

ECOLOGÍA Y FISIOLÓGIA DE UNA RANA INVASORA, *Eleutherodactylus johnstonei*: UNA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.

Alejandro Castaño Astudillo

Universidad Icesi

Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de ciencias biológicas

2018

ECOLOGÍA Y FISIOLÓGIA DE UNA RANA INVASORA, *Eleutherodactylus johnstonei*: UNA REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.

Alejandro Castaño Astudillo

Monografía

Carlos Valderrama Ardila. Ph.D.

Universidad Icesi

Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de ciencias biológicas

2018

Carlos Valderrama Ardila

Firma Tutor
Carlos Humberto Valderrama Ardila, PhD

Camila Pizano Gómez

Firma Evaluador
María Camila Pizano Gómez, PhD

Contenido

Introducción	5
Capítulo 1: Problemática de las especies invasoras en general.....	7
Capítulo 2: Género <i>Eleutherodactylus</i> : generalidades y aspectos invasores.....	10
Capítulo 3: Fisiología de <i>E. johnstonei</i>	12
Tolerancia a la desecación	12
Capítulo 4: Ecología de <i>E. johnstonei</i>	14
Dispersión	14
Reproducción	16
Conclusiones	19
Recomendaciones	21
Bibliografía	22

Introducción

El estudio de la historia natural de las especies, su fisiología y ecología han sido campos importantes que nos han brindado información, datos o aspectos de interés sobre las mismas a lo largo de los años. La interpretación y uso de dicha información hace posible mayor investigación, manejo y control de las especies, lo que resulta importante cuando se trata de especies nocivas para los ecosistemas, las especies nativas y el ser humano; ese es el caso de las especies invasoras o con potencial invasor.

Las especies invasoras son aquellas especies introducidas que han logrado colonizar y establecer poblaciones en ambientes donde no son nativas, causando un impacto negativo sobre las especies nativas; esto a causa de la intervención voluntaria o accidental del ser humano (Simberloff, 2013). Debido a lo anterior la biología de las invasiones se ha convertido en un área interdisciplinar de gran interés desde el siglo pasado, ya que existe una necesidad de conocer, manejar y controlar a estas especies. En Colombia se pueden encontrar 144 especies de vertebrados terrestres introducidos, de los cuales 21 poseen alto riesgo de invasión (Baptiste et al., 2010). Dentro de las especies introducidas se encuentra la rana *E. johnstonei*, la cual no presenta un alto riesgo invasor según Baptiste (2010), sin embargo, sugiere que requiere mayor análisis de riesgo con el fin de verificar su potencial y riesgo como especie invasora.

La rana *E. johnstonei* (**figura 1**) pertenece a la familia Leptodactylidae. Se caracteriza por tener una media de 24mm rostro-cloaca en machos y 31mm en hembras, y un dorso de color café hacia gris claro. Tiene 1 a 2 marcas en V en su dorso de un color más oscuro, y su vientre posee un característico color crema que la diferencia de las demás especies del género (Murphy, 1997).



Figura 1. *Eleutherodactylus johnstonei*. Foto tomada por Alejandro Castaño Astudillo.

La fisiología de esta rana ha impresionado a muchos investigadores, considerándola una especie resistente debido a su alta tolerancia a la desecación, lo que se puede evidenciar en los lugares donde ha sido reportada: zonas secas, con salinidad o con baja humedad, entre las cuales se encuentran muchas islas, bosques secos y algunas zonas volcánicas. Por otro lado, *E. johnstonei* es conocida por ser la primera rana con la distribución más amplia del Caribe y la segunda a nivel mundial; se encuentra en varios países e islas del continente, donde se ha establecido de manera exitosa en diferentes ambientes, siempre cerca al ser humano. Además, es importante mencionar que su dispersión se encuentra asociada a la presencia de jardines urbanos y cultivos donde suele encontrarse, lo que resulta curioso debido a que estos son hábitats fuertemente intervenidos por el ser humano.

Un problema común para el manejo de las especies invasoras es la poca relación entre la información existente. En otras palabras, los estudios e investigaciones se manejan por separado en sus respectivas disciplinas o áreas, y no son integrados, lo cual dificulta el entendimiento integral sobre las especies invasoras. Por esta razón, esta monografía busca revisar como las adaptaciones fisiológicas y ecológicas de *E. johnstonei* contribuyen a su éxito como especie invasora. Más específicamente, el objetivo era relacionar la literatura de cada disciplina para lograr un entendimiento más integral sobre esta especie.

Capítulo 1: Problemática de las especies invasoras en general.

Las invasiones biológicas no son procesos nuevos, ya que éstas han sido documentadas desde principios del siglo XIX por parte de naturalistas ilustres como Linnaeus o Humboldt, quienes describían en las crónicas de sus viajes las mismas especies en diferentes países y continentes (Chew, 2006; Humboldt, 1850). Sin embargo, fueron los ecólogos, zoólogos, botánicos y biogeógrafos quienes por medio de estudios y observaciones empezaron a reportar especies no nativas o exóticas, principalmente animales, debido a la actividad del ser humano (Davis, 2009a). Las especies introducidas son aquellas especies que han sido transportadas a localidades nuevas fuera de su área original de distribución, ahí pueden o no sobrevivir (Valderrama, 2008); además las especies introducidas pueden convertirse en especies exóticas o invasoras.

Las especies exóticas son las especies que han logrado sobrevivir y adaptarse en esa nueva localidad de manera controlada, un ejemplo de esto son las especies vegetales exóticas destinadas para reforestación y explotación forestal (Valderrama, 2008), o las especies animales traídas a Colombia desde otros continentes, como las jirafas, rinocerontes y avestruces que se encuentran en cautiverio; por otro lado, las especies invasoras son todas las especies exóticas que han logrado reproducirse y expandirse sin control generando un impacto negativo (Valderrama, 2008). Los investigadores no tardaron en darse cuenta que la presencia de las especies invasoras no eran el problema, sino su impacto y para el final de ese siglo, los comentarios sobre lo negativo que era el impacto de dichas especies, principalmente en la agricultura, ya eran comunes en la comunidad científica (Howard, 1897). Durante los años 1900, fue Charles Elton quien marcó una pauta en el estudio de la invasión biológica con su libro “The ecology of invasion by animals and plants” en 1958, ya que sus argumentos venían acompañados de un mensaje conservacionista y normativo, que, aunque no fueron inmediatamente acogidos por la comunidad científica, han acompañado la visión de otros científicos desde entonces (**Figura 2**) (Davis, 2009a).

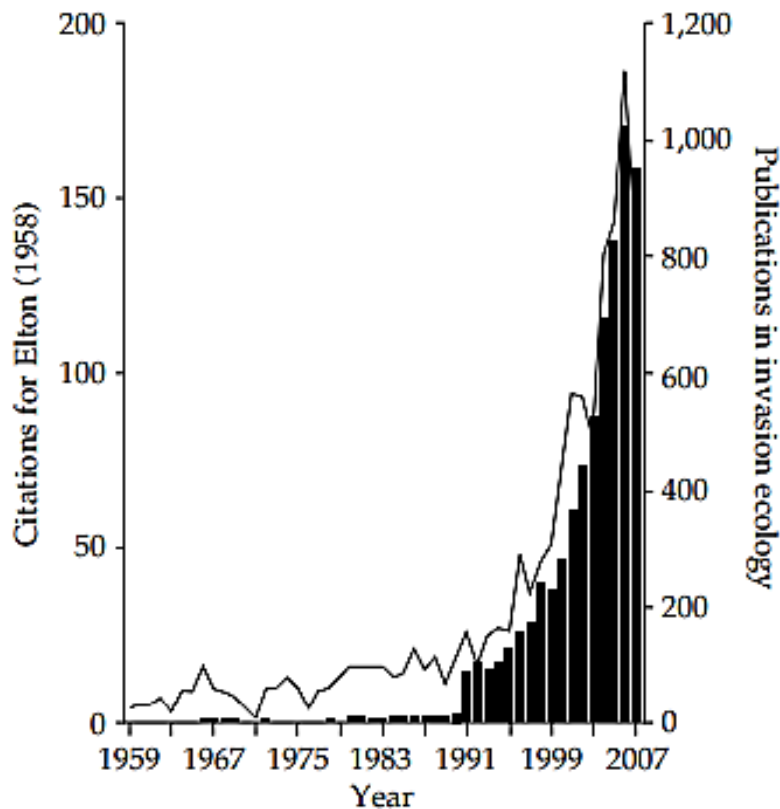


Figura 2. Número de publicaciones de invasión biológica desde que Elton publicó “The ecology of invasión by animals and plants” en 1958 (Barras). También se muestra el número de publicaciones que han citado el libro de Elton (1958) durante ese periodo de tiempo (Línea) (tomado de Davis, 2009a).2

En la actualidad, la biología de la invasión se ha establecido como una disciplina que incorpora otras disciplinas que siempre han operado por separado, además de contar con tecnología computacional, métodos estadísticos y modelos de aproximación que permiten caracterizar la naturaleza de la misma y dar entendimiento sobre las invasiones biológicas, sus impactos y manejo (Davis, 2009b). Estas herramientas han permitido que los investigadores científicos hagan uso de la disciplina más no la sociedad, ya que muchas personas no conocen sobre las invasiones biológicas y sus impactos. Un claro ejemplo de esto es el uso y venta no regulada de especies de plantas invasoras.

El conocimiento sobre especies invasoras es un tema de importancia en aulas e instituciones, ya que dichas especies son la segunda causa de pérdida de diversidad biológica (IUCN, n.d.). Adicionalmente, cada vez es más evidente el impacto de estas especies sobre la economía, la sociedad, la salud y el ambiente. También es importante resaltar que estas especies fueron introducidas voluntariamente en su mayoría y no se han logrado controlar (Ziller, 2010). No obstante, antes de hablar sobre dicho impacto o consecuencias, se debe aclarar

que las invasiones biológicas son procesos naturales, que toman un periodo de tiempo, adaptación y acople de las especies que llegan a un nuevo ambiente (Hengeveld, 1988).

Las especies invasoras no siempre impactan negativamente los nuevos ambientes a donde llegan. Por ejemplo, hay especies invasoras de plantas que pueden ayudar a recuperar los nutrientes del suelo, controlar sobrepoblaciones de especies nativas, y contribuir a la reforestación o al equilibrio de la red trófica; sin embargo, los efectos altamente estudiados y analizados son los negativos (Gutiérrez, 2006). Por ejemplo, la rápida expansión de especies invasoras puede afectar a los ecosistemas nativos al competir por los recursos vitales de los que viven las especies nativas (alimento, lugares de reproducción, sustrato y espacio), reduciendo su supervivencia (Simberloff, 1996). A largo plazo esta invasión puede afectar la abundancia, distribución, viabilidad y funcionalidad de las especies nativas llevándolas en el extremo, inclusive a la extinción (Gutiérrez, 2006), siendo una gran amenaza para la biodiversidad.

En Colombia se pueden encontrar 91 especies introducidas con alto riesgo invasor entre plantas, especies acuáticas y vertebrados terrestres, entre los cuales encontramos la *Rana catesbeiana* o rana toro (Baptiste et al., 2010). No obstante, esta no es la única rana que ha logrado colonizar el país; también está *E. johnstonei*, una rana pequeña que ha logrado colonizar gran parte de Centro América y algunas partes de Sur y Norte América. Su dispersión ha sido silenciosa y sin ser notada, sacando ventaja del transporte accidental o involuntario por parte del ser humano, ya que su dispersión no es independiente (Gómez et al., 2016). Aunque no ha sido altamente estudiada en Colombia, investigaciones de otros países sugieren que es un fuerte colonizador, con relación a ambientes secos (Kaiser & Wagenseil, 1995) por lo que se estima que puede ser una gran amenaza para la diversidad de los ambientes que coloniza (CVC, 2009a).

Capítulo 2: Género *Eleutherodactylus*: generalidades y aspectos invasores.

El género *Eleutherodactylus* pertenece a la familia Leptodactylidae, y posee alrededor de 605 especies (Berkovitz & Shellis, 2017), todas con desarrollo directo (Holzer & Laudet, 2013) y con vida terrestre o arbórea. Habitan bosques húmedos principalmente, pero se han encontrado en lugares como cuevas, playas y jardines ornamentales (Vitt & Caldwell, 2014). La mayoría de las especies de ranas desarrollan canto por parte de los machos y este género no es la excepción, poseen cantos agudos que pueden solaparse entre las *Eleutherodactylus* que viven en simpatria, lo que las ha llevado a vocalizar a diferentes tiempos durante la noche (Ryan, 2009). Las especies del género se encuentran dispersas en Sur América, Centro América y algunas partes de Norte América (Halliday & Adler, 2011) en diversos ambientes. Esto les ha permitido desarrollar diferentes estilos de vida de acuerdo a cómo interactúan o se adaptan a un ambiente particular, y se pueden resumir en: 1) especies generalistas, competitivas y adaptadas a ambientes secos, 2) especies poco competitivas que no pueden habitar lugares secos, y 3) especies que poseen un pequeño rango altitudinal, y 4) especies con vida semi-acuática que dependen mucho de la humedad (Wells, 2007b).

La rana *E. johnstonei* es una de las especies más representativas y reconocida del género por los investigadores, quienes la describen como una especie con un estilo de vida generalista y como un fuerte competidor, con gran habilidad para colonizar ambientes secos y perturbados (Pough, et al. 1977; Wells, 2007b). Se estima que esta especie es originaria del Caribe y Centro América, al igual que *E. amplinympha* (Kaiser, Green, & Schmid, 1994), *E. pinchoni*, *E. barlagnei* (Schwartz, 1967), *E. martinicensis*, *E. coqui*, *E. shrevei*, *E. gossei* y *E. planirostris* (Kaiser, 1997), donde se encuentra una gran diversidad de especies de *Eleutherodactylus*. Por ejemplo, en las Antillas menores, un grupo de islas que han sido transformadas periódicamente por fenómenos como erupciones volcánicas, fluctuaciones en el nivel del mar, y huracanes, hay una gran diversidad de especies que se han adaptado rápidamente a las fluctuaciones ambientales frecuentes (Dawson, et al. 1977).

Según la hipótesis de Dawson et al. (1977) la alta diversidad del género *Eleutherodactylus* es una consecuencia evolutiva de estas fluctuaciones ambientales, lo que aumentó la riqueza y separó a las especies en los estilos de vida ya mencionados. Por ejemplo, especies como *E. pinchoni* y *E. barlagnei* poseen un estilo de vida semiacuático, altamente especializado para ambientes húmedos; por otro lado especies como *E. amplinympha* y *E. shrevei* poseen un estilo de vida generalista, ya que habitan un gran rango altitudinal; *E. martinicensis* y *E. gossei* presentan un estilo de vida con altitud restringida respecto a su distribución, donde la primera no puede alcanzar zonas altas y la segunda ya no habita zonas bajas ya que fue desplazada por fuertes competidores, finalmente para *E. coqui*, se ha reportado un estilo de vida poco competitivo, restringido a zonas

secas; lo anterior nos muestra la alta diversidad que se puede encontrar entre las especies del género, no obstante todas poseen algo en común y es que viven en simpatria con *E. johnstonei*, la cual es un competidor fuerte y generalista que puede habitar zonas secas al igual que *E. planirostris* y *E. coqui* (Kaiser, 1997; Wells, 2007b).

Esta información sobre los estilos de vida y la distribución de las especies a lo largo de los años son de gran utilidad para identificar cuáles especies poseen potencial invasor. Por ejemplo, las especies *E. johnstonei*, *E. planirostris* y *E. coqui* tienen potencial invasor ya son especies invasoras reportadas a lo largo del continente americano (Wells, 2007a) porque se originaron de la misma zona y al parecer, han sido moldeadas evolutivamente por la misma serie de eventos o fenómenos abióticos. Por otro lado, el género *Eleutherodactylus* no es un género completamente invasor; sin embargo, posee individuos con capacidades fisiológicas y ecológicas altamente adaptativas que les han permitido invadir con facilidad incluso otros continentes, especialmente *E. johnstonei*.

Capítulo 3: Fisiología de *E. johnstonei*.

La fisiología animal estudia el funcionamiento de los animales respecto a su interacción con el ambiente que habitan desde un punto de vista anatómico y bioquímico (Hill et al. 2012a). Una de las principales características de los anfibios es su dependencia al agua o a la humedad. Incluso en muchas tribus humanas antiguas, su presencia era relacionada con las temporadas de lluvia o con las inundaciones (Wells, 2007e), por lo cual resultan seres muy susceptibles a las sequías y deben solventar la falta de agua por medio de su fisiología.

Los anfibios pueden habitar gran variedad de ambientes, desde páramos hasta zonas desérticas y estuarios, que son zonas con presencia de agua salina, lo que indica que deben tolerar gran cantidad de condiciones ambientales como el déficit en la disponibilidad de agua (Wells, 2007f); esto los ha llevado a desarrollar estrategias como la absorción cutánea, retención de fluidos de dieta, controles hormonales que generan baja producción de orina o retención en la vejiga (Hill, Wyse, & Anderson, 2012b). Lo anterior indica que muchas especies han desarrollado estrategias fisiológicas que les permiten tolerar la desecación o pérdida de agua.

Tolerancia a la desecación

A diferencia de los reptiles, los anfibios no poseen barreras en la piel que les permitan minimizar la evaporación de los fluidos, por lo que deben cuidarse mucho de las altas temperaturas y la pérdida de agua, componentes principales de la tolerancia a la desecación. Es por esto que la regulación de temperatura y la retención de líquidos se encuentra muy ligada al balance hídrico en los anfibios (Tracy, 1976). El agua es el recurso que más cuidan, y para minimizar su pérdida por evaporación muchas especies pasan las horas soleadas del día en sitios húmedos o con sombra (Labra et al, 2008). Por otro lado se ha registrado que las especies de ambiente seco pueden aguantar más pérdida de agua durante el día gracias a las estrategias fisiológicas mencionadas anteriormente como absorción, retención de líquidos y controles hormonales, como el uso de su vejiga como reservorio de agua. Esta estrategia ha sido muy bien estudiada en *Bufo spinulosus*, la cual puede disminuir la cantidad de agua en vejiga respecto a su actividad durante el día y con ello su peso, por lo tanto, los días lluviosos serán días de gran actividad debido a que no hay riesgo por pérdida de agua (Sinsch, 1989).

Muchas especies de ranas habitan ambientes secos, lo cual ha obligado a dichas especies a tolerar mayores pérdidas de agua que aquellas que habitan ambientes húmedos o acuáticos (Walters & Greenwald, 1977). *E. johnstonei*, al igual que las ranas arbóreas y otras representantes de su género, se encuentran distribuidas en zonas secas o de baja humedad y son un ejemplo claro de la tolerancia a la

deseccación (Rodriguez, et al. 2017; Wells, 2007f). Esta especie no solo tolera altas temperaturas, sino que también ha logrado adaptarse y aclimatarse a ellas. Por ejemplo, Pough (1977) reportó una temperatura estándar de 25,7°C y un máximo de temperatura crítico de 39,2°C y de 38,6°C para individuos aclimatados a 20°C y 30°C respectivamente, en los bosques secos de Jamaica. Por otro lado, la pérdida de agua por evaporación tuvo un valor estándar de 13,9% y un valor crítico de 41,3% respecto a su peso corporal, es decir que pudo resistir pérdidas de casi el 50% de su agua corporal (Pough et al., 1977). Se puede decir entonces que *E. johnstonei* es una especie cuidadosa con el gasto de agua. En la ciudad de Cali, Colombia, su actividad es alta durante la noche o en horas de lluvia o riego, pero nula durante el día, es decir, que su actividad se da solo cuando la humedad es alta o se pierde menos.

Capítulo 4: Ecología de *E. johnstonei*.

La ecología se puede definir como el estudio de las interacciones que determinan la distribución y abundancia de los organismos, enfocado a la historia natural, evolución, genética, fisiología o comportamiento de las especies (Krebs, 2013).

Un concepto importante que abarca y determina la distribución y abundancia de las especies es el nicho ecológico (Martinez, 2014). El nicho ecológico se puede definir como el conjunto de interacciones entre las especies y las variables ambientales de una zona que ocupan, y dichas variables pueden ser bióticas o abióticas y cambian según la zona (Curtis, et al. 2008). Sin embargo, siendo *E. johnstonei* una especie de amplia distribución, su dispersión se concentra únicamente a zonas tropicales.

Dispersión

La especie *E. johnstonei* es una rana nativa de las Antillas Menores, un grupo de islas en el mar Caribe, entre las cuales ha sido difícil reconocer su origen exacto. Se sugiere que es originaria del sur de la Antillas Menores y de ahí se introdujo a las otras islas, incluyendo Jamaica y Bermudas a lo largo del siglo XIX y XX (**tabla 1**) (Kaiser & Wagenseil, 1995). En estas islas se dispersó rápidamente favorecida por cultivos y zonas urbanas (Kaiser, 1997). Además de haber sido introducida en muchas islas de Centro América, *E. johnstonei* también fue introducida en Latinoamérica durante el siglo XX, específicamente en Venezuela, Guayana Británica (Hardy & Harris, 1979) y Guayana Francesa (Lescure & Marty, 1996); se sugiere que de Venezuela fue introducida a Colombia durante los años 50 (Kaiser et al, 2002).

1890	Jamaica (Kingston)	Barbour, 1910; Dunn, 1926; Perkins, 1942
1895	Kew Gardens, England	Günther, 1895
1910	Bermuda	Pope, 1917
1923	Guyana (Georgetown)	Hardy and Harris, 1979
1958	Venezuela (Caracas)	Hardy and Harris, 1979
1967	Venezuela (Cumaná)	Hardy and Harris, 1979
1960s	Martinique	Lescure, 1966*
1960s-1980s	Venezuela (urban areas)	Gorzula, 1989
1975	Curaçao	Hardy and Harris, 1979
1979	Dominica	this paper
1970s	Guadeloupe (Basse-Terre)	Hedges and Thomas, 1989*
1980	Trinidad (Port-of-Spain)	Kenny, 1980
1984	Panamá City	Ibáñez and Rand, 1990
1989	Venezuela (Ciudad Bolívar)	Gorzula, 1989
1980s	Anguilla	Censky, 1989
1980s	Guadeloupe (Grande-Terre)	Henderson et al., 1992
1980s	Bequia	Lazell and Sinclair, 1990
1990	Marie-Galante	Henderson et al., 1992
1990	Mustique	Henderson et al., 1992
1990	Union Island	Henderson et al., 1992

* No specific dates given. Dates obtained through conversations with local residents and courtesy of J. D. Hardy.

Tabla 1. Introducciones documentadas de *Eleutherodactylus johnstonei* entre 1890 y 1990, listado en orden cronológico con la fecha aproximada de introducción (tomado de Kaiser & Wagenseil, 1995).

Esta especie es reconocida como la segunda rana más ampliamente distribuida del mundo seguida de *Rhinella marina*, una rana nativa del Neotrópico (Urbina & Castro, 2010) que ha logrado colonizar Oceanía (Kaiser et al, 2002). Sin embargo, *E. johnstonei* no se queda atrás, ya que se han encontrado especímenes de esta especie hasta en el Jardín Botánico Kew, en Londres Inglaterra (Kaiser, 1997). Es decir que su recorrido hacia otros continentes ya es un hecho, que además ha sido posible gracias a la acción del ser humano. La expansión de *E. johnstonei* se encuentra asociada al transporte accidental por parte de los humanos, y a la expansión del ser humano y los hábitats que son transformados o perturbados por la acción del mismo (Manickchan et al., 2011). Su presencia se detecta fácilmente por su vocalización, la cual se puede escuchar en cultivos, jardines, parques urbanos, bosques y senderos.

La rana *E. johnstonei* podría ser considerada ecológicamente una especie generalista, ya que su rango de distribución es amplio y ha sido capaz de colonizar gran variedad de regiones y hábitats. No obstante, esta especie es sedentaria; estudios anteriores afirman que presenta movimientos cortos de entre 3 y 4 m a lo largo del día (Ovaska & Hunte, 1992). La estrategia de depredación es oportunista y paciente, por lo que su movimiento es aún más reducido (Wells, 2007c). Sin embargo, su colonización y dispersión están relacionadas con la huella antropogénica; cada registro de dispersión de *E. johnstonei* a lo largo de los años ha sucedido en zonas urbanas, perturbadas, cultivos o zonas de desarrollo humano. Es decir que la huella antropogénica ha sido la vía principal de dispersión de esta

especie (Rödder, 2009). Adicionalmente, *E. johnstonei* no se ha reportado en áreas silvestres, lo cual se puede deber a la no búsqueda de la especie en estas zonas.

La acción antropogénica no solo ha permitido que *E. johnstonei* pueda colonizar fácilmente ambientes intervenidos o transformados, sino también su dispersión a todas las regiones y países ya mencionados (**Tabla 1**). En particular, se ha sugerido que gran parte de la introducción y expansión de *E. johnstonei* se debe al comercio intensivo de plantas ornamentales entre países (Kaiser et al, 2002). Teniendo en cuenta el sedentarismo de la especie y, la adquisición de plantas ornamentales a través de viveros comerciales ha sido la principal causa de la introducción de esta especie a nuevos territorios (Gómez-Martínez et al., 2016). De hecho, su alta abundancia en el casco urbano y en los jardines de casas y conjuntos puede estar relacionada a las plantas ornamentales de jardines y parques residenciales, haciendo que se le llame “la rana burguesa” (Gorzula & Señaris, 1998).

El comercio de plantas ornamentales también podría explicar su presencia en zonas rurales, cultivos y ambientes transformados, donde las especies nativas no pueden establecerse, pero *E. johnstonei* sí (Kaiser, 1997). Un ejemplo de esto es la cordillera de los Andes a lo largo de Venezuela, Colombia y Ecuador, la cual posee condiciones climáticas adecuadas para *E. johnstonei* y muchos hábitats modificados por el ser humano, lo que facilita su establecimiento en estos hábitats (Rödder, 2009), y evita la colonización de muchas especies nativas, lo cual aumenta el rango de distribución de *E. johnstonei* respecto al rango de las especies nativas en general, como es el caso de *Dendrosophus colombianus* (CVC, 2009b).

La especie *D. colombianus* es endémica de Colombia y posee gran afinidad por los cuerpos de agua naturales, perturbados o artificiales (Agudelo, 2014), es decir que los hábitats perturbados los puede compartir con *E. johnstonei* y competir por la totalidad del mismo, lo que sería un problema para esta especie, ya que depende de estos mientras que *E. johnstonei* no, lo que le da una ventaja adaptativa en la época seca sobre esta especie en particular y evidencia una posible amenaza para especies endémicas que dependan de cuerpos de agua o de la época de lluvia.

Reproducción

La reproducción exitosa de una especie es una característica clave para su supervivencia. La reproducción de los anfibios abarca varias etapas: 1) la fecundación, que se refiere a como intercambian esperma dos individuos de diferente sexo, 2) ovoposición, que se refiere a donde depositan los huevos, 3) crianza, que se refiere a como cuidan los huevos, y 4) desarrollo, que se refiere al ciclo de vida y crecimiento (Wells, 2007d). Generalmente la fecundación en las ranas es externa y varía respecto a la zona. En las zonas templadas estas etapas dependen de la temperatura y la lluvia, mientras que en las zonas tropicales

dependen de la humedad. La ovoposición es variable, ya que los huevos pueden ser depositados en distintos lugares como cuerpos de agua, pozos artificiales, vegetación y tierra, o simplemente pueden ser cargados por la madre hasta su eclosión. La crianza se da por medio de cuidado parental. Finalmente, el desarrollo se divide en dos: desarrollo directo donde eclosiona un adulto del huevo y desarrollo indirecto, donde el adulto pasa por una fase larval o de renacuajo dependiente del agua (Halliday & Adler, 2011).

El género *Eleutherodactylus* se encuentra clasificado entre los criadores terrestres con desarrollo directo, con una vocalización que antecede a la reproducción y ovoposición. En algunas especies la vocalización va acercando a la hembra al macho para luego dirigirse al sitio de amplexo, o posición de apareamiento (Halliday & Adler, 2011). En otras especies los machos presentan un cortejo para la hembra y la dirigen al sitio de ovoposición antes del amplexo. Debido a esto los sitios de vocalización se convierten en territorios que hay que defender, ya que de estos depende toda la reproducción del género (Wells, 2007d).

La reproducción de *E. johnstonei* se caracteriza por varios comportamientos. Primero, los machos defienden el territorio o sitio de vocalización por medio de vocalizaciones y pelea (Bourne, 1997) debido a que su reproducción depende de éste. Segundo, la ovoposición se caracterizan por la fabricación del sitio, el cual debe contener hojarasca, pequeñas cámaras bajo suelo, raíces, rocas o plantas colgantes donde depositan entre 5 a 30 huevos (Bayley, 1950). Adicionalmente, *E. johnstonei* realiza el amplexo y la ovoposición antes de que salga el sol, durante la madrugada, a diferencia de otras especies del género que lo realizan al empezar la noche (Lynch & Myers, 1983). Tercero, el desarrollo depende de la fertilización, ya que los huevos que no son fertilizados no se desarrollan y algunos mueren debido a infecciones fúngicas. No obstante, todos los huevos que logran desarrollarse eclosionan (Bourne, 1997) y el tiempo de eclosión varía respecto a la temperatura. Para zonas tropicales con clima cálido, el tiempo de eclosión se da entre 10 y 14 días (Bayley, 1950; Blankenship, 1990), mientras que en zonas templadas con clima frío como Gran Bretaña, el tiempo de eclosión supera los 50 días (Beckwith, 1986). El género *Eleutherodactylus* se encuentra clasificado entre los criadores terrestres con desarrollo directo, con una vocalización que antecede a la reproducción y ovoposición. En algunas especies la vocalización va acercando a la hembra al macho para luego dirigirse al sitio de amplexo, o posición de apareamiento (Halliday & Adler, 2011). En otras especies los machos presentan un cortejo para la hembra y la dirigen al sitio de ovoposición antes del amplexo. Debido a esto los sitios de vocalización se convierten en territorios que hay que defender, ya que de estos depende toda la reproducción del género (Wells, 2007d).

La reproducción de *E. johnstonei* se da durante todo el año con las tasas más altas en las épocas de lluvia (Murphy, 1997), para lo cual han adquirido la capacidad de mantener la producción de esperma, ovarios y posturas durante todo el año (Ortega, Serrano, & Ramirez-Pinilla, 2005). Dichas posturas o lugares de ovoposición son

custodiados por el macho, los cuales mantienen los huevos húmedos (Pascall, 2014) y seguros por medio de despliegues o movimientos de lucha (Henderson & Powell, 2009). El cuidado parental requiere de mucha energía, lo que limita el tamaño corporal del macho respecto al de la hembra. Esta por su parte define el tamaño de la postura (Ortega et al., 2005); entre más grande sea la hembra, más huevos pondrá; además su reproducción será constante a lo largo del año en zonas sometidas a riego.

Conclusiones

El género *Eleutherodactylus* no es un género completamente invasor o con características invasoras, sin embargo, los estilos de vida que han adquirido sus especies a medida que han evolucionado o se han diversificado los han convertido en especies con un alto potencial invasor. Este es el caso de *E. coqui*, *E. planirrotris* y *E. johnstonei*. *E. johnstonei* en particular siendo una especie ampliamente distribuida, podría generar especiaciones a futuro, ocasionando como potencial efecto que una especie generalista e invasora, se convierta en varias.

Entre sus características como invasor, resalta su tolerancia a la desecación, ya que *E. johnstonei* no es una rana que retenga agua, es una rana que cuida de su agua. Esta rana al parecer no posee una estrategia fisiológica que le permita retener agua y por lo tanto ser activa bajo el sol o bajo temperaturas altas como es el caso de *Bufo spinulosus* (Sinsch, 1989), por lo tanto se concluye que cuida del agua que ya posee ya que es activa durante la noche o cuando la humedad es alta, lo que evita grandes pérdidas de agua, no obstante, no se tienen los estudios específicos sobre sus relaciones hídricas.

Por otro lado, respecto a su dispersión, *E. johnstonei* estará donde se encuentre el ser humano. Su dispersión voluntaria o accidental por parte del ser humano le ha permitido ser la segunda rana más ampliamente distribuida en el mundo. Esto debido a que la rana se encuentra en lugares intervenidos y utilizados por el ser humano como jardines, cultivos, humedales artificiales, viveros, y plantas ornamentales. Por lo tanto, los sitios donde se encuentre esta especie estarán siempre relacionados a la presencia del ser humano. Por el otro lado, la reproducción de *E. johnstonei* dependerá siempre de su dispersión, ya que es una especie con fidelidad de sitio. Por lo tanto, para reproducirse debe encontrar primero un sitio idóneo que cuente con las características propicias para el canto, el cortejo, la fabricación del sitio de ovoposición y la ovoposición.

E. johnstonei es una especie pionera o colonizadora, ya que gracias a sus adaptaciones fisiológicas y a la dispersión accidental por parte del ser humano, esta puede ser la primera en llegar a un ambiente inhabitado o perturbado, lo que confiere ventajas como especies invasora, un ejemplo de esto es la isla de St. Vicent donde las erupciones volcánicas perturbaron los bosques de la zona, desplazando a *E. shrevei* de los alrededores del volcán, dejándolo inhabitado y donde años después *E. johnstonei* apareció (Kaiser, 1997), sin embargo no se han realizado estudios que permitan evidenciar que estrategia posee en específico.

Esta especie de ranas se caracteriza por su fidelidad al sitio de vocalización y ovoposición, lo que obliga a todos los individuos nuevos a moverse hacia otros ambientes o lugares, es decir, que a medida que se reproducen masivamente, deben moverse de manera espacial, lo que beneficia a la especie y resalta como su

reproducción aporta a su dispersión en distancia cortas, mientras que el humano le aporta en distancias largas y su fisiología le permite establecerse en muchos ambientes sin importar las condiciones presentes.

Otro aspecto importante es que su dispersión al parecer posee el limitante de la temperatura, ya que la especie no se encuentra reportada en zonas frías, a excepción de los jardines de Kew en Inglaterra. Sin embargo, estos jardines están compuestos por plantas de las Antillas Menores, transportadas posiblemente en el siglo pasado y en un ambiente aclimatado, lo que ha limitado su dispersión por fuera de este lugar.

E. johnstonei no se encuentra reconocida en los listados de especies invasoras en Colombia por el Ministerio de Ambiente ni por el instituto Alexander Von Humboldt. Esto se debe a que en estos catálogos solo se han incluido especies invasoras que han sido introducidas voluntariamente con fines económicos.

E. johnstonei no se encuentra reconocida como especie invasora en los listados de especies invasoras en Colombia por el Ministerio de Ambiente ni por el instituto Alexander Von Humboldt, sin embargo, se considera que requiere de mayor investigación y análisis para establecer su potencial invasor.

Recomendaciones

La llegada de *E. johnstonei* a los jardines de Kew en Inglaterra en el año 1895 (**tabla 1**) indica que esta especie fue transportada en barco, como parte del comercio de plantas ornamentales de las colonias británicas en las Antillas menores. Sin embargo, no hay registro de cómo logró sobrevivir o talvez reproducirse durante el viaje en el barco, por lo cual es recomendable estudiar latencia y tiempos de eclosión de los huevos de *E. johnstonei*.

Según la definición de nicho ecológico de Curtis (2008), este se define como las interacciones con los componentes de un hábitat, por lo cual se recomienda investigar los requerimientos ecológicos de *E. johnstonei* para lograr definir su nicho ecológico y establecer límites ecológicos, ya que esta especie posee una distribución amplia, sin embargo, la literatura no describe o menciona los hábitats en los que logra establecerse con detalle.

Es recomendable realizar investigaciones a nivel fisiológico que permitan conocer las estrategias que emplea *E. johnstonei* para conservar el agua y tolerar altas temperaturas. Dichas investigaciones pueden estar centradas en el uso del agua de su vejiga, los líquidos de su orina, el grosor de su piel o el comportamiento que poseen durante el día, los cuales han sido realizados anteriormente por Sinsch (1989) en *Bufo spinulosus*.

Por otro lado, también se recomienda estudiar si su dispersión realmente se encuentra limitada por las bajas temperaturas. Finalmente, se debería investigar si su dispersión y comportamiento competitivo podrían estar afectando a otras especies como *Dendrosophus colombianus* en el Valle del Cauca.

Se considera prudente realizar una solicitud a las entidades gubernamentales o de investigación que permita reconocer a la rana como una especie invasora en Colombia, con altas capacidades fisiológicas y ecológicas que podrían estar amenazando la fauna nativa.

Finalmente se recomienda realizar diferentes análisis interdisciplinarios sobre *E. johnstonei* relacionando diferentes estudios o aspectos como especie invasora, ya que estos análisis pueden brindar información y nuevas hipótesis de investigación que a largo plazo podrían contribuir al control de especies invasoras.

Bibliografía

- Agudelo, O. (2014). *Dendrosophus colombianus*. *Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia 2014.*, 2, 40–46. Retrieved from https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/33718294/CARC_Volumen2_Numero1_Marzo-2014.pdf?AWSAccessKeyId=AKIAIWOWYYGZ2Y53UL3A&Expires=1531279463&Signature=%2BOymfo2FYwAv%2BlvEn%2FQwiSXi5hY%3D&response-content-disposition=inline%3B filename%3DAndinobat
- Baptiste, M. P., Castaño, N., Lasso, C. a., Cárdenas, D., Gutiérrez, F. D. P., & Gil, D. L. (2010). *Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Bogotá, DC, Colombia.*
- Bayley, I. (1950). The whistling frog of Barbados. *Barbados Museum and Historical Society*, 17, 161–172.
- Beckwith, P. (1986). A note on the whistling frog in captivity. *British Herpetological Society Bulletin*, 17, 161–172.
- Berkovitz, B., & Shellis, P. (2017). Amphibia. In *The Teeth of Non-Mammalian Vertebrates* (pp. 113–152). Academic Press.
- Blankenship, J. R. (1990). *The wild life of Montserrat*. Montserrat, West Indies.
- Bourne, G. (1997). Reproductive behavior of terrestrial breeding frogs *eleutherodactylus johnstonei* in Guyana. *Journal of Herpetology*, 31, 221–229.
- Chew, M. (2006). *Ending with Elton: preludes to invasion biology*. Arizona State University.
- Curtis, H., Barnes, S., Schnek, A., & Massarini, A. (2008). Estructura y dinámica de las poblaciones: El concepto de nicho ecológico. In *Biología* (7th ed., p. 916). Santiago de Chile: Editorial Medica Panamericana.
- CVC. (2009a). *Humedales del valle geográfico del río Cauca: génesis, biodiversidad y conservación* (Corporación). Cali, Valle del Cauca: Corporación autónoma regional del Valle del Cauca.
- CVC. (2009b). *Humedales del valle geográfico del río Cauca: génesis, biodiversidad y conservación*.
- Davis, M. (2009a). Introduction: a look to the past. In *Invasion Biology* (1st ed., pp. 5–9). New York: Oxford university press.

- Davis, M. (2009b). Introduction: Invasion biology of the twenty-first century. In *Invasion Biology* (pp. 10–12). New York: Oxford university press.
- Dawson, W., Bartholomew, G., & Bennett, A. (1977). A reappraisal of th aquatic specializations of the galapagos marine Iguana. *Evolution*, *31*, 891–897.
- Gómez-Martínez, M. J., Llano-Mejía, J., & Cortés-Gómez, Á. M. (2016). Presencia de *Eleutherodactylus johnstonei* (Anura: Eleutherodactylidae) en Ibagué, Tolima, Colombia: el papel de los viveros comerciales. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, *20*(2), 164–170. <https://doi.org/10.17151/bccm.2016.20.2.12>
- Gorzula, & Señaris. (1998). Contribution to the herpetofauna of the Venezuela Guyana, I.A. Data base. *Scientia Guaianae*, *8*, 1–269.
- Gutiérrez, F. D. P. (2006). Riesgos de las introducciones, los trasplantes y las especies invasoras: medidas y directrices para su prevención y control. In *Estado de conocimiento de especies invasoras, propuesta de lineamientos para el control de los impactos* (pp. 45–109).
- Halliday, T., & Adler, A. (2011). *Enciclopedia completa de los Reptiles y los Anfibios*. LIBSA.
- Hardy, & Harris. (1979). OCCURRENCE OF THE WEST INDIAN FROG, ELEUTHERODACTYLUS JOHNSTONEI, IN SOUTH AMERICA AND ON THE ISLAND OF CURACAo. *Maryland Herpetological Society*, *15*(0025-4231), 124–133. Retrieved from <https://ia800103.us.archive.org/1/items/bulletino141519781979mary/bulletino141519781979mary.pdf>
- Henderson, R. W., & Powell, R. (2009). *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. (University). Gainesville, Florida.
- Hengeveld, R. (1988). Theories on biological invasions. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. C.*, *90*, 45–49.
- Hill, R., Wyse, G., & Anderson, M. (2012a). Animals and Enviroments: Function on the Ecological side. In Sinauer Associates (Ed.), *Animal Physiology* (3rd ed., pp. 3–30). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Hill, R., Wyse, G., & Anderson, M. (2012b). Water and Salt Physiology of Animals in Their Environments. In S. Associates (Ed.), *Animal Physiology* (3rd ed., pp. 717–752). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Holzer, G., & Laudet, V. (2013). Thyroid Hormones and Postembryonic Development in Amniotes. *Current Topics in Developmental Biology*, *103*, 397–425.

<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385979-2.00014-9>

- Howard, L. (1897). The spread of land species by the agency of Man: with especial reference to insects. *Proceedings of the American Association for the Advancement of Science*, 46, 3–36.
- Humboldt, A. Von. (1850). *Views of nature: or contemplations on the sublime phenomena of creation* (Translated). London.
- IUCN. (n.d.). Invasive species.
- Kaiser et al. (2002). Expansion of *Eleutherodactylus johnstonei* in northern South American: Rapid ... *Herpetological Review*, 33(4), 290–294.
- Kaiser, H. (1997). Origins and introductions of the Caribbean frog, *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae): management and conservation concerns. *Biodiversity and Conservation*, 6, 1391–1407.
- Kaiser, H., Green, D., & Schmid, M. (1994). Systematics and biogeography of Eastern Caribbean Frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 2271–2237.
- Kaiser, & Wagenseil. (1995). Colonization and distribution of *Eleutherodactylus johnstonei* Barbour (Anura: Leptodactylidae) on Dominica, West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 31(3–4), 341–344.
- Krebs, C. (2013). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. (Pearson Education, Ed.) (6th Editio). Pearson Education Inc.
- Labra, A., Vidal, M., Solis, R., & Penna, M. (2008). Ecofisiologia de Anfibios y Reptiles. In M. Vidal & A. Labra (Eds.), *Herpetologia de Chile* (1st ed., pp. 483–516). Santiago de Chile: Science Verlag.
- Lescure, & Marty. (1996). Repartition d'*Eleutherodactylusjohnstonei* Barbour (Anoure, Leptodactylide). Introduction en Guyane Francaise. *Biogeographica*, 72, 121–125.
- Lynch, J. D., & Myers, C. W. (1983). Frogs of the fitzingeri group of *Eleutherodactylus* in eastern Panama and Chocoan South America (Leptodactylidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 175, 481–572.
- Manickchan, S. A., Starr, C. K., Ramjohn, C., Mahabir, S. V, Mahabir, K., & Mohammed, R. S. (2011). The distribution of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Amphibia: Eleutherodactylidae) in Trinidad, West Indies. *Living World Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*, 2011(November), 46–49.

- Martinez, E. (2014). El Nicho Ecologico y la Abundancia de las Especies. Retrieved from http://www.recibio.net/wp-content/uploads/2014/01/Abundancia_EMM.pdf
- Murphy, J. C. (1997). *Amphibians and reptiles of Trinidad and Tobago*. Malabar, Florida: Krieger Pub. Co.
- Ortega, J. E., Serrano, V. H., & Ramirez-Pinilla, M. P. (2005). Reproduction of an Introduced Population of *Eleutherodactylus johnstonei* ar Bucaramanga, Colombia. *Copeia*, 2005(3), 642–648.
- Ovaska, & Hunte. (1992). Male mating behavior of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Herpetologica*, 48, 40–49.
- Pascall, K. (2014). The online guide to the Animals of Trinidad and Tobago, *Eleutherodactylus johnstonei*.
- Pough, H., Stewart, M., & Thomas, R. (1977). Physiological Basis of Habitat Partitioning in Jamaican *Eleutherodactylus*. *Oecologia*, 27, 285–297.
- Rödder, D. (2009). Human Footprint, facilitated jump dispersal, and the potential distribution of the invasive *Eleutherodactylus johnstonei* Barbour 1914 (Anura Eleutherodactylidae). *Tropical Zoology*, 22(2), 205–217. Retrieved from <http://91.121.146.53/index.php/tropicalzoology/article/view/4915>
- Rodriguez, C., Diaz, A., Berg, C., Henderson, R. W., & Powell, R. (2017). Relative abundance and habitat use by the frogs *Pristimantis shrevei* (Strabomantidae) and *Eleutherodactylus johnstonei* (Eleutherodactylidae) on St. Vincent. *Caribbean Herpetology*, 58(2333–2468), 1–12. Retrieved from <http://www.caribbeanherpetology.org/pdfs/ch58.pdf>
- Ryan, M. J. (2009). Communication in Frogs and Toads. *Encyclopedia of Neuroscience*, 1159–1166. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.01840-4>
- Schwartz, A. (1967). Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Lesser Antilles. *Amsterdam*, 23, 1–62.
- Simberloff, D. (1996). Hybridization between native and introduced wildlife species. *Wildlife Biology*, 2, 143–150.
- Simberloff, D. (2013). *Invasive species: what everyone needs to know*. Oxford university press. Retrieved from https://books.google.es/books?id=QzyBPA8SrN4C&pg=PA1&hl=es&source=gs_toc_r&cad=3#v=onepage&q&f=false

- Sinsch, U. (1989). Behavioral thermoregulation of the andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia*, 80, 32–38.
- Tracy, C. R. (1976). Model of dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. *Ecological Monographs*, 46, 293–326.
- Urbina, N., & Castro, F. (2010). Distribucion actual y futura de anfibios y reptiles con potencial invasor en Colombia: Una aproximacion usando modelos de nicho ecologico. *Diversidad y Cambio Climatico*, 1(978-958-44-6497-2), 65–71.
- Valderrama, C. (2008). Especies Invasoras. In *Regiones Biodiversas* (pp. 105–114). Cali, Valle del cauca.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). Frogs. *Herpetology*, 471–522. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386919-7.00017-4>
- Walters, P., & Greenwald, L. (1977). Physiological adaptations of aquatic newts to a terrestrial environment. *Physiological Zoology*, 50, 88–98.
- Wells, K. D. (2007a). Conservation of Amphibians: Amphibian Invaders. In *The Ecology and Behavior of Amphibians* (pp. 841–844). Chicago and London.
- Wells, K. D. (2007b). Evolution among Lesser Antillean frogs of the genus *Eleutherodactylus*: ecological adaptation precedes morphological change. In *The Ecology and Behavior of Amphibians* (Vol. 14, pp. 841–843).
- Wells, K. D. (2007c). Movements and Orientation. In *The Ecology and Behavior of Amphibians* (pp. 236–237). Chicago and London: The University of Chicago Press and University of London Press.
- Wells, K. D. (2007d). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226893334.001.0001>
- Wells, K. D. (2007e). Water Relations. In *The Ecology and Behavior of Amphibians* (pp. 82–84). Chicago: The University of Chicago Press and University of London Press.
- Wells, K. D. (2007f). Water Relations. In *The Ecology and Behavior of Amphibians* (p. 83). Chicago and London: The University of Chicago Press and University of London Press.
- Ziller, S. (2010). Prologo. In *ANÁLISIS DE RIESGO Y PROPUESTA DE CATEGORIZACIÓN DE ESPECIES INTRODUCIDAS PARA COLOMBIA* (pp. 9–10). Bogota: Instituto de investigacion de recursos biologicos Alexander Von Humboldt.

