la región Litoral y ninguna en los Andes. Si bien los resultados registran una reducción futura en cuanto a número de áreas protegidas con condiciones idóneas para la especie el área total de hábitat idóneo se ve incrementada.

Este estudio sugiere que las áreas protegidas de la región Amazónica podrían resultar idóneas para la proliferación de la especie *Lithobates catesbeianus*. Esto podría deberse a la presencia de condiciones climáticas óptimas (temperatura y precipitación) para su desarrollo (Ardila-Vargas, 2004).

Las áreas protegidas de los Andes parecen no presentar áreas significativas de hábitat idóneo para la especie lo que podría estar relacionado con el descenso de temperatura que caracteriza a esta región y que potencialmente limitaría su establecimiento (Rodríguez y Linares, 2001; Zeiner et al., 1990). En cuanto a las áreas protegidas de la región Litoral, únicamente el Parque Nacional Cotacachi Cayapas ubicado en las estribaciones occidentales de los Andes presenta áreas de hábitat idóneo.

La vulnerabilidad de las áreas protegidas podría verse incrementada ante la probabilidad de fugas de individuos de *Lithobates catesbeianus* de los criaderos cercanos (GISP, 2007). Considerando la alta capacidad de desplazamiento de la especie (16 km) (Bury y Whelan, 1984; GISD, 2009), las áreas protegidas circundantes a los criaderos podrían estar en mayor peligro.

Este estudio confirma la presencia de hábitat idóneo para la especie *Lithobates catesbeianus* bajo condiciones climáticas actuales y futuras dentro de las áreas protegidas continentales del Ecuador. Esto podría ser visto como una alerta del futuro peligro potencial que la *Lithobates catesbeianus* podría representar para la biodiversidad nativa del país, resaltando la importancia de implementar protocolos de manejo de especies exóticas para evitar o prevenir un impacto devastador sobre la flora y fauna nativas.

Enfoque metodológico

En cuanto al enfoque metodológico, Liu et al. (2018) manifiestan que las variables bioclimáticas tienen un mejor alcance y evaluación cuando son aplicadas a mayor escala geográfica. Investigaciones previas (Medrano-Vizcaíno et al., 2020; Menéndez-Guerrero y Graham, 2013) recomiendan la preselección de variables como un paso metodológico importante para incrementar la robustez de los modelamientos de especies bajo escenarios de cambio climático. La presente investigación incluyó ambos criterios técnicos dentro sus pasos metodológicos por lo que se presume que los resultados aquí presentados son confiables.

En el campo del modelamiento de especies, no se ha establecido un método único a aplicar, desarrollándose investigaciones bajo criterios técnicos diferentes (Medrano-Vizcaíno et al., 2020; Menéndez-Guerrero y Graham, 2013; Phillips et al., 2006), lo que muchas veces imposibilita la comparabilidad de resultados entre investigaciones similares. A esto, se suma la amplia gama de escenarios de clima futuro disponibles y la incertidumbre que los rodea, lo que pone a disponibilidad de la comunidad científica un gran número de hipótesis para una misma especie.

El presente estudio se considera pionero en la utilización de los más recientes modelos globales de clima (CanESM5) y escenarios climáticos (SSP2-4.5) disponibles a escala global, aplicándolos por primera vez en el modelamiento de una especie invasora existente en el Ecuador continental.

Una de las mayores limitantes del estudio se relaciona con la falta de información de la situación actual de los criaderos en el país y de datos sobre la fuga de los individuos de la especie hacia otros ecosistemas. Este estudio reconoce la existencia

de poblaciones ferales bien establecidas de rana toro en el país ocasionadas por la presencia de criaderos sin embargo por falta de datos verificados en campo o respaldados por investigaciones científicas no pudieron ser incluidos en el análisis. La falta de esta información podría haber influenciado en la identificación de hábitats idóneos hacia los ecosistemas tropicales y sobre las áreas protegidas en las tierras bajas de la región Amazonía, sitios donde se sabe de la presencia de criaderos.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Conclusiones

- En base a la identificación de áreas de hábitat idóneo actual y futuro, este estudio demuestra el riesgo potencial que representa la especie exótica *Lithobates catesbeianus* para ciertas regiones del Ecuador continental.
- En términos generales este estudio confirma bajo condiciones climáticas actuales y futuras (escenario de emisiones medias SSP2-4.5) la existencia de áreas de hábitat idóneo que podrían favorecer el establecimiento de la especie *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador continental.
- La región Amazónica se identifica como la región más idónea para el establecimiento de la especie bajo condiciones actuales y futuras, volviéndose estratégica para la implementación de medidas de prevención y monitoreo de esta especie exótica.
- Para la región Litoral, la especie *Lithobates catesbeianus* al parecer no representa una amenaza bajo condiciones futuras.
- A futuro, la región andina podría incrementar las áreas de idoneidad por lo que debería ser monitoreada de cerca y de ser el caso aplicar medidas de prevención para evitar una invasión de la especie.
- En ambos escenarios (actual y futuro) se evidenció la presencia de áreas de idoneidad de hábitat para la especie en la zona de transición (estribaciones) entre las regiones Amazonía y los Andes. Estas zonas podrían resultar de particular interés para la implementación de medidas de prevención y monitoreo.

- Los resultados reflejaron que las áreas protegidas ubicadas en la región Amazónica son las que presentan mayor proporción de hábitat idóneo para *Lithobates catesbeianus* bajo condiciones actuales y futuras.
- Si bien las áreas protegidas de la región Litoral podrían no verse amenazadas por la especie exótica a futuro, particular atención debe darse al parque Nacional Cotacachi Cayapas que refleja un significativo incremento de idoneidad a futuro.
- Este estudio confirma la alta capacidad adaptativa de la especie *Lithobates catesbeianus* a varios ambientes y su gran tolerancia a las variaciones climáticas.
- La falta de información sobre la ubicación exacta de criaderos de rana toro en el país representaron un limitante para este estudio. lo que pudo haber influenciado en la no identificación de hábitats idóneos para la especie en los ecosistemas tropicales ni en las áreas protegidas de las tierras bajas de la Amazonía.
- Los modelos aquí presentados deben considerarse únicamente como información referencial sobre sitios potenciales de hábitat idóneo para la especie *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador. Se debe recordar que la presencia de la especie estará siempre limitada a otros factores (e.g. clima, topografía, microhábitats) que pueden incidir en el desarrollo de la misma.

Recomendaciones

- La mejor estrategia de gestión y manejo eficaz de las especies invasoras ocurre cuando la predicción de una posible invasión ha sido determinada en sus primeras etapas y está acompañada con una prevención posterior. En este contexto, se recomienda realizar investigaciones basadas en modelos predictivos para identificar áreas y ecosistemas vulnerables.
- Se recomienda realizar la identificación temprana de áreas de potencial invasión de la especie y en base a esto la implementación de programas de erradicación y control que eviten la propagación de la especie en ecosistemas naturales sensibles del Ecuador continental (e.g. áreas protegidas, humedales). Principal atención debe darse a la región

Amazónica que presenta áreas de hábitat idóneo actuales y futuras sumado a la presencia confirmada de la especie en esta zona.

- Se recomienda la implementación de estrategias de conservación en las áreas protegidas identificadas con idoneidad de hábitat para *Lithobates catesbeianus* entre ellas: Parque Nacional Cotacachi Cayapas, Reserva Ecológica Cofán Bermejo, Parque Nacional Cayambe Coca, Reserva Biológica Colonso Chalupas, Parque Nacional Sangay, Parque Nacional Podocarpus y Reserva Biológica Cerro Plateado.
- La construcción futura de una base de datos más robusta y completa sobre registros de ocurrencia de *Lithobates catesbeianus* en el Ecuador sería de gran utilidad para el fortalecimiento de estudios similares al presentado.
- Se recomienda inventariar y monitorear los criaderos de *Lithobates catesbeianus* a nivel nacional con el fin de evaluar posibles riesgos y amenazas que pudiesen representar la fuga de los individuos de la especie para la biodiversidad local.
- Si bien la eliminación total de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) es imposible, se recomienda promover la eliminación directa de estas poblaciones ferales en ecosistemas invadidos. La promoción de prácticas de cacería deportiva o el consumo local de la especie como fuente de proteína cárnica podría controlar en cierta medida la expansión de esta población.
- Es recomendable que el Ministerio del Ambiente y Agua (MAAE) como autoridad competente defina una política nacional orientada al manejo, control y erradicación adecuada de especies invasoras incluyendo la rana toro.
- Este estudio vuelve evidente la necesidad de implementar programas de educación ambiental a la población orientados a generar conciencia ambiental sobre los riesgos e impactos de la introducción de especies invasivas como la rana toro. Esto podría a futuro detener la proliferación de criaderos y evitar la comercialización errónea de la especie como mascota.
- Dado el potencial devastador de *Lithobates catesbeianus* sobre las poblaciones nativas de fauna, se recomienda profundizar en la investigación de la especie y generar información clave que permita evaluar el riesgo de

exposición y vulnerabilidad de la fauna y flora nativa ante una potencial invasión de la especie tal como se lo ha realizado en otros países de Sudamérica.

- Se recomienda a futuro realizar estudios complementarios a éste que exploren la distribución potencial de la especie *Lithobates catesbeianus* bajo escenarios de cambio climático más extremos (e.g. SSP5-8.5) y que engloben un horizonte temporal más amplio (e.g. 2081–2100).
- Adicionalmente, sería importante estudiar la dinámica poblacional de la especie y comprobar los efectos de una potencial invasión sobre algunas de las especies nativas del Ecuador que podrían estar en peligro.
- Los modelos de distribución potencial de especies se encuentran limitados en cuanto a la comparabilidad debido a que no existe un método único que permita generar resultados comparables. Se recomienda que futuros estudios de modelamiento de *Lithobates catesbeianus* sigan una metodología similar a la aplicada por el presente estudio con el fin de que los resultados sean comparables.

LITERATURA CITADA

- Akmentins, M. S., Cardozo, D. E. (2009). American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) invasion in Argentina. *Biological Invasions*, 12, 735–737 Doi: 10.1007/s10530-009-9515-3.
- Albuja, L., Almendáriz A., Barriga, R., Montalvo, D., Cáceres, F., y Román, J. (2012). Fauna de Vertebrados del Ecuador. Instituto de Ciencias Biológicas. Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- Altieri, A., Wesenbeeck, H., Bertness, B. K. V., y Silliman, B. R. (2010). Facilitation cascade drives positive relationship between native Biodiversity and invasion success. *Ecology* 91 (5): 1269-1275.
- Álvarez-Romero, J., Medellín, R. A., Gómez de Silva, H., y Oliveras de Ita, A. (2005). *Rana catesbeiana*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México. D.F.
- Angert, A. L. (2009). The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers. Department of Biology, Colorado State University, Fort, Collins, CO 80253.
- Araújo, M. B. y Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33, 1677-1688.
- Ardila-Vargas, D. S. (2004). Uso de hábitat de *Rana catesbeiana* en el municipio de Pereira, Risaralda. Facultad de Ciencias, Carrera de Biología, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 78 p
- Arteaga, J. (2016). Posible desplazamiento del Gavilán variable (*Geranoaetus polyosoma*) por el Gavilán alicastaño (*Parabuteo unicinctus*)

en valles interandinos al norte del Ecuador mediante el uso de modelamiento de nicho. Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

- Baptiste, M. P. y Múnera, C. (2010). Análisis de riesgo de vertebrados terrestres introducidos en Colombia. En: Baptiste, M.P., Castaño, N., Cárdenas, D., Gutiérrez, F. P., Gil, D. L. y Lasso, C. A. (eds). (2010). Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 149-199 p.
- Barbet-Massin, M., Rome, Q., Villemant, C., Courchamp, F. (2018). Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? PLoS ONE,13(3), article e0193085. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193085>.
- Barnosky, A., E. Hadly, J. Bascompte, E. Berlow, et al. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. Nature 486(7401): 52-58.
- Barrasso, D. A., Cajade, R., Nenda, S. J., Baloriani, G., Herrera, R. (2009). Introduction of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in natural and modified environments: an increasing conservation problem in Argentina. South American Journal of Herpetology, 4, 69–75.
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., y Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. Diversity and Distributions 15, 409–420. Available: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>.
- Black, J. H. (1969). The frog genus Rana in Montana. Northwest Science, 43, 191–195.
- Bonilla, J. (2017). Distribución potencial de la especie *Lithobates catesbeianus* en la región continental de Colombia bajo iteraciones de cambio climático. Tesis de grado. Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá, Colombia.

- Borges-Martins, M., Di-Bernardo, M., Vinciprova, G., y Measey, J. (2002). Geographic distribution. *Rana catesbeiana*. Herpetological Review, 33, 319.
- Borzée, A., Kosch, T. A., Kim, M., Jang, Y. (2017). Introduced bullfrogs are associated with increased *Batrachochytrium dendrobatidis* prevalence and reduced occurrence of Korean treefrogs. PLoS ONE 12, article e0177860, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177860>
- Bradley, R. S., Keimig, F. T., Diaz, H. F. y Hardy, D. R. (2009). Recent changes in freezing level heights in the tropics with implications for the deglaciation of high mountain regions. Geophysical Research Letters, 36, L17701.
- Brito, J., Batallas, D., Velalcazar, D. (2014). Nueva especie de rana terrestre del género *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae), meseta de la Cordillera del Cóndor. Papeis Avulsos de Zoologia, 54, 435-446.
- Brook, B.W., Sodhi, N. S. y Bradshaw, C. J. A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. Trends Ecol. Evol., 23, 453–460.
- Bruening, S. (2002). *Rana catesbeiana*. In: Animal diversity Web. University of Michigan Museum of Zoology. <http://www.animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Ranacatesbeiana.html>. Citado 24 noviembre 2008.
- Bury, R. B., y Whelan, J. A. (1984). Ecology and management of the bullfrog. U. S. FishWildl. Serv. Res. Publ. 155, 23
- Busby, J. R. (1991). BIOCLIM a bioclimate analysis and prediction system. Plant Protection Quarterly, 6, 8–9.
- Carter, T. R., Parry, M., Harasawa, H. y Nishioka, S. (1994), IPCC technical guidelines for assessing climate change impacts and adaptations: Part of the IPCC special report to the first session of the Conference of the Parties to the UN Framework Convention on Climate Change, Londres, World Meteorological Organization / United Nations Environmental Program.
- Casares, P. (1992) Informe sobre el desarrollo del Forum “Análisis de la ranicultura en el Ecuador” . Fundación Herpetológica del Gustavo Orcés. Quito, Ecuador, 127 pp

- Casas, G. A., Aguilar, X. M. y Cruz, R. A. (2001). La introducción y cultivo de la rana toro (*Rana catesbeiana*). ¿Un atentado a la biodiversidad de México? [en línea]. Marzo 2001. <http://ergosum.uaemex.mx/marzo01/casas.html>.
- Chapin, F., E. Zavaleta, V. Eviner, R. Naylor, et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783): 234-242.
- Cisneros-Heredia, D. F. (2004). Geographic distribution: *Rana catesbeiana*. *Herpetological Review*, 35, 406.
- Clout, M. (1999). Biodiversity conservation and the management of invasive animals in New Zealand. In: O.T. Sandlund et al. (eds); *Invasive Species and Biodiversity Management*, Kluwer Academic Publishers pp. 349 – 361.
- Clout, M., Lowe, S. J. (2000). Invasive species and environmental change in New Zealand. In: Mooney H.A. and Hobbs. (eds). *R.J. Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Covelo, California, USA. pp. 369-384
- Cobos, M., Nuñez Penichet, C., Valarezo-Aguilar. K. (2015). First record of an American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) Population in Loja, Ecuador. *IRCF Reptiles & Amphibians*, 22(1), 46-48.
- Corporación Proexant. (2002). *Rana toro*. Disponible en línea <http://www.proexant.org.ec/Hojas%20técnicas.html>.
- Cotton, W. R. y Pielke, R. A. (1995). Human impacts on weather and climate. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 288 pp.
- Cruz-Cordovez, C., Herrera, I., Espinoza, F., Rizzo, K., Sarmiento, M., Rodas, N., Coello, M., Bravo, W., Lampo, M. (2020). New record of a feral population of *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802 in a protected area (Santay Island) in the Ecuador coast. *BioInvasions Records*, 9(2), 421–433.
- Daszak, P., Striebay, A., Cunningham, A., Longcore, J., Brown, C., y Porter, D. (2004). Experimental evidence that the Bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of Chytridiomycosis, an emerging fungal disease of Amphibians. *Herpetological Journal*, 14, 201–207.
- Davies, R. G, Orme, C. D. L., Storch, D., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ross, S. G., Ding, T. S., Rasmussen, P. C., Bennett, P. M., Owens, I. P. F.,

- Blackburn, T. M., y Gaston, K. J. (2007). Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1189–1197.
- Descombes, P., Petitpierre, B., Morard, E., Berthoud, M., Guisan, A., y Vittoz, P. (2016). Monitoring and distribution modelling of invasive species along riverine habitats at very high resolution. *Biol. Invasions*, 18(12), 3665–3679. doi: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1257-4>.
 - Diamond, J. M. (1989). Overview of recent extinctions. In: *Conservation for the Twenty-First Century* (eds Western, D. & Pearl, M.C.). Oxford University Press, Oxford, pp. 37–41.
 - Dunn, R. R., Nyeema, C. H., Colwell, R. K., Koh, L. P. y Sodhi, N. S. (2009). The sixth mass coextinction: are most endangered species parasites and mutualists? *Proc. R. Soc. B.*, 276, 3037–3045.
 - Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animal and plants*. Methuen, Londres.
 - Elith, J.; Graham, C. H.; Anderson, R. Dudik, P., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M.; Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S., y Zimmermann, N. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.
 - Elith, J. y Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 677–697.
 - Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudik, M., Chee, Y. E., y Colin, J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43–57.
 - Ervin, J. (2003). Rapid assessment of protected area management effectiveness in four countries. *BioScience*, 53, 833–841.
 - Favier, V., Wagnon, P., Chazarin, J.-P., Maisincho, L. y Coudrain, A. (2004). One-year measurements of surface heat budget on the ablation zone

of Antizana glacier 15, Ecuadorian Andes. *Journal of Geophysical Research*, 109: D18105.

- Fawcett, T. (2006). An introduction to ROC analysis, *Pattern Recognition Letters*, 27(8), 861–874.
- Fernández, E. A., Zavala, H., Romero, C., Conde, Á. y Trejo Vázquez, R. (2015). Actualización de los escenarios de cambio climático para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación en México y Centroamérica. Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. México, D. F., México. 22 p.
- Ferreira, R. B., Lima, C. S. (2012). Anuran hotspot at Brazilian Atlantic rainforest invaded by the non-native *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802 (Anura: Ranidae). *North-Western Journal of Zoology*, 8, 386–389.
- Ficetola, G. F., Thuiller, W., Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potencial global distribution of a problematic alien invasive species –the American Bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13, 476-485.
- Ficetola, G. F., Maioranos, L., Falcucci, A., Dendoncker, N., Boitani, L., Padoa-Schioppa, E., Miaud, C., y Thuiller, E. (2009). Knowing the past to predict the future: Land-use change and the distribution of invasive bullfrogs. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01957.
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Fielding, A. H. y Bell, J. F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Fisher, M. C. y Garner, T. W. J. (2007). The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced Amphibians species. *Fungal Biology Review*, 21, 2–9.

- Franklin, K. (1995). Predictive vegetation mapping: Geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19, 474–499.
- Frost, D. R. (2013). Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Accessed 29 April 2013.
- Fujino, J., Nair, R., Kainuma, M., Masui, T., y Matsuoka, Y. (2006). Multigas mitigation analysis on stabilization scenarios using AIM global model. *Multigas Mitigation and Climate Policy. The Energy Journal Special Issue*.
- Garner, T. W. J., Perkins, M., Govindarajulu, P., Seglie, D., Walker, S. J., Cunningham, A. A., y Fisher, M. C. (2006). The emerging Amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letters*, 2, 455–459.
- Graves, B. M. y Anderson, S. H. (1987). Habitat suitability index models: bullfrog. Fish and Wildlife Service Biological Report 82.
- Geovanelli, J. G. R., Haddad, C. F. B., Alexandrino, J. (2007). Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions*, 10, 585–590.
- Geovanelli, J. G. R., Ferreira de Siqueira, M., Haddad, C. F. B., y Alexandrino, J. (2010). Modeling a spatially restricted distribution in the Neotropics: How the size of calibration area affects the performance of five presence-only methods. *Ecological Modelling*, 221(2), 215–224.
- Ghirardi, R., López, J. A., Scarabotti, P. A., Steciow, M. M. y Perotti, M. G. (2011). First record of the chytrid fungus in *Lithobates catesbeianus* from Argentina: Exotic species and conservation. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1337–1339.
- GISP (The Global Invasive Species Programme). (2007). *Invasive Alien Species and Protected Areas: A Scoping Report, Part I*.

- Gitay, H., Suárez, A., Watson, R. y Jon Dokken, D. (2002). *Climate Change and Biodiversity: IPCC Technical Paper*. Geneva: IPCC.
- Glowka, L., Burhenne-Guilmin, F., Synge, H. (1996). *Guía del Convenio sobre la Diversidad Biológica*, UICN Gland y Cambridge. xii + 179pp.
- Goodess, C. (2000). *Climate change scenarios*. No. 9, Climatic Research Unit, University of East Anglia.
- Grano, M., Cattaneo, C. (2014). A new record for the American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Amphibia Anura Ranidae), near Rome (Latium, Italy). *Biodiversity Journal*, 5(2), 213–216.
- Green, R. (2010). An overview of the effects of climate change on birds. BOU Proceedings – Climate Change and Birds. <http://www.bou.org.uk/bouproc-net/ccb/green.pdf>
- Green, G. R. Sussman. (1990). Deforestation history of the eastern rainforests of Madagascar. *Science* 248: 212-215.
- Groffen, J., Kong, S., Jang, Y., Borzée, A. (2019) The invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in the Republic of Korea: history and recommendations for population control. *Management of Biological Invasions*, 10(3), 517–535, <https://doi.org/10.3391/mbi.2019.10.3.08>
- Grosholz, E. D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 102, 1088–1091.
- Gruia-Gray, J., Petric, M. y Desser, S. (1989). Ultrastructural, biochemical and biophysical properties of an erythrocytic virus of frogs from Ontario, Canada. *Journal Wildlife Disease*, 25, 497–506.
- Gruia-Gray, J. y Desser, S. (1992). Cytopathological observations and epizootiology of frog erythrocytic virus in bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Journal Wildlife Disease*, 28, 34–41.
- Guisan, A, Weiss, S. B., y Weiss, A. D. (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant Species distribution. *Plant Ecology*, 143, 107–122.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.

- Guisan, A. y Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135,147–186.
- Hammerson, G. A. (1982). Bullfrog eliminating leopard frog in Colorado. *Herpetology Review*, 13, 115–116.
- Hammerson, G, A. (1999) Amphibians and reptiles in Colorado, 2nd edn. University Press of Colorado and Colorado Division of Wildlife, Niwot
- Hanselmann, R., Rodríguez, A., Lampo, M., Fajardo-Ramos, L., Aguirre, A., Kilpatrick, A., Rodríguez, J. P. y Daszak, P. (2004). Presence of an emerging pathogen of Amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation*, 120,115–119.
- Hayes, M. P., y Jennings, M. R. (1986) Decline of ranid frogs species in western North America: are bullfrog (*Rana catesbeiana*) responsible? *Journal of Herpetology*, 20, 490–509.
- Hecnar, S. J y M'Closkey, R. T. (1997). Chance of the composition of a ranid frog community following bull-dog extinction. *American Midland Naturalist*, 137, 145–150.
- Hernández, P. A., Graham, C. H., Master, L. L. y Albert, D. L. (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29, 773–785.
- Herrera, I., Ordoñez, L., Cruz. C., Freire. E., Rizzo. K. (2018) Malezas y plantas exóticas en las cercanías de una ciclovía en un área protegida y sitio Ramsar (Isla Santay) en la Costa de Ecuador. *Investigatio Research Review*, 11, 17-28, <https://doi.org/10.31095/investigatio.2018.11.2>
- Hijioka, Y., Matsuoka, Y., Nishimoto, H., Masui, M., y Kainuma, M. (2008). Global GHG emissions scenarios under GHG concentration stabilization targets. *Journal of Global Environmental Engineering*, 13, 97–108.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hirzel, A. H. y Lay, G. L. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1372–1381.

- Hortal, J, Lobo, J. M., y Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitations of biodiversity databases: Case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21, 853–863. PMID:17531062. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00686.x>
- Howard, R. D. (1978). The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, 32, 850–871.
- Iñiguez, C. A., y Morejón. F. J. (2012). Potencial distribution of the American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Ecuador. *South American Journal of Herpetology*, 7(2), 85–90.
- IPCC. (2013). Resumen para responsables de políticas. *In*: Stocker, T. F., D. Qin, G. K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.). Cambio climático 2013: Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al V Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el cambio climático. *Climate Change 2013. The physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the 5th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland. 27 p.
- IPCC. (2014): *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- ISSG. (2020a). Global Invasive Species Database (2020). Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php> on 04-01-2020.
- ISSG. (2020b). Global Invasive Species Database (2020) Species profile: *Lithobates catesbeianus*. Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Lithobates+catesbeianus> on 04-01-2020.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2015). *Lithobates catesbeianus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e. T58565A53969770. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T58565A53969770.en>
- IUCN. (2018). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 10 October 2018.

- Jameson, D. L. (1956). Growth, dispersal and survival of the Pacific tree frog. *Copeia*, 1956, (1), 25–29.
- Jancowski, K., Orchard, S. (2013). Stomach contents from invasive American Bullfrogs *Rana catesbeiana* (= *Lithobates catesbeianus*) on southern Vancouver Island. *NeoBiota*, 16, 17 <https://doi.org/10.3897/neobiota.16.3806>.
- Jáuregui, O. E. (2003). Algunos conceptos modernos sobre la circulación general de la atmósfera. *Investigaciones Geográficas*, 50, 121–143.
- Jiménez-Valverde A, Lobo, J. M., y Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: The importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14, 885–890.
- Jiménez-Valverde, A. (2012) Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 498–507.
- Kats, L. B., y Ferrer, R. P. (2003). Alien predators and Amphibian decline: review of two decades of science and transition to conservation. *Diversity and Distribution*, 9, 99–110.
- Kraus, F. (2009). Alien reptiles and amphibians: A scientific compendium and analysis. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Krauss, J., R. Bommarco, M. Guardiola, R. Heikkinen, et al. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters* 13(5): 597-605.
- Krzanowski, W. J. y Hand, D.J. (2009) ROC curves for continuous data. Chapman and Hall, Boca Raton, FL.
- Laufer, G., Cavanero, A., Nuñez, D. y Maneiro, R. (2008) Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay, 1183–1189.
- Lavilla, E., Heatwole, H. (2010). Status of amphibian conservation and decline in Argentina. Pp. 30–78 In: Status of Decline of Amphibians: Western Hemisphere: Paraguay, Chile and Argentina. Editors, Heatwole H, Barrio-Amorós CL, Wilkinson J. W. Surrey Beatty y Sons Pty Limited, Baulkham Hills, Australia. 78 p.

- Lever, C. (2003). Naturalized amphibians and reptiles of the world Oxford University Press, New York. 338p.
- Li, Y. M., Liu, X., Li, X. P., Petitpierre, B., Guisan, A. 2014. Residence time, expansion toward the equator in the invaded range and native range size matter to climatic niche shifts in non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1094–1104.
- Liu, X., Rohr, J. R., y Li, Y. (2013b). Climate, vegetation, introduced hosts and trade shape a global wildlife pandemic. *Proceedings of the Royal Society*, 280(1753), 2012–2506.
- Liu, H., Gong, H., Qi, X., Li, Y., y Lin, Z. (2018). Relative importance of environmental variables for the distribution of the invasive marsh species *Spartina alterniflora* across different spatial scales. *Marine and Freshwater Research*, 69, 790–801.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. y Real, R. (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145–151.
- Lobos, G., Cattán, P., Estades, C., y Jaksic, F. (2013). Invasive African clawed frog *Xenopus laevis* in southern South America: key factors and predictions. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2012.746050>
- Lockwood, J., Hoopes, M., y Marchetti, M. (2006). *Invasion ecology* (Eiley-Blackwell).
- Lombardo, I., Elgue, E., Villamil, J., Maynero, R. (2016). Registro de una población asilvestrada de rana toro (*Lithobates catesbeianus*) (Amphibia: Anura: Ranidae) en el departamento de Maldonado, Uruguay. *Boletín Sociedad Zoológica Uruguay*, 25(1), 61–65.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S y De Poorter M. (2004) 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database. (ed. by GEEI, UICN).
- Loyola, R. D., Nabout, J. C., Trindade-Filho, J., Lemes, P., Urbina-Cardona, J. N., Dobrovolski, R., Sagnori, M. D., y Diniz-Filho, J. A. (2012). Climate

- change might drive species into reserves: a case study of the American bullfrog in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. *Alytes*, 29(1-4), 61–74.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout M y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689–710.
 - Maneyro, R., y Carreira, S. (2012). *Guía de anfibios del Uruguay*. Ediciones de la fuga. Montevideo. 207 pp.
 - Maret, T. J., Snyder, J. D. y Collins, J. P. (2006). Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biological Conservation*, 127, 129–138.
 - Mark, B. G. (2002). Hot ice: Glaciers in the tropics are making the press. *Hydrological Processes*, 16, 3297–302.
 - Mark, B. G., y Seltzer, G. O. (2005). Evaluation of recent glacier recession in the Cordillera Blanca, Peru (AD 1962–1999): Spatial distribution of mass loss and climatic forcing. *Quaternary Science Reviews*, 24: 2265–80.
 - Martin, G. M., Milton, S. F., Senior, C.A., Brooks, M. E., Ineson, S., Reichler, T., Kim, J. (2010). Analysis and reduction of systematic errors through a seamless approach to modeling weather and climate. *Journal of Climate*, 23, 5933–5957. doi: <https://doi.org/10.1175/2010JCLI3541.1>.
 - Mateo, R. G. (2008). *Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
 - Matthews, S. (2004) *Tropical Asia invaded - the growing danger of invasive alien species*. GISP, South African National Biodiversity Institute, Cape Town, South Africa.
 - Matthews, S., y Brand, K. (2004) *Africa Invaded - the growing danger of invasive alien species*. GISP, South African National Biodiversity Institute, Cape Town, South Africa.
 - Mcneely, J. A., Gadgil, M., Leveque, C., Pardoach, C., y Redford K. (1995). Human influences on biodiversity. En: V. H. Heywood (executive editor). UNEP – Cambridge Univ. Press: 711-821.

- Medrano-Vizcaíno, P., Bedoya, J., Cadena-Ortiz, H. (2020). Dinámica de la distribución y hospederos de *Molothrus bonariensis* (Passeriformes: Icteridae) en Ecuador. *Caldasia*, 42(1), 38–49. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v42n1.78891>
- Merow, C., Smith, M. J., Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>.
- Miller, D., Gray, M., y Stofer, A. (2011). Ecopathology of Ranaviruses infecting amphibians. *Viruses*, 3, 2351–2373.
- Moss, R. H., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., van Vuuren, D. P., Carter, T. R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G. A., Mitchell, J. F., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S. J., Stouffer, R. J., Thomson, A. M., Weyant, J. P., Wilbanks, T. J. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463(7282), 747–56.
- Moyle, P. B. (1973). Effects of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia*, 1973, 18–22.
- Mulongoy, K. J. y Chape S. (eds). 2004. Protected Areas and Biodiversity: an overview of key issues. UNEP-WCMC Biodiversity Series No 21, 56pp.
- Narváez-Romero, C., Reyes-Puig, C., Valle, D., y Brito, J. (2018). New records and estimation of the potential distribution of the Stump-Tailed Porcupine *Coendou rufescens*. *Therya*, 9(2), 137–146.
- Neill, D. A., Jørgensen, P. M. (1999). En: Jørgensen, P. M., León-Yáñez, S. (eds.). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: i-viii, 1–1182.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Børger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londono, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L., Martin, C.D., Meiri, S.,

- Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P., Purvis, A., (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520 (7545), 45–50.
- Nori, J., Akmentins, M. S., Ghirardi, R., Frutos, N., Leynaud, G. C. (2011). American bullfrog invasión in Argentina: where should we take urgent measures? *Biodiversity Conservation*, 20, 1125–1132.
 - Nori, J., Urbina-Cardona, N., Loyola, R., Lescano, J., Leynaud, G. (2011). Climate Change and American Bullfrog Invasion: What could we expect in South America? *PlosOne* 6:e25718.
 - Ortega-Andrade, H. M., Prieto-Torres, D. A., Gómez-Lora, I., Lizcano, D.J. (2015). Ecological and Geographical Analysis of the Distribution of the Mountain Tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: Importance of Protected Areas in Future Scenarios of Global Warming. *PLOS ONE* 10(3): e0121137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121137>
 - Ortega, S. (2007). Diagnóstico del Estado Actual de los Ranarios y Cultivos de Tilapia en la Provincia de Zamora Chinchipe. Universidad Técnica Particular de Loja.
 - Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
 - Parson, E. A., Burkett, V. R., Fisher-Vanden, K., Keith, D., Mearns, L., Pitcher, H., Rosenzweig, C., Webster, M. (2007). Global-change Scenarios: Their Development and Use, Sub-report 2.1B of synthesis and Assessment product 2.1 by the US climate change science program and subcommittee on global change research, Office of Biological & Environmental Research, Department of Energy.
 - Pepe, M. S. (2000). Receiver operating characteristic methodology. *Journal of the American Statistical Association*, 95,308–311. Perkins, N.J. & Schisterman, E.F. (2005) The Youden index and the optimal cut-point corrected for measurement error. *Biometrical Journal*, 47, 428–441.

- Pessier, A. P., Nichols, D. K., Longcore, J. E. y Fuller, M. S. (1999). Cutaneous chytridiomycosis in poison dart frogs (*Dendrobates* spp.) and white's tree frogs (*Litoria caerulea*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 11, 194–199.
- Peterman, W. E., Crawford, J. A., y Kuhns, A. R. (2013). Using species distribution and occupancy modeling to guide survey efforts and assess species status. *Journal for Nature Conservation* 21, 114–121.
- Peterson, A. T. (2006). Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3, 59–72.
- Phillips, S., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Pineda, E., y Lobo, J. (2008). Assessing the accuracy of Species distribution models to predict Amphibian Species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 182–190.
- Plasencia-Vázquez, A. H., Escalona-Segura, G. y Esparza-Olguín, L. G. (2014). Modelación de la distribución geográfica potencial de dos especies de psitácidos neotropicales utilizando variables climáticas y topográficas. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 30(3), 471–490.
- Pourrut, P. (1983). *Los Climas del Ecuador – Fundamentos explicativos*. Orstom. Quito, Ecuador.
- Poveda, G., y Pineda, K. (2009). Reassessment of Colombia's tropical glaciers retreat rates: Are they bound to disappear during the 2010-2020 decade? *Advances in Geosciences*, 22, 107–16.
- Powell, R., Conant, R., y Collins, J. T. (2016). *Peterson Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern and Central North America*. 4th ed. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, Massachusetts.
- Préau, C., Trochet, A., Bertrand, R., y Isselin-Nondedeu, F. (2018). Modeling potential distribution of three european Amphibian Species comparing ENFA and MAXENT. *Herpetological Conservation and Biology*, 13(1), 91–104.

- Racoviteanu, A. E., Y. Arnaud, M. W. Williams, y Ordonez, J. (2008). Decadal changes in glacier parameters in the Cordillera Blanca, Peru, derived from remote sensing. *Journal of Glaciology*, 34(186), 499–510.
- Raes, N. (2012). Partial versus full Species distribution models. *Natureza & Conservação*, 10(2), 127–138. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.020>
- Reddy, S., y Dávalos, L. M. (2003). Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30:1719-1727. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00946.x>
- Riahi, K. Gruebler, A. y Nakicenovic, N. (2007). Scenarios of long term socio-economic and environmental development under climate stabilization. *Technological Forecasting and Social Change*, 74,(7), 887–935.
- Richardson, D. M., Thuiller, W. (2007). Home away from home – objective of high-risk source areas for plant introductions. *Diversity Distribution*, 13, 299–312.
- Rockstrom, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, et al. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature* 461(7263): 472-475.
- Rodríguez, J. A., y Linares, M. J. (2001). Rana Toro y Sapo Marino: La Amenaza que Viene, los Controles Aduaneros que se Realizan en Canarias son insuficientes. *Medio Ambiente CANARIAS. Revista de la Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias*, No. 21.
- Rodríguez, G., Vásquez, J., Macías, H. (2003). Desarrollo Técnico, investigación de Mercado y Comercialización de la Rana Toro en las ciudades de Quito y Guayaquil. ESPOL.
- Rueda-Almoacid, J. V. (1999). Situación actual y problemática generada por la introducción de “rana toro” a Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 23, 367-393.
- Rueda Almonacid, J. V. (2000) Situación actual y problemática generada por la introducción de “rana toro” a Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 23 (suplemento especial), 367–393.
- Rushton, S. P., Ormerod, S. J., y Kerby, G. (2004). New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41, 193–200.

- Sánchez-Fernández, D., Lobo, J. M. y Hernández-Manrique, O. L. (2011). Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential distributions: a case study using Iberian diving beetles. *Diversity and Distributions*, 17, 163–171. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00716.x>
- Santoso, H., Idinoba, M., Imbach, P. (2008). Climate Scenarios: What we need to know and how to generate them. Working paper 45
- Saucedo, B., Serrano, J., Jacinto-Maldonado, M., Leuven, R., Rocha García, A., Méndez Bernal, A., Gröne, A., van Beurden, S., Escobedo-Bonilla, C. (2019) Pathogen Risk Analysis for Wild Amphibian Populations Following the First Report of a Ranavirus Outbreak in Farmed American Bullfrogs (*Lithobates catesbeianus*) from Northern Mexico. *Viruses* 11, 26, <https://doi.org/10.3390/v11010026>.
- Scheffer, M., Marten, S., Steve, C., Foley, J.A., Carl, F., Brian, W., (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.
- Schliep, E. M., Lany, N. K., Zarnetske, P. L., Schaeffer, R. N., Orians, C. M., Orwig, D. A., Preisser, E. L. (2018). Joint species distribution modelling for spatiotemporal occurrence and ordinal abundance data. *Global Ecology of. Biogeography*, 27(1),142–155. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12666>.
- Schloegel, L. M., Ferreira, C. M., James, T. Y., Hipolito, M., Longcore, J. E., Hyatt, A. D., Yabsley, M., Martins, F., Mazzoni, R. Davies, A. J., y Daszak, J. (2010). The North American bullfrog as a reservoir for the spread of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil. *Animal Conservation*.
- Scholze, M. (2014). El cambio climático en la region Amazónica. El compromiso de la Organización del Tratado de Cooperación Amazónica (OTCA). Programa Regional Amazonía (BMZ-DGIS-GIZ). Pp 20.
- Schulenberg, T. y Awbrey, K. (1997). The Cordillera Del Condor Region of Ecuador and Perú: a biological assessment. Washington, DC., Conservation International. (Rapid Assessment Program Working Papers 7).
- Schulman, L., Toivonen, T., y Ruokolainen, K. (2007). Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range

estimation. *Journal of Biogeography*, 34, 1388–1399. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01716.x>

- Shalisko, V., Vázquez-García, J. A., Villalobos-Arámbula, A. R., y Muñiz-Castro, M. A. (2018). Vulnerability to climate change for narrowly ranged species: the case of Ecuadorian endemic *Magnolia mercedesiarum*. *BioRxiv*: 482000.
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., Preisser, E., Rehage, J., y Vonesh, J. R. (2010). Predatorprey naivete, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, 119, 610–621.
- Skelly, D.K., Werner, E. E. y Cortwright, S. A. (1999) Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology*, 80, 2326–2337.
- Smith, J. B y Hulme, M. (1998). Climate change scenarios. In: *UNEP Handbook on Methods for Climate Impact Assessment and Adaptation Studies* (Burton, U., J.F. Feenstra, J.B. Smith, y E.S.J. Tol (eds.)). Versión 2.0, United Nations Environment Programme and Institute for Environmental Studies, Vrije Universiteit, Amsterdam, pp. 3-1 to 3-40. Available online at http://www.vu.nl/english/o_o/instituten/IVM/research/climatechange/Handbook.html.
- Soberon, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- Stumpel, A. H. P. (1992). Successful reproduction of introduced bullfrog *Rana catesbeiana* in northwestern Europe: a potential threat to indigenous amphibians. *Biological Conservation*, 60, 61–62.
- Syfert, M. M., Smith, M. J., Coomes, D. A. (2013). The Effects of Sampling Bias and Model Complexity on the Predictive Performance of MaxEnt Species Distribution Models. *PLoS ONE* 8(2): e55158. doi:10.1371/journal.pone.0055158

- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C. et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Urbina-Cardona, N., Nori, J., Castro, F. (2011). Áreas vulnerables a la invasión actual y futura de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*: Ranidae) en Colombia: estrategias propuestas para su manejo y control. *Biota Colombiana*, 12(2), 23–34.
- Valarezo-Aguilar, K. (2012). Introducción de la rana toro *Lithobates catesbeiana*: implicaciones para la biodiversidad ecuatoriana. CEDEMAZ, Loja, Ecuador.
- Valarezo-Aguilar, K.; Cisneros-Heredia, D. F.; Ordoñez-Gutiérrez, O. (2016). A New Distribution Record for the Invasive American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw 1802) (Anura: Ranidae), from Eastern Ecuador. *IRCF Reptiles & Amphibians*, 23(2), 147–149.
- Vaira, M., Akmentins, M., Attademo, M., Baldo, D., Barrasso, D., Barrionuevo, S., Basso, N., Blotto, B., Cairo, S., Cajade, R. (2012). Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 26(3), 131–159.
- van Vuuren, D., den Elzen, M., Lucas, P., Eickhout, B., Strengers, B., van Ruijven, B., Wonink, S., y van Houdt, R. (2007). Stabilizing greenhouse gas concentrations at low levels: an assessment of reduction strategies and costs. *Climatic Change*, doi:10.1007/s10584-006-9172-9.
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G. C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J. F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S. J., y Rose, S. K. (2011) The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change. This Issue*
- Vasconcelos, T. S., Rodríguez, M. A., y Hawkins, B. A. (2012). Species distribution modelling as a macroecological tool: a case study using New World Amphibians. *Ecography*, 35, 539–548.

- Varela, L. A., Ron, S. R. (2018). Geografía y clima del Ecuador. BIOWEB. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en <<https://bioweb.bio/geoclima/>> Consulta: 28 de junio de 2020.
- Velasco, A. M. (2001) Propuesta de Ecuador para la formulación de la estrategia nacional de biodiversidad: Vida silvestre. Secretaría General de la Comunidad Andina, Quito, Ecuador, 142 pp
- Vila, M., Montserrat, V., Marc, T., Suehs, C.M., Giuseppe, B., Luisa, C., Alexandros, G., Philip, L., Manuela, M., Frederic, M., Eva, M., Anna, T., Troumbis, A.Y., Hulme, P.E., (2006). Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *J. Biogeogr.* 33, 853–861.
- Vilà, M.; Nentwig, W., Basnou, C., Olenin, S., Pysek, P., Roques, A., Josefsson, M., Roy, D., Genovesi, P., Hulme, P.E., y Partners, D. (2010). How well do we understand the impacts of alien Species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 135–144.
- Villacís, S. y Zurita, J. C. (2002). La ranicultura como fuente de divisas para Ecuador. Proyecto previo a la obtención del título de Economista en Gestión Empresarial. Escuela Superior Politécnica del Litoral (ESPOL), Guayaquil, Ecuador.
- Voyles, J., Berger, L., Young, S., Speare, R., Webb, R., Warner, J., Rudd, D., Campbell, R., y Skerratt, L. (2007). Electrolyte depletion and osmotic imbalance in amphibians with chytridiomycosis. *Diseases of Aquatic Organisms*, 77, 113–118.
- Vredenburg, V. T. (2004). Reversing introduced species effects: experimental removal of introduced fish leads to rapid recovery of a declining frog. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 101:7646-7650.
- Vuille, M., Bradley, R. S. y Keimig, F. (2000b). Interannual climate variability in the Central Andes and its relation to tropical Pacific and Atlantic forcing. *Journal of Geophysical Research*, 105, 12447–60.

- Vuille, M., Bradley, R. S., Werner, M., Keimig, F. (2003). 20th century climate change in the tropical Andes: Observations and model results. *Climatic Change* 59(1–2): 75–99.
- Vuille, M. (2013). Climate change and water resources in the tropical Andes. Inter-American Development Bank. Technical note. Pp 29
- Vuille, M., Francou, B., Wagnon, P., Juen, I., Kaser, G., Mark, B. G., y Bradley, R. S. (2008a). Climate change and tropical Andean glaciers—Past, present and future. *Earth Science Reviews*, 89, 79–96.
- Walther, G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879): 389.
- Warren, R., J. VanDerWal, J. Price, J. A. Welbergen, et al. (2013). Quantifying the benefit of early climate change mitigation in avoiding biodiversity loss. *Nature Climate Change* 3(7): 678-682.
- Werner, E. Wellborn, E., y McPeck, M. A. (1995). Diet composition in post-metamorphic bullfrogs and green frogs: implications for interspecific predation and competition. *Journal of Herpetology*, 29(4), 600–607.
- WWF [World Wildlife Fund for Nature] (2010). Living Planet Report 2010. Biodiversity, Biocapacity and Development. Gland, Switzerland: WWF.
- Xu, W., Dai, J., Hung, Y. S., Wang, Q. (2013). Estimating the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve: parametric and non-parametric *Signal Process*, 93(11), 3111–3123.
- Xuan, L., Yiming, L. y McGarrity, M. (2010). Geographical variation in body size and sexual size dimorphism of introduced American bullfrogs in southwestern China. *Biological Invasions*, 12, 2037–2047. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9606-1>.
- Yap, T. A., Koo, M. S., Ambrose, R. F., y Vredenburg, V. T. (2018) Introduced bullfrog facilitates pathogen invasion in the western United States. *PLoS ONE* 13, e0188384, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188384>.
- Zeiner, D.C., Laudenslayer, W. F., Mayer, K. E., y White, M. eds. 1988-1990. California's Wildlife. Vol. I-III. California Depart. of Fish and Game, Sacramento, California.