

UNIVERSIDAD DE CHILE

Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza
Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

**PREDACIÓN DE LARVAS DE ANFIBIOS POR PECES EXÓTICOS Y EVALUACIÓN DE LA
DETECCIÓN DE SEÑALES QUÍMICAS COMO MECANISMO DE DEFENSA EN CHILE CENTRAL**

Proyecto de grado presentado como parte de
los requisitos para optar al grado de Magíster
en Áreas Silvestres y Conservación de la
Naturaleza.

ALEJANDRA ALZAMORA DINAMARCA

Médico Veterinario

SANTIAGO - CHILE.

2014

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

Profesor(a) Guía

Nombre _____
Nota _____
Firma _____

Profesor(a) Consejero(a)

Nombre _____
Nota _____
Firma _____

Profesor(a) Consejero(a)

Nombre _____
Nota _____
Firma _____

ÍDICE

1. INTRODUCCION.....	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA.....	3
3. HIPÓTESIS.....	6
3.1 Hipótesis 1.....	6
3.2 Hipótesis 2.....	6
4. OBJETIVOS.....	6
4.1 Objetivo general.....	6
4.2 Objetivos específicos.....	6
5. MATERIALES Y METODOS.....	7
5.1 Evaluación del rol predador de peces sobre estadíos tempranos de anuros de Chile central en condiciones de laboratorio.....	7
5.2 Detección de señales químicas por larvas de anuros en condiciones de laboratorio.....	9
6. RESULTADOS.....	14
6.1 Evaluación del rol predador de peces sobre estadíos tempranos de anuros de Chile central en condiciones de laboratorio.....	14
6.2 Detección de señales químicas por larvas de anuros en condiciones de laboratorio.....	17
7. DISCUSION.....	18
8. CONCLUSIONES.....	22
9. BIBLIOGRAFIA.....	23

LISTA FIGURAS

Figura 1. Ensayos realizados para evaluación del rol depredador.

Figura 2. Sistema de flujo gravitacional para probar mediación química antidepredadora.

Figura 3. Ensayos realizados para detección de señales químicas.

Figura 4. Peces v/s larvas de *Calyptocephalella gayi*.

Figura 5. Peces v/s larvas de *Alsodes nodosus*.

Figura 6. Peces v/s larvas de *Pleurodema thaul*.

Figura 7. Peces v/s larvas de *Rhinella arunco*.

Figura 8. Peces v/s larvas de *Xenopus laevis*.

LISTA TABLAS

Tabla 1. Resultados del análisis de flujo gravitacional.

Tabla 2. Resultados del análisis de detección de movimiento.

APÉNDICES

Apéndice 1. Tabla resumen del tamaño máximo encontrado en los peces de agua dulce en Chile Central.

RESUMEN

La declinación de anfibios constituye un proceso de gran preocupación en la comunidad herpetológica, donde la presencia de especies invasoras es considerada como una de las principales causas de amenazas. En Chile, destaca la presencia de una comunidad de anuros rica en especies endémicas y altamente amenazadas. A la fecha, la atención se ha centrado en el impacto de la rana africana *Xenopus laevis*, mientras que los peces invasores, no han sido evaluados, pese a que algunas especies como *Gambusia holbrooki* llevan al menos 80 años en el país.

Con el fin de establecer el efecto de los peces, se evaluó la capacidad depredadora de los peces *G. holbrooki* (gambusia), *Australoheros facetus* (chanchito) y el pez nativo *Cheirodon pisciculus* (pocha), sobre larvas nativas de las especies *Calyptocephalella gayi* (rana chilena), *Pleurodema thaul* (sapito cuatro ojos) *Alsodes nodosus* (sapo arriero), *Rhinella arunco* (sapo de rulo) y la especie introducida *X. laevis* (rana africana). Por otro lado, se analizó la detección de señales químicas por medio de ensayos de flujo gravitacional (refugios) y de movimiento por larvas de anfibios de *C. gayi* y *R. arunco* (tanto de cursos de aguas con y sin presencia de peces) frente a la presencia del pez *A. facetus*.

Los resultados establecieron que *A. facetus* depredó significativamente sobre las larvas de todas las especies de anuros probadas y solo en el caso de las larvas de *X. laevis*, también fue significativa la depredación de *G. holbrooki* y el pez nativo *C. pisciculus*. Sin embargo, la intensidad de depredación fue menor que con *A. facetus*. En los ensayos de detección química no se observó respuestas significativas.

A. facetus se comportó como un “super depredador” de larvas y por lo tanto, representa una gran amenaza para los anfibios chilenos. En el caso de los otros peces, su pequeña talla puede constituir una restricción física para la predación. En relación a la falla en la detección de señales químicas, es probable que la falta de coevolución de las larvas nativas con peces depredadores sea una explicación para este resultado. Cabe recordar que, tanto los anuros, como los peces nativos, se han desarrollado en un ambiente con aislamiento geográfico por barreras naturales y sus biotas son pobres en número de especies y con alto grado de endemismo. Por ello, la introducción de especies exóticas acuáticas, constituye una seria amenaza para estos vertebrados.

Palabras claves: anfibios, peces, Chile, predación, detección de señales químicas

SUMMARY

Amphibians declination is a process of great concern among the herpetological community, which consider the presence of invasive species as one of the main threats for this group. In Chile, there is a community of frogs rich in endemic species and highly threatened. Until now, the attention has focused on the impact of African clawed frog *Xenopus laevis*, meanwhile invasive fishes have not been evaluated, even though some species such as the *Gambusia holbrooki* have inhabit for over 80 years in the country.

To this end, we tested the predatory ability of the fishes *G. holbrooki* (gambusia), *Australoheros facetus* (Chameleon Cichlid) and the native fish *Cheirodon pisciculus* (pocha), among native larvae of the species *Calyptocephalella gayi* (chilean frog), *Pleurodema thaul* (four-eyed frog), *Alsodes nodosus* (black spiny-chest frog), *Rhinella arunco* (frog loop) and an introduced species *X. laevis* (African clawed frog). Furthermore, we analyzed the detection of chemical signals through gravitational flow tests (shelters) and amphibian larvae movement of *C. gayi* and *R. arunco* (in both watercourses, with and without presence of fishes) facing the presence of chemical signals of the fish *Australoheros facetus*.

The results show that *A. facetus* predated significantly over all tested larvae frogs. Only in the case of *X. laevis* larvae, *G. holbrooki* and native fish *C. pisciculus* were also significant, but to a much lower extent than *A. facetus*. In the chemical detection tests, no significant responses were observed.

In this way, *A. facetus* is a larvae super predator and therefore, it is a great threat to Chilean amphibians. In the case of the other fishes, their small size may be a physical restriction for predation. Regarding the failure to detect chemical signals, the lack of co-evolution between native larvae and predatory fishes is likely to be an explanation for this scenario. Both frogs and native fishes, have developed in an environment with geographic isolation by natural barriers, and are a biota with low number of species and a high degree of endemism. Therefore, the introduction of exotic aquatic species is a serious threat to these vertebrates.

Keywords: amphibians, fishes, Chile, predation, detection of chemical signals.

1. INTRODUCCIÓN

La pérdida de la biodiversidad en el planeta, ha llegado a ser uno de los temas prioritarios dentro de la investigación científica actual. En el caso de los hábitats acuáticos de Chile, se han mencionado como causas a la pérdida de hábitat, contaminación y de modo importante, a la introducción de especies (De Buen 1959). Respecto a este último punto, en el país existe escasa investigación con respecto a los impactos de las especies invasoras, sin embargo, el tema ha sido ampliamente abordado en otras latitudes (Gamradt y Kats 1996, Hecnar y M'Closkey 1997, Lawler *et al.* 1999, Kats y Ferrer 2003), existiendo preocupación por los impactos que las especies exóticas pueden generar en los ecosistemas que invaden (Courtenay y Moyle, 1992).

Durante el desarrollo del primer congreso mundial de Herpetología (1989), se posicionó en la agenda científica la preocupación respecto a que las poblaciones de anfibios estarían declinando en diferentes localidades del planeta (Barinaga 1990). Desde entonces, los anfibios se han convertido en un grupo centinela de procesos complejos como el calentamiento global de la tierra o el deterioro de la capa de ozono, entre otros problemas ambientales. Sin embargo, un conflicto metodológico importante está representado por la carencia de información de larga data y el soporte estadístico para su análisis (Reed y Blaustein 1995).

Pocos países presentan las condiciones de aislamiento geográfico que se dan en Chile, tanto por su dorsal andina al este, el área desértica al norte y por sus cuencas hidrológicas, aisladas y con escasa conectividad, situación que ha favorecido el desarrollo de endemismos y presencia de grupos relictos, tanto en la fauna íctica de aguas interiores (Vila *et al.* 2006), como en anfibios (Ortiz y Heatwole 2010).

En relación a los anfibios de Chile, destaca que la batracofauna solo está representada por anuros (ranas y sapos), estando ausente los demás órdenes. Recientemente, Frost *et al.* (2006) y Frost (2007) han introducido importantes cambios taxonómicos en el árbol de vida de los anfibios. De este modo, se reconocen 45 familias de anuros a nivel global. Tradicionalmente en Chile se señalaba la presencia de 3 familias nativas y una cuarta invasora (Bufonidae, Leptodactylidae, Rhinodermatidae y Pipidae) (Cei 1962, Veloso y Navarro 1988, Formas 1995). Sin embargo, de acuerdo a Frost (2007), ahora los representantes chilenos de la antigua familia Leptodactylidae quedan incluidos en Calyptocephalellidae (*Telmatobufo*, *Calyptocephalella*), Ceratophryidae (*Telmatobius*, *Atelognathus*, *Batrachyla*), Leiuperidae (*Pleurodema*) y Cycloramphidae (*Hylorina*, *Alsodes*,

Eupsophus, *Rhinoderma*, *Insuetophrynus*). La familia Bufonidae no sufre cambios y desaparece la familia Rhinodermatidae (ahora en Cycloramphidae). Por lo tanto, tendríamos 5 familias nativas y la exótica Pipidae (rana africana de garras). Respecto al número de especies descritas en Chile, las últimas revisiones señalan 60 especies (Correa *et al.* 2011).

La composición específica de los anfibios en Chile es pobre, sin embargo, se destaca por algunas características particulares que la convierten en parte importante de nuestro patrimonio natural, dentro de éstos se pueden mencionar:

- Alto grado de endemismo. Con aproximadamente 58% de las especies endémicas de Chile (Ortiz y Heatwole 2010). En muchos casos, se describen especies solo avistadas en una localidad (*Alsodes vanzolini* de Ramadillas, *Alsodes hugoi* de Altos de Lircay, *Alsodes montanus* del sector de Farellones).
- Géneros monotípicos. Dentro de los anuros de Chile, se puede observar una importante presencia de género monotípicos como *Calyptocephalella*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*. Este atributo es propio de linajes antiguos con poca diversificación, y representa una singularidad dentro de la biodiversidad de anuros del país (Vidal 2008, Correa *et al.* 2011).
- Alto grado de amenaza. Si bien no existen antecedentes concretos respecto a este tema, es claro que la transformación y pérdida de hábitat constituyen una seria amenaza a la biodiversidad de anuros del país. Recientes prospecciones no han tenido éxito en la recaptura del sapito vaquero (*Rhinoderma rufum*), el que se distribuía entre las regiones V a la VIII. Gran parte de su hábitat ha sido transformado hacia cultivos de árboles exóticos y terrenos agrícolas. Por otra parte, su congénere, la ranita de Darwin (*Rhinoderma darwini*), ha desaparecido en gran parte de su distribución histórica. Otro grupo altamente amenazado corresponde al género *Telmatobius*, el que habita en sectores del altiplano donde existen fuerte presiones por el uso del agua, fundamentalmente para uso minero, donde estas ranas habitan.
- Atributos especiales. En una de nuestras especies, la ranita de Darwin, es el macho quien incuba los huevos en sus sacos vocales de donde emergen las ranitas con aspectos de adulto (neomelia), lo que revela una adaptación altamente específica en esta especie (Formas 1981).
- Escaso conocimiento de la historia natural de los anfibios de Chile. Gran parte de los estudios herpetológicos se han centrado en aspectos taxonómicos y pocos en sus historias de vida. Lo anterior representa una debilidad al momento de evaluar criterios como los estados de conservación o protección de estos animales (Díaz-Páez y Ortiz 2003).

En términos generales, los anfibios chilenos son poco conocidos, pues la mayoría son de pequeña talla (salvo *Calyptocephalella* que alcanza hasta 2 k) y carecen de colores llamativos. No obstante, ellos cumplen roles fundamentales en nuestros ecosistemas (Whiles *et al.* 2006) y son parte del patrimonio cultural del país. Tempranamente (200-1000 DC) fueron representados en cerámicas de grupos prehispánicos del centro-sur de Chile y el pueblo Mapuche los consideró como *gnecos* o espíritus dueños y protectores de las aguas (Grebe 1988, Mera y Lobos 2008). La actual crisis global de declinación de anfibios, representa una seria amenaza para estos vertebrados, en especial, en países como Chile, donde existe poca información sobre las historias de vida de gran parte de las especies.

2. REVISIÓN BOBLOGRÁFICA

Una invasión biológica ocurre cuando diversos organismos son trasladados a nuevas áreas donde ellos logran proliferar, acción que ha sido favorecida en los últimos años por el creciente comercio y desplazamiento de seres humanos en el planeta. En este sentido, las invasiones biológicas tienen consecuencias económicas y ecológicas de gran relevancia, ya que ellas representan una seria amenaza a la biodiversidad (Mack *et al.* 2000).

Un aspecto de importancia a considerar en el contexto de las invasiones biológicas, son las interacciones bióticas y abióticas que modulan el establecimiento de una especie exótica. En este contexto, se han planteado dos hipótesis centrales en el estudio de las bioinvasiones. La primera de ellas, corresponde a la hipótesis de la resistencia de la diversidad (Case 1990, Levine y D'Antonio 1999, Dukes 2001, Kennedy *et al.* 2002) que sostiene que los ambientes con comunidades diversas (ambientes prístinos o con alta naturalidad), resisten mejor las invasiones que ambientes desestructurados. En esta hipótesis, las especies nativas aparecen como especialistas en sus ambientes y los invasores son considerados como generalistas, menos aptos para desplazar a los residentes. En este contexto, una especie invasora o un conjunto de ellas, establecidas previamente en una nueva área (naturalizadas), pueden frenar el ingreso de una nueva especie (Moulton y Pimm 1983), en especial, cuando se trata de una *taxa* sin una historia de coevolución común. La segunda hipótesis ha sido planteada en varios estudios (Lawler *et al.* 1999, Richardson *et al.* 2000, Adams *et al.* 2003) y ha apoyado el planteamiento del "invasional meltdown" sugerido por Simberloff y Von Holle (1999), quienes sostienen que las especies invasoras pueden establecer interacciones positivas entre ellas, favoreciendo su establecimiento o bien magnificando los impactos que ellas producen. En este sentido, los mismos autores destacan que muchas veces los efectos de varias especies exóticas juntas pueden ser sinérgicos, y que las principales interacciones positivas se dan entre animales que dispersan

plantas y animales que modifican el hábitat. En Estados Unidos, la diseminación de la *Rana catesbeiana* (rana toro) ha sido favorecida por la presencia del pez exótico *Lepomis macrochirus* especie que ha coevolucionado con esta rana dentro de su rango natural (Adams *et al.* 2003).

Otra forma de interacción, por la que las especies exóticas pueden impactar a las comunidades nativas, es por medio de la transmisión de enfermedades. En este contexto, se ha señalado que diversos factores (clima, radiación UV-B, enfermedades) pueden concurrir en el proceso de declinación global (Kiesecker *et al.* 2001, Pounds 2001). En este sentido, en los últimos años, ha surgido con mucha fuerza la idea de que enfermedades emergentes estarían involucradas en el proceso de declinación de anfibios a escala global. Uno de los agentes que más ha concentrado la atención es el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, asociado por primera vez a la muerte en masa de anfibios por Berger *et al.* (1998) y que luego ha sido responsabilizado de procesos de declinación en diversos puntos del planeta (Drost y Fellers 1996, Lips 1998, Lips 1999, Bosch *et al.* 2001, Fellers *et al.* 2001, Mazonni *et al.* 2003, Hanselmann *et al.* 2004). Actualmente, se piensa que el aumento de temperaturas en algunas áreas del planeta (calentamiento global), estaría favoreciendo un crecimiento óptimo del hongo *Batrachochytrium* y su diseminación (Pounds *et al.* 2006). Otra fuente de preocupación dice relación con el rol de especies invasoras como la rana toro, *R. catesbeiana* (Mazonni *et al.* 2003, Hanselmann *et al.* 2004) y la rana africana, *Xenopus laevis* (Weldon *et al.* 2004), que podrían estar actuando como vectores de la enfermedad.

En Chile, el estado del conocimiento para muchas especies exóticas es desconocido, e incluso la calificación de invasoras para muchas de ellas, es discutible a la luz de los antecedentes disponibles (Iriarte *et al.* 2005). Sin embargo, en los últimos años, la investigación en invasiones biológicas ha experimentado un notable crecimiento (Quiroz *et al.* 2009). La introducción de peces exóticos se reconoce tempranamente en Chile, desde mediados del siglo XIX, con la importación de la carpa dorada de la China con fines ornamentales (1856) en contenedores y piletas de instituciones públicas de Santiago, y luego carpas comestibles mantenidas por los primeros colonos alemanes (1875) en el Sur de Chile (Barros 1961). Actualmente, continúan introduciéndose año a año ovas de especies salmonídeas para su cultivo y peticiones para la introducción de otras especies acuáticas. Ruiz y Marchant (2004) elaboraron un listado de 26 especies exóticas, de los cuales, solo 9 u 11 son consideradas invasoras, con un gran éxito en las aguas interiores, tales como *Gambusia holbrooki* (gambusia), *Cnesterodon decemmaculatus* (gambusia de puntos),

Australoheros facetus (chanchito), entre otras especies. De todas estas especies, se tiene muy pocos antecedentes de su rol ecológico (Iriarte *et al.* 2005).

La *Gambusia holbrooki* (mosquitofish) corresponde a un ejemplo de lo anterior. Es un pequeño pez originario de Norteamérica, desde donde se introdujo a muchos países para el control de mosquitos. En California, algunos estudios apuntan a que la gambusia sería responsable de la declinación de algunos anfibios por predación de huevos y larvas (Lawler *et al.* 1999) y probablemente por modificación del hábitat (Hurlbert *et al.* 1972). En Chile, esta especie se introdujo en 1930 y hoy se distribuye entre las regiones II a X (Iriarte *et al.* 2005). En el país no se ha dado gran importancia a este pez, respecto a su potencial impacto en las comunidades acuáticas nativas. Sin embargo, existen observaciones que permiten establecer la existencia de predación de *G. holbrooki* sobre larvas de *Pleurodema*, *Rhinella* y también, de algunos peces nativos (*Lobos, com. pers). Por lo tanto, la distribución de este pez en el país y su alta tolerancia ambiental, lo convierten en una seria amenaza para los medios acuáticos.

La depredación de larvas de anfibios por parte de peces invasores, ha sido relacionada a la ausencia de conducta antidepredatoria (Kiesecker y Blaustein 1997). El reconocimiento de estos depredadores por las larvas, es a menudo adquirida (experiencia). Sin embargo, las especies invasoras pueden ampliar su área de distribución y de este modo, interactuar con especies no familiarizadas con ellas, donde pueden o no responder a este nuevo depredador. Por lo tanto, se cree que la capacidad de reconocer a los depredadores, puede tener un componente genético (Kats *et al.* 1988) y otro adquirido (Ferrari *et al.* 2006, Mirza *et al.* 2006).

Las larvas de anfibios han desarrollado diversos mecanismos defensivos contra peces depredadores, como disminución de la movilidad, búsqueda de refugios, cambio en la actividad diaria al detectar las señales químicas del pez (Petranka y Kats 1987, Mirza *et al.* 2006, Ferrari *et al.* 2008) o presentar coloración críptica (Wassersug 1971) y palatabilidad desagradable (Brodie y Formanowicz 1987). Sin embargo, este tipo de interacciones, no ha sido documentado en Chile. Por otra parte, se ha detectado que las larvas de anfibios que se desarrollan en ambientes con aguas permanentes, difieren de aquellos que lo hacen en aguas temporales (Kats *et al.* 1988). Por ejemplo, se ha observado que los peces desempeñan un papel clave en la determinación de la composición de la comunidad de

*Lobos, G, 2010, [Comunicación personal], Universidad de Chile, Fac. Sc. Veterinarias y Pecuarias.

anfibios, ya que ocurren principalmente en ambientes de aguas permanentes, donde depredan más que en ambientes temporales (Woodward 1983), por lo tanto, el desarrollo de los mecanismos de defensa, también difieren.

En este contexto, el presente trabajo se orientó a evaluar la depredación de larvas de anfibios por peces exóticos en Chile central y determinar la capacidad de detección de señales químicas emitidas por los peces, por parte de estas larvas como mecanismo de defensa.

3. HIPÓTESIS

3.1 Hipótesis 1:

Los peces exóticos presentan eficacias depredatorias diferenciales según especie en el consumo de larvas de anfibios.

3.2 Hipótesis 2:

Larvas de una especie nativa con ciclo de desarrollo acuático prolongado, deberían tener una mayor capacidad para detectar señales químicas en comparación a una especie de corto desarrollo larval acuático.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Evaluar la depredación de larvas de anfibios por peces exóticos en Chile central y determinar la capacidad defensiva anti depredadora de estas larvas.

4.2 Objetivos Específicos

- Determinar la eficacia depredadora diferencial de especies de peces exóticos, sobre larvas de anuros nativos.
- Determinar la capacidad de las larvas, de detectar señales químicas de los peces depredadores como mecanismo de defensa.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Evaluación del rol depredador de peces sobre estadios tempranos de anuros de Chile central en condiciones de laboratorio.

Se evaluó la depredación de peces sobre larvas de anfibios en experimentos de laboratorio, utilizando contenedores plásticos, siguiendo las recomendaciones propuestas por Skelly (1994) y Kupferberg (1997). Se realizaron ensayos cruzados entre 3 especies de peces (2 exóticos y uno nativo) y larvas de 5 especies de anfibios (uno exótico y 4 nativos). Los peces exóticos utilizados correspondieron a *Gambusia holbrooki* (gambusia) y *Australoheros facetus* (chanchito). Como pez nativo, se utilizó a *Cheirodon pisciculus* (pocha), esta última especie se consideró como control nativo.

De las especies de presas utilizadas (larvas de anfibios), 2 correspondieron a larvas con ciclo de desarrollo prolongado (las especies nativas *Calyptocephalella gayi* y *Alsodes nodosus*) y 3 correspondieron a larvas con ciclo de desarrollo corto (las especies nativas *Pleurodema thaul* y *Rhinella arunco* y la especie exótica, *Xenopus laevis*). En el caso de las especies nativas, se utilizaron larvas de los estadios 22-25 (Gosner 1960) y para *X. laevis*, se utilizaron larvas obtenidas en laboratorio del estadio 44-46 (Nieuwkoop y Faber 2001) para estandarización de los ensayos. Todas las especies señaladas, tanto peces como anfibios (nativos y exóticos), son simpátricas en gran parte de Chile central. En el caso de las larvas de anuros utilizadas, todas se encuentran con algún grado de amenaza, por lo que se minimizó el número de ejemplares utilizados, por otro lado, éstas no pueden ser devueltas a la naturaleza por la potencial diseminación de enfermedades.

Todos los ejemplares utilizados en el estudio, fueron colectados en la Quebrada de Córdova, Región de Valparaíso. Solo las larvas de *Xenopus laevis* fueron obtenidas en el laboratorio a partir de ejemplares adultos capturados en el sector ya señalado.

5.1.1 Preparación de Ensayos de laboratorio

Para la realización de los ensayos se utilizaron contenedores de 30 x 40 x 35 centímetros los cuales fueron llenados hasta alcanzar un volumen de 20 litros de agua dechlorada. Los peces y larvas fueron alimentados diariamente con suplemento comercial previo al inicio de los experimentos. 24 horas previo al ensayo, el alimento a los peces, fue suprimido.

Cada ensayo de depredación de peces sobre las larvas de anfibios, consideró 2 combinaciones de tratamientos. El primer tratamiento, consistió en mantener sola a una larva de anfibio en un contenedor, como control, y el segundo tratamiento, consideró otro contenedor con dos peces, de la misma especie, y una larva de anfibio. Estos valores de densidad en los contenedores, se aproximan a los valores observados en un estudio piloto realizado en la quebrada de Córdoba, donde se han registrado densidades promedios de 0,1 individuos por m² para *A. facetus*, 3,6 individuos por m² para *G. holbrooki* y 1,1 individuos por m² para *C. pisciculus*. Solo en el caso de *A. facetus*, se realizaron tratamientos con un solo ejemplar, debido a que previamente se observó conducta agresiva entre ellos.

Se realizaron tratamientos cruzados entre todas las especies de peces con las larvas de anfibios y cada uno se replicó 4 veces (Figura 1). La determinación del número de réplicas realizadas, fue en función de que la mayoría de las larvas evaluadas presentan problemas en sus estados de conservación, por lo que se buscó reducir al máximo su número, de acuerdo a principios bioéticos. Los ensayos fueron evaluados cada 24 horas con el objetivo de reemplazar los animales muertos o depredados, por un período total de 7 días. Los individuos muertos fueron reemplazados por otros de similares características para mantener las relaciones de densidad en todas las réplicas de los tratamientos. De este modo, la tasa de depredación (pérdida) fue estimada, según lo plantea Kupferberg (1997), como:

$$\text{Tasa de depredación (pérdida de larvas)} = \frac{\text{N}^\circ \text{ larvas adicionadas en cada tratamiento}}{\text{N}^\circ \text{ inicial de larvas en cada tratamiento}}$$

Previa normalización de los datos con arcoseno, se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, donde la variable dependiente fue la proporción de reemplazo y la independiente, los peces utilizados en el estudio. Solo en el ensayo con *X. laevis*, los resultados fueron analizados con una prueba de Kruskal Wallis, ya que los residuos obtenidos no cumplieron con el supuesto de normalidad. Luego, se realizaron pruebas a *posteriori* por medio de la prueba de Tukey para detectar los ensayos significativos. Se consideró un nivel de significancia de un 95% para los ensayos. Todos los análisis fueron realizados con el software Infostat, versión 2008.

Figura 1. Ensayos realizados para evaluación del rol depredador.



5.2 Detección de señales químicas por larvas de anuros en condiciones de laboratorio.

5.2.1 Detección de señales químicas por larvas de anuros mediante el uso de refugios (flujo gravitacional):

Para este tópico, se puso a prueba la reacción antidepredadora de las larvas de anfibios frente a señales químicas emitidas por peces depredadores, diseño basado en Petranka (1987), Kats *et al.* (1988) y Kiesecker *et al.* (1996). Los ensayos se enfocaron al comportamiento antidepredador consistente en el uso de refugios por parte de las larvas cuando ellas se sienten amenazadas por la presencia de señales químicas del depredador.

Para los ensayos, se utilizó una especie de pez exótico y 2 especies de anfibios nativos. El pez exótico utilizado fue *Australoheros facetus*. Las larvas correspondieron a las especies *Calyptocephalella gayi* (especie cuyo estadio larval posee un ciclo de desarrollo prolongado) y *Rhinella arunco* (especie cuyo estadio larval posee un ciclo de desarrollo corto). En los ensayos se enfrentó a las larvas de cada una de estas especies, las cuales fueron colectadas en esteros donde coexisten con peces exóticos y nativos y donde no coexisten con peces (diferente origen), frente a las señales químicas emitidas por el pez.

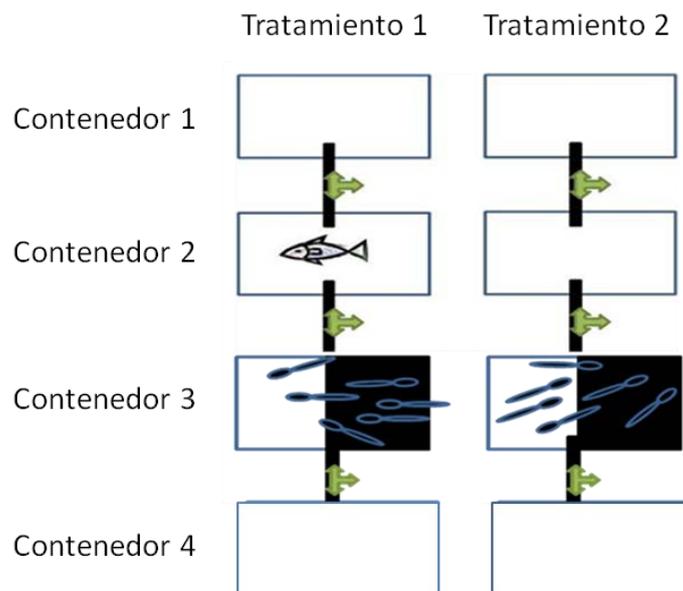
Los ejemplares de *A. facetus* fueron colectados de la Quebrada de Córdova, Región de Valparaíso. Las larvas utilizadas en los ensayos fueron del estadio 22-25 (Gosner 1960). En

el caso de las larvas de *C. gayi*, como sitio sin presencia de peces, se solicitaron larvas en el criadero perteneciente a la Universidad Santo Tomás y las provenientes de un sitio con presencia de peces, se colectaron en el Estero Córdova. En el caso de *R. arunco*, las larvas obtenidas de un sitio sin presencia de peces, fue en el Estero Cartagena, Región de Valparaíso y las obtenidas de un sitio con presencia de peces, fue en el Estero Córdova.

5.2.1.1 Preparación de los Ensayos

Cada ensayo constó de 2 tratamientos con 5 réplicas cada uno, donde se observó la respuesta antidepredadora de larvas ante señales químicas emitidas por los peces, a través de un sistema de flujo gravitacional, según Petranka *et al.* (1987), Kats *et al.* (1988) y Kiesecker *et al.* (1996), el cual consistió en contenedores de 32 x 19 centímetros, instalados en línea y en una gradiente gravitacional (Figura 2).

Figura 2. Sistema de flujo gravitacional para probar mediación química antidepredadora.



Cada uno de los contenedores se llenó con 5 litros de agua, a excepción del contenedor 4, el cual se dejó vacío. El primer contenedor contuvo solo agua, el segundo un ejemplar del pez depredador en el tratamiento 1 y solo agua en el tratamiento 2 (control). En el tercer contenedor, la mitad derecha fue oscurecida con una lámina negra a modo de refugio, donde se depositaron 6 larvas de la especie de anfibio a evaluar, tanto para el tratamiento 1, como para el tratamiento 2 (control) y el cuarto contenedor, recibió el agua caída. Los

contenedores fueron conectados entre sí con un tubo y una llave de paso, que permitió direccionar y regular el flujo de agua desde el recipiente 1 al 4.

Previo al inicio de los ensayos, los peces depredadores fueron sometidos a un ayuno de 48 horas para no contaminar el agua con sus heces. 24 horas previas al inicio del ensayo, se agregó al pez depredador al contenedor 2 del tratamiento 1, con el objeto de aclimatar el agua con señales químicas. Cabe señalar que en el experimento realizado por Kats *et al.* (1988) se colocó al pez depredador solo 30 minutos antes de comenzar el experimento y en el caso de Kiesecker *et al.* (1996), fue de 40 minutos, por lo que 24 horas es un tiempo suficiente como para asumir que existen señales químicas en el agua.

La llave de paso se mantuvo cerrada impidiendo el paso del agua a los contenedores inferiores. El flujo de agua se inició 10 minutos posteriores a la adición de las larvas en el contenedor 3 del tratamiento 1 y 2 (control) y se dejó correr el agua durante 5 minutos. Luego de ese tiempo, se cerró la llave de paso y se comenzó a registrar el número de larvas ubicadas fuera del refugio en un intervalo de 1 minuto durante 10 minutos. Con ello se calculó la relación de cada conteo dividiendo (n° larvas en el lado claro) / (n° de larvas oscuro+1). Se sumó el valor 1 al dividendo, para evitar valores igual a 0. Luego, se calculó la media de los registros del tratamiento 1 (con señal química) y 2 (control), para los peces provenientes de ambientes con y sin presencia de peces (diferente origen). Para el análisis, se utilizó la prueba estadística no paramétrica de Kruskal Wallis, ya que los residuos obtenidos, no cumplieron con el supuesto de normalidad, tanto para la especie *C. gayi*, como para *R. arunco*. Finalmente, se realizó pruebas *a posteriori* por medio de la prueba de Tukey para ambos casos. Se consideró un nivel de significancia de un 95% para los ensayos. Todos los análisis fueron realizados con el software Infostat, versión 2008.

5.2.2 Detección de señales químicas por larvas de anuros mediante la detección de movimientos:

Se determinó el comportamiento antidepredador, consistente en el movimiento de las larvas cuando éstas se sintiesen amenazadas por la presencia de un depredador, diseño basado en Ferrari *et al.* (2006).

Para los ensayos, se usó una especie de pez exótico y 2 especies de anfibios nativos. El pez exótico fue *Australoheros facetus*. La larvas correspondieron a las especies *Calyptocephalella gayi* (especie cuyo estadio larval posee un ciclo de desarrollo prolongado) y *Rhinella arunco* (especie cuyo estadio larval posee un ciclo de desarrollo corto). Los

ejemplares fueron colectados de lugares donde coexisten con peces exóticos y nativos y otros donde no coexisten con peces. El origen de las larvas colectadas, fue el mismo al utilizado en el experimento anterior (flujo gravitacional).

5.2.2.1 Preparación de Ensayos

Cada ensayo contó con 2 tratamientos y 10 réplicas cada uno, donde se evaluó la respuesta antidepredadora de larvas ante señales químicas de peces, a través de un sistema de registro del movimiento de éstas, frente a una concentración determinada de señales de alarma (señales químicas). Para la elaboración de las señales químicas, se sacó la piel de un ejemplar de *A. facetus*, previamente alimentado con larvas de anuros, al cual se le dio muerte a través de contusión cervical de acuerdo al Canadian Council on Animal Care. La piel recolectada se diluyó en 100 ml, luego se homogeneizó y filtró para eliminar cualquier residuo de tejido. Se colectó en total 28,98 cm² de piel, la cual se colocó en 580 ml de agua destilada refrigerada, obteniéndose 1 cm² de piel en 20 ml de agua destilada, como lo indica en su protocolo de obtención de extracto de piel propuesto por Ferrari *et al.* (2005). Esta solución fue nuevamente diluida, hasta que se obtuvo la solución experimental de 1 cm² de piel en 20 l y se guardó a -20°C. De acuerdo al estudio realizado por Ferrari *et al.* (2005), la solución experimental de 1 cm², la diluyó en 40 l de agua destilada y los resultados obtenidos en sus experimentos, demostraron que esta concentración de señales químicas del pez, fue detectada por las presas utilizadas y se consideró como una concentración elevada.

Para cada ensayo se utilizó 2 contenedores de 24 x 12 x 15 centímetros, los cuales se llenaron con 3 litros de agua (10 cm de alto aproximadamente). En el fondo de cada contenedor, se dibujó una grilla de 3 x 3, de acuerdo a Ferrari *et al.* (2006). En cada tratamiento se colocaron 2 larvas, las cuales se dejaron aclimatar durante 30 minutos. Luego, se realizó una fase de pre-estímulo, donde se tomaron registros del número de larvas que cruzaron cualquiera de las líneas de la grilla, cada 15 segundos por un lapso de 8 minutos. A continuación, en uno de los tratamientos, se inyectó 5 ml de solución con macerado (señales químicas) y en el otro tratamiento, se inyectó 5 ml con agua destilada (control). Luego de 3 minutos de inyectadas las soluciones, se inició la etapa de post-estímulo, donde se tomó registros de movimiento cada 15 segundos por 8 minutos.

Se comparó las medias de los datos (32 registros para el tratamiento control y 32 para el tratamiento con señal química del pez depredador) y se estimó la diferencia entre los datos post-estímulo y pre-estímulo de las 10 réplicas para cada especie. Para el análisis, se utilizó

la prueba estadística no paramétrica de Kruskal Wallis, ya que los residuos obtenidos, no cumplieron con el supuesto de normalidad, tanto para la especie *C. gayi*, como para *R. arunco*. Finalmente, se realizó pruebas a *posteriori* por medio de la prueba de Tukey para ambos casos. Se consideró un nivel de significancia de un 95% para los ensayos. Todos los análisis fueron realizados con el software Infostat, versión 2008.

Figura 3. Ensayos realizados para detección de señales químicas.



Todos los experimentos fueron realizados en el laboratorio de Ecología del Departamento de Ciencias Biológicas Animales de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad de Chile. La temperatura ambiental fue regulada a 21,5°C y con respecto a la iluminación, se consideró un ciclo de luz – oscuridad de 12/ 12 horas.

Para la recolección de las larvas de anfibios, se contó con el permiso de captura de fauna silvestre, otorgado por Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), Resolución Número 1117 del 16 de mayo de 2011 y para el caso de la captura de ejemplares del pez nativo, el permiso de investigación otorgado por la Subsecretaría de Pesca (SUBPESCA), Resolución Número 3199, otorgado el 6 de diciembre de 2012 y el permiso de pesca de investigación para el territorio nacional, cuyo número de resolución es el 1103, otorgado el 26 de abril de 2013.

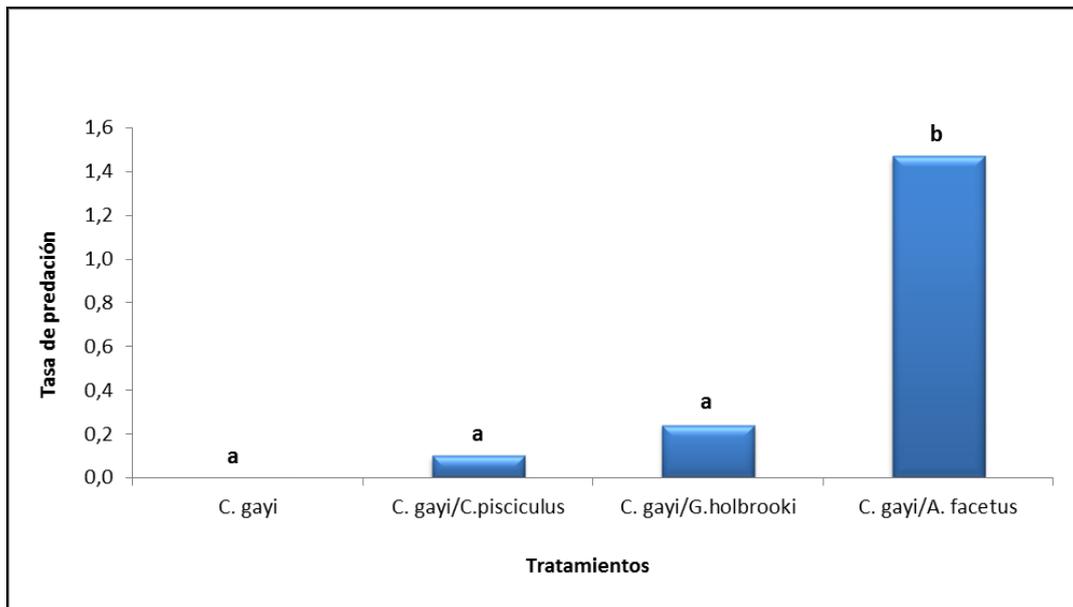
6. RESULTADOS

6.1 Evaluación del rol depredador de peces sobre estadios tempranos de anuros de Chile central en condiciones de laboratorio:

Calyptocephalella gayi:

De acuerdo a los resultados obtenidos, *A. facetus* fue la especie con mayor tasa depredadora de larvas, dando un resultado estadísticamente significativo ($F_{(3,12)} = 49,04$, $p < 0,0001$). De acuerdo al test de Tukey hubo una clara diferencia de *A. facetus* sobre todos los otros tratamientos de peces con larvas de *C. gayi*. El resto de los tratamientos no presentaron efectos significativos (Figura 4).

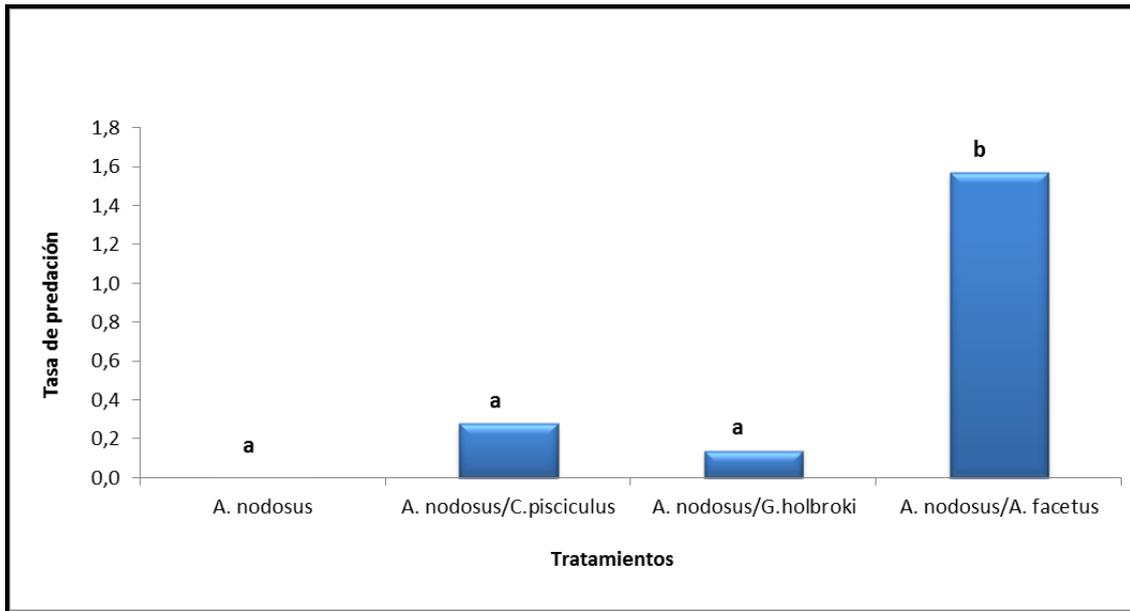
Figura 4. Peces v/s larvas de *Calyptocephalella gayi*.



Alsodes nodosus:

De acuerdo a los resultados obtenidos, *A. facetus* fue la especie con mayor tasa depredadora de larvas, dando un resultado estadísticamente significativo ($F_{(3,12)} = 44,42$, $p < 0,0001$). De acuerdo al test de Tukey hubo una clara diferencia de *A. facetus* sobre todos los otros tratamientos (Figura 5).

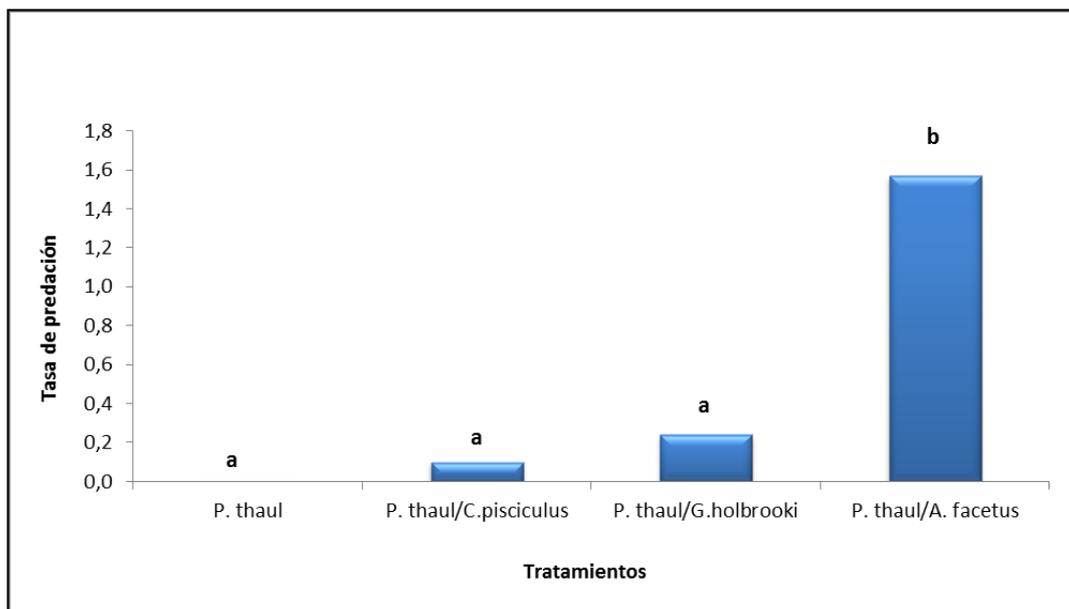
Figura 5. Peces v/s larvas de *Alsodes nodosus*.



***Pleurodema thaul*:**

De acuerdo a los resultados, *A. facetus* fue la especie con mayor tasa depredadora de larvas, dando un resultado estadísticamente significativo ($F_{(3,12)} = 73,48$, $p < 0,0001$). De acuerdo al test de Tukey hubo una clara diferencia de *A. facetus* sobre todos los otros tratamientos de peces con larvas de *P. thaul*. El resto de los tratamientos no presentaron efectos significativos sobre las larvas (Figura 6).

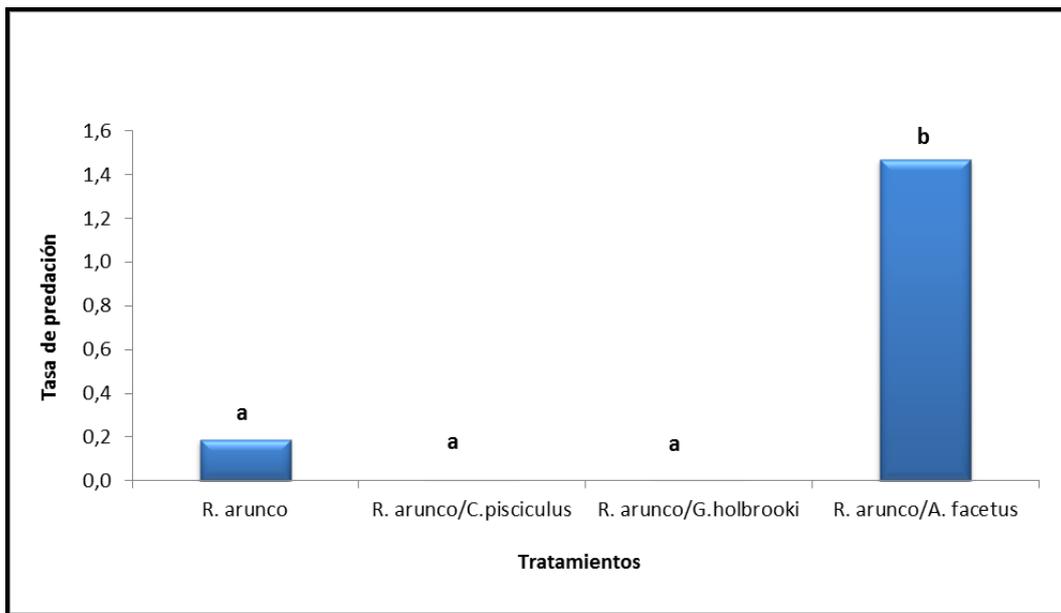
Figura 6. Peces v/s larvas de *Pleurodema thaul*.



Rhinella arunco:

De acuerdo a los resultados obtenidos, *A. facetus* fue la especie con mayor tasa depredadora de larvas, dando un resultado estadísticamente significativo ($F_{(3,12)} = 94,35$, $p < 0,0001$). De acuerdo al test de Tukey hubo una clara diferencia de *A. facetus* sobre todos los otros tratamientos de peces con larvas. El resto de los tratamientos no presentaron efectos significativos sobre las larvas (Figura 7).

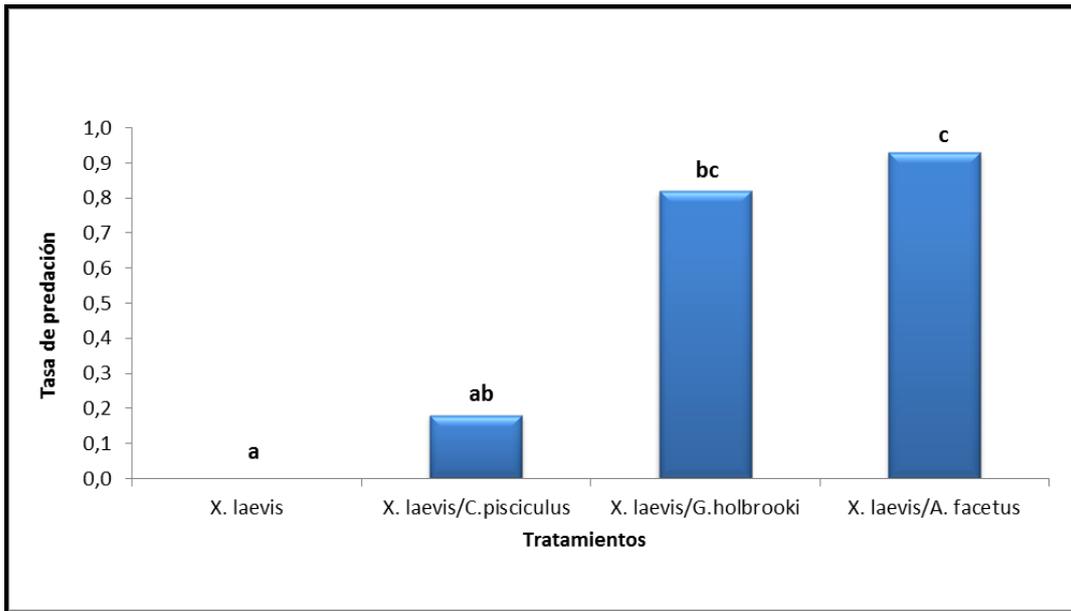
Figura 7. Peces v/s larvas de *Rhinella arunco*.



Xenopus laevis:

De acuerdo a los resultados obtenidos, *A. facetus* y *G. holbrooki*, depredaron significativamente sobre *X. laevis*, lo que indica que fueron las especies con mayor capacidad depredadora sobre las larvas ($H = 13,5$, $p < 0,003$). De acuerdo al test de Tukey hubo una clara diferencia de *A. facetus* y *G. holbrooki* sobre los otros dos tratamientos. En el caso del pez nativo *C. pisciculus*, también depredó sobre estas larvas, sin embargo, fue en menor tasa ya que no fue estadísticamente significativo del tratamiento control y el con *G. holbrooki* (Figura 8).

Figura 8. Peces v/s larvas de *Xenopus laevis*.



6.2 Detección de señales químicas por larvas de anuros en condiciones de laboratorio:

6.2.1 Uso de refugios, Flujo Gravitacional.

La tabla 1 muestra los resultados obtenidos al comparar el uso de refugios, a través del sistema de flujo gravitacional, de las larvas entre el tratamiento control y el tratamiento con señales químicas.

Tabla 1. Resultados del análisis de flujo gravitacional.

Especies de estudio	H	p-valor
Estadío larval con ciclo de desarrollo prolongado		
<i>Calyptocephalella gayi</i>	0,73	0,86
Estadío larval con ciclo de desarrollo corto		
<i>Rhinella arunco</i>	3,02	0,39

Los resultados indican que no hubo diferencias significativas entre los controles y las larvas expuestas a las señales químicas del pez depredador, tanto en la especie con ciclo de desarrollo larval prolongado (*C. gayi*), como en la de ciclo de desarrollo larval corto (*R. arunco*).

6.2.2 Sistema de detección de Movimientos:

La tabla 2, muestra los resultados obtenidos al comparar las medias de los tratamientos control y las señales químicas del pez depredador.

Tabla 2. Resultados del análisis de detección de movimiento.

Especies de estudio	H	p-valor
Estadio larval con ciclo de desarrollo prolongado		
<i>Calyptocephalella gayi</i>	0,76	0,86
Estadio larval con ciclo de desarrollo corto		
<i>Rhinella arunco</i>	0,85	0,84

Los resultados indican que no hubo diferencias significativas entre los controles y las larvas (de vida terrestre y acuáticas) expuestas a las señales químicas del pez depredador, tanto en la especie con ciclo de desarrollo larval prolongado (*C. gayi*), como en la de ciclo de desarrollo larval corto (*R. arunco*).

7. DISCUSIÓN

Alford y Richards (1999), han revisado las principales causas implicadas en la declinación de anfibios a nivel mundial, destacando que la situación en Latinoamérica ha sido poco estudiada. En Chile, el estatus de la declinación es desconocido y muchos de los factores mencionados en otras latitudes (la mayoría globales), podrían estar afectando a las especies del país. A la fecha, se ha reportado principalmente la situación del género *Rhinoderma* (Soto *et al.* 2013), donde destaca la pérdida de hábitat como una causa relevante (Díaz-Páez y Ortiz 2003). A nivel de especies exóticas, toda la atención la ha recibido la rana africana *Xenopus laevis*, pese a que no hay evidencia concreta de su impacto como depredador de anfibios en Chile (Lobos *et al.* 1999, Lobos y Measey 2002, Lobos y Jaksic 2005). Sin embargo, el rol de los peces exóticos sobre los anuros no ha sido estudiado, pese a que especies como *Gambusia holbrooki* llevan al menos 80 años en los ecosistemas acuáticos de Chile (Iriarte *et al.* 2005).

Un mecanismo de impacto que ha sido reconocido para los peces exóticos, es la depredación directa sobre huevos y larvas de anfibios (Pennak 1969, Sexton y Bizer 1978, Petranka 1983, Sexton y Phillips 1986, Webb y Joss 1997, Bull y Marx 2002, Reshetnikov 2003, Welsh *et al.* 2006). En el caso de los ensayos de depredación, no se observó una actividad depredadora significativa por parte de los peces más pequeños (tanto la especie

nativa *Cheirodon pisciculus*, como la invasora *Gambusia holbrooki*). Sin embargo, la especie introducida de mayor talla (*Austroloheros facetus*), depredó indistintamente a las larvas nativas de ciclo acuático prolongado y corto. En el primer caso, es probable que los peces tuvieran una limitante física en depredar a las larvas (en este caso, se evaluaron larvas de estadios 22 al 25 de Gosner) o bien, se ha sugerido que algunas especies, como por ejemplo, del género *Rhinella*, son capaces de desarrollar toxinas, que las hacen no palatables y que las protegen de la depredación (Formanowicz y Brodie, 1982, Skelly y Werner 1990, Anholt *et al.* 1996, Kiesecker *et al.* 1996, Jara y Perotti, 2006). En los ensayos, se pudo observar, que la *Gambusia* mordisqueó algunas colas de las larvas de *Rhinella arunco*, sin matarlas. Lo anterior, se puede deber a la presencia de bufoteninas, toxina descrita en otros representantes de la familia Bufonidae, (Flier *et al.* 1980, Lawler y Hero 1997, Crossland 1998, Crossland y Alford 1998). Distinto fue lo observado con el pez *A. facetus*, el que depredó significativamente a todas las larvas de los ensayos. En este caso, el mayor riesgo está representado por la talla de este pez, el que puede alcanzar tamaños de 22,5 cm (Ruiz *et al.* 1992), lo que destaca dentro de la fauna íctica de Chile central (Apéndice 1), donde los peces de mayor talla corresponden a especies de aguas profundas (pelágicos), mientras que esta especie, habita principalmente las zonas litorales más lenticas (pequeñas pozas con plantas acuáticas), donde la mayor parte de los anfibios desarrollan la reproducción.

De acuerdo a los ensayos, *A. facetus* se comportó como un “super depredador” de larvas de anfibios, lo que constituye un factor de alto riesgo para los anuros nativos, en especial si se considera que en el sur de Brasil, la declinación de algunas especies de anfibios, ha sido atribuida a la expansión de este pez. A la fecha, la invasión de *A. facetus* en el país, ha sido escasamente estudiada (Ruiz *et al.* 1992, Iriarte *et al.* 2005), conociéndose que su distribución abarca todo Chile central, entre el Río Limarí a Concepción, en un rango de 950 km de extensión (Ruiz *et al.* 1992, Iriarte *et al.* 2005). Por otro lado, solo en caso del ensayo con larvas del invasor *X. laevis*, se observó depredación por parte de todos los peces del estudio, siendo algo menor en el caso del pez nativo. Ello podría estar indicando una mayor palatabilidad por parte de estas larvas, una menor restricción de tamaño (las larvas utilizadas fueron de 18 a 24 mm, ya que fueron obtenidas en laboratorio) y aspectos conductuales. En este último punto, se ha descrito que las larvas de *Xenopus* suelen estar suspendidas en la parte superior de la columna de agua casi sin desplazarse, con la cabeza hacia abajo y la cola hacia arriba y se describe un movimiento tipo flameo con la punta de la cola (Lobos 2002), lo que actúa como un fuerte atrayente para los peces, a diferencia de aquellas especies que ocupan las zonas litorales poco profundas (*Rhinella*, *Pleurodema*) o bien en el fondo y entre rocas de zonas profundas (*Alsodes*, *Calyptocephalella*). En el área

de distribución nativa de este anfibio en Sudáfrica, se ha observado la desaparición de sus larvas en sitios invadidos por la *Gambusia* (*Lobos com. pers).

Otro aspecto de importancia en la relación entre peces y anfibios, es la capacidad de estos últimos en generar mecanismos defensivos antidepredadores como son la detección de señales químicas emitidas por el depredador (Woodward 1983, Kats *et al.* 1988, Kiesecker *et al.* 1996, Kiesecker y Blaustein 1997, Pearl *et al.* 2003, Mirza *et al.* 2006, Ferrari *et al.* 2008, Jara y Perotti 2009, Ferrari *et al.* 2010). Estudios realizados en otras latitudes, muestran que larvas de anfibios acuáticos que no coexisten naturalmente con depredadores, fueron capaces de desarrollar mecanismos de detección de señales químicas emitidas por sus depredadores que fueron alimentados con larvas de su propia especie (Laurilla *et al.* 1997, Chivers y Mirza 2001) o larvas que adquirieron una respuesta a nuevos depredadores al presentarles diferentes concentraciones de macerado del depredador como señal química (Ferrari *et al.* 2006, Ferrari *et al.* 2007, Ferrari *et al.* 2010). En el caso de los ensayos con especies nativas provenientes de sitios con y sin presencia de peces (*Calyptocephalella gayi* especie de ciclo completo acuático y *R. arunco* especie de ciclo mayormente terrestre), no se observó una respuesta significativa frente a la presencia de señales químicas del depredador, tanto en la búsqueda de refugios (ensayo gravitacional), como en cambios en el patrón de actividad (ensayo de movimiento). Ello podría estar evidenciando una falta de desarrollo de estos mecanismos en las especies de anuros probadas. Si bien estos ensayos no buscan identificar el tipo de sustancias químicas involucradas (ensayos de caja negra), ellos han sido ampliamente utilizados para explorar este tipo de interacciones (Petranka *et al.* 1987, Kats *et al.* 1988, Kiesecker *et al.* 1996, Ferrari *et al.* 2005, Ferrari *et al.* 2006).

La falta de respuestas a las señales químicas (al menos expresadas en la búsqueda de refugios y cambios en el patrón de movimientos) en estas especies, podría tener relación con aspectos biogeográficos de Chile. La biota nacional se ha desarrollado en un contexto de aislamiento geográfico, producto del levantamiento de la Cordillera Andina por el Este, la formación del Desierto de Atacama por el Norte, el océano Pacífico por el Oeste, los casquetes polares por el Sur y procesos orográficos como las glaciaciones del pleistoceno que tuvieron profundas implicancias en la modelación de la actual biota (Dyer 2000). Lo anterior, se traduce en una pobre fauna íctica compuesta por 44 especies (15 especies para Chile central), con un dominio de peces de pequeña talla, donde el 39% de ellas, presentan tamaños inferiores a los 20 cm de longitud (Apéndice 1) y con una baja riqueza de especies

*Lobos, G, 2007, [Comunicación personal], Universidad de Chile, Fac. Sc. Veterinarias y Pecuarias.

por cuenca (Vila *et al.* 2006). En el caso de los anfibios, también la riqueza de especies es baja, con 60 especies de acuerdo a Correa *et al.* (2011) y con un elevado número de ellas endémicas y primitivas, como es el caso de la especie acuática *C. gayi*. En este escenario de insularidad, es plausible que los anfibios no desarrollaran mecanismos defensivos de detección de depredadores, haciéndolos altamente vulnerables a la introducción de peces provenientes de ambientes altamente competitivos.

La situación de los peces exóticos en Chile es preocupante, debido a su bajo reconocimiento como causa de amenaza para los anfibios. No obstante, especies como la *Gambusia* han sido reconocidas como factor de impacto en anuros de California (Hurlbert *et al.* 1972, Gamradt y Kats 1996, Lawler *et al.* 1999). Del mismo modo, es importante considerar la presencia de otras especies de peces introducidos y no evaluados en este estudio, los que son reconocidos por su capacidad invasiva y depredadora, como es el caso de los salmoniformes (Soto *et al.* 2006, Ibarra *et al.* 2011). Actualmente, gran parte de las aguas continentales de Chile se encuentran invadidas por truchas (*Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta*), las que son reconocidas por su impacto sobre anfibios (Fellers *et al.* 1993, Bull y Marx 2002, Veloso y Núñez 2003, Bosch *et al.* 2006, Pilliod *et al.* 2010), con un fuerte incentivo estatal por su establecimiento (Iriarte *et al.* 2005, Ibarra *et al.* 2011).

La vulnerabilidad frente a peces exóticos, por parte de los anfibios nativos que fueron evaluados en este estudio, es preocupante, pues todas las especies han sido reconocidas con algún grado de amenaza (Núñez *et al.* 1997, Díaz-Páez y Ortiz 2003, Reglamento de Clasificación de Especies, Minsegespres, D.S N° 75, 2005). Dentro de ellas, destacan *C. gayi* y *Alsodes nodosus*. La primera, corresponde a una especie escasa, producto de la intensa captura con fines alimentarios, restringida a ambientes acuáticos, cada vez más polucionados en Chile central y con larvas de largo desarrollo acuático (al menos dos años) (Ceí 1962, Vidal y Labra 2008, Núñez y Garín 2010, Veloso *et al.* 2010). La segunda, corresponde a una especie de hábitos terrestres, cuando adultas, pero que presenta un largo desarrollo larval acuático (un año) (Ceí 1962, Vidal y Labra 2008, Veloso y Núñez 2010). Ambas especies suelen ocupar los lugares más profundos de los ambientes acuáticos donde viven (pozones permanentes o sectores con menor escorrentía en esteros y ríos), por lo que son altamente susceptibles a ser depredadas por especies como *A. facetus*.

Finalmente, a pesar de los escasos antecedentes del proceso de declinación de anfibios en Chile, y más aún, de sus causas, el proceso se puede evidenciar a partir del reconocimiento de que un 56% de las especies de anuros del país, presenta problemas de conservación

(Minsegres, D.S N° 75, 2005) y que recientemente, el Ministerio del Medio Ambiente comenzó a desarrollar la primera estrategia nacional de conservación para un grupo de vertebrados, siendo los anfibios su grupo focal. Por otro lado, cuando se han introducido especies por la acción humana en Chile, éstos se han extendido rápidamente por todo el país, dejando efectos nocivos sobre la flora nativa y fauna. Generalmente, estos efectos negativos causados por especies invasoras, generalmente ocurren por su capacidad de depredación sobre la fauna nativa. Por lo tanto, la presente investigación, reconoce que los peces exóticos constituyen un factor de alto riesgo para los anuros del país, en especial, dentro de un contexto de aislamiento en la evolución de estos animales. En el marco de la biología de la conservación, la situación es preocupante, debido a que estos enemigos de los anuros no habían sido reconocidos, pese a su larga data de presencia en las aguas continentales del país y su consecuente expansión y establecimiento en gran parte de los cursos y cuerpos de aguas de Chile central.

8. CONCLUSIONES

- El estudio muestra que *A. facetus*, puede ser considerado como un “super depredador” de larvas de anuros, debido a que depredó sobre todas las especies del estudio, tanto en las especies con ciclo de desarrollo larval prolongado (*C. gayi* y *A. nodosus*), como en las de ciclo de desarrollo larval corto (*R. arunco*, *P. thaul* y *X. laevis*). Por lo tanto, representa una especie de alta amenaza para Chile.
- *A. facetus* y *G. holbrooki* depredaron significativamente sobre la especie introducida *X. laevis*, sin embargo, el pez nativo *C. pisciculus*, también depredó sobre estas larvas, pero en menor grado. La explicación a lo anterior, radica en la conducta de la larva de *X. laevis*, respecto a su ubicación superficial en la columna de agua (estacionaria) y a su conducta de continuo “flameo” de su cola, lo que atrae a los peces depredadores.
- En relación a los ensayos de uso de refugio, ni *C. gayi* ni *R. arunco*, presentaron capacidad de detectar las señales químicas emitidas por la especie *A. facetus*. Por otro lado, respecto a la evidencia de un cambio en el desplazamiento, frente a la presencia de señales químicas emitidas por un depredador, ni *C. gayi* ni *R. arunco*, tuvieron la capacidad de evidenciar estas respuestas.
- En el presente estudio, se demostró a nivel de laboratorio, que existe depredación de larvas de anuros por peces exóticos en Chile central y éstas, a su vez, no

presentaron mecanismos de defensa frente a estos depredadores. La falta de capacidad en la detección de los depredadores, por parte de estas larvas, puede explicarse por el aislamiento geográfico del grupo y la baja presencia de peces nativos (baja presión selectiva). Si bien, los principales efectos se dieron frente a la presencia de *A. facetus*, cabe recordar, que éste representa a un pez de talla grande para Chile, siendo probable que otros peces invasores más pequeños, como la *Gambusia*, puedan preda sobre huevos y larvas con estadios de desarrollo más temprano.

- En Chile, el estado de conocimiento para muchas especies exóticas es desconocido. Por ello, es importante determinar la severidad del impacto real de las especies invasoras para tomar medidas correctoras, prevenir futuras invasiones y preservar el hábitat de los anfibios.

9. BIBLIOGRAFÍA

Adams, MJ., Pearl, CA., Bury, B. 2003. Indirect facilitation of an anuran invasion by non – native fishes. *Ecology Letters*. 6: 343-351.

Alford, RA., Richards, SJ. 1999. Global amphibians declines: A problem in applied ecology. *Annu. Review Ecology, Evolution and Systematics*. 30: 133-165.

Anholt, BR., Skelly, DK., Werner, EE. 1996. Factors modifying antipredator behaviour in larval toads. *Herpetologica*. 52 (3): 301- 313.

Barinaga, M. 1990. Where have all the frog-gies gone? *Science*. 247: 1033-1034.

Barros, R. 1961. La Piscicultura en Chile. *Anales de la Academia de Ciencias Naturales*. 24: 79-90.

Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, DE., Cunningham, AA., Goggin, CL., Slocombe, R., Ragan, MA., Hyatt, AD., McDonald, KR., Hines, HB., Lips, KR., Marantelli, G., Parkes, H. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forest of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 95: 9031-9036.

Bosch, J.F., Inigo, M., Garcia-Paris, M. 2001. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biological Conservation*. 97:331-337.

Bosch, J., Rincon, PA., Boyero, L., Martínez-Solano, I. 2006. Effects of introduced salmonids on a montane population of Iberian frogs. *Conservation Biology*. 20: 180–189.

Brodie, ED., Formanowicz, DR. 1987. Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica*. 43: 369-373.

Bull, EL., Marx, DB. 2002. Influence of fish and habitat on amphibian communities in high elevation lakes in northeastern Oregon. *Northwest Science*. 76: 240–248.

Case, TJ. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species – rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 87: 9610-9614.

Cei, JM. 1962. *Batracios de Chile*. Universidad de Chile. Santiago. Chile. cviii + 128 p.

Chivers, D., Mirza, R. 2001. Importance of predator diet cues in responses of larval wood frogs to fish and invertebrate predators. *Journal of Chemical Ecology*. Vol. 27, N°1.

Courtenay, WR., Moyle, PB. 1992. Crimes against biodiversity: the lasting legacy of fish introductions. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*. 57: 365–372.

Correa, C, Cisternas, J., Correa-Solís, M. 2011. Lista comentada de las especies de anfibios de Chile (Amphibia: Anura). *Boletín de Biodiversidad de Chile*. 6: 1-21.

Crossland, MR. 1998. Ontogenetic variation in toxicity of tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* to native Australian aquatic invertebrate predators. *Herpetologica*. 54: 364-369.

Crossland, MR., Alford, RA. 1998. Evaluation of toxicity of eggs, hatchlings and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura, Bufonidae) to native Australian aquatic predators. *Australian Journals of Ecology*. 23: 129-137.

De Buen, F. 1959. Los peces exóticos en las aguas dulces de Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*. 5: 103-137.

Díaz-Páez, H., Ortíz, JC. 2003. Evaluación del estado de conservación de los anfibios de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 76: 509-525.

Drost, CA., Fellers, GM. 1996. Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California Sierra Nevada, USA. *Conservation Biology*. 10: 414-425.

Dukes, JS. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*. 126: 563-568.

Dyer, B. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*. 19: 77-98.

Fellers, GM., Drost, CA. 1993. Disappearance of the cascades frog *Rana cascadae* at the southern end of its range, California, USA. *Biological Conservation*. 65:177-181.

Fellers, GM., Green, DE., Longcore, JE. 2001. Oral chytridiomycosis in the Mountain Yellow-legged Frog (*Rana muscosa*). *Copeia*. 945-953.

Ferrari, MC., Trowell, J., Brown, G., Chivers, DP. 2005. The role of learning in the development of threat sensitive predator avoidance by fathead minnows. *Animal Behavior*. 70: 777–784.

Ferrari, MC., Capitania-Kwok, T., Chivers, DP. 2006. The role of learning in the acquisition of threat-sensitive responses to predator odours. *Behavior Ecology Sociobiology*. 60: 522–527.

Ferrari, MC., Adegas, G., Messier, F., Chivers, DP. 2007. Generalization of learned predator recognition: an experimental test and framework for future studies. *The Royal Society*. 274: 1853–1859.

Ferrari, MC., Wisenden, B., Chivers, DP. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 88: 698-724.

Ferrari, MC., Messier, F., Chivers, DP. 2008. Larval amphibians learn to match antipredator response intensity to temporal patterns of risk. *Behavioral Ecology*. 19: 980–983.

Flier, J., Edwards, MW., Daley, JW., Myers, CW. 1980. Widespread occurrence in frog and toads of skin compounds interacting with the ouabain site of Na⁺, K⁺ATPase. *Science*. 208: 503-505.

Formas, JR. 1981. Adaptaciones larvarias de los anuros del bosque temperado austral de Sudamérica. *Medio Ambiente*. 5(1-2): 15-21.

Formas, JR. 1995. Anfibios. En: *Diversidad Biológica de Chile*. Comité Nacional de Diversidad Biológica, 314-325. Simonetti, M., Arroyo, K., Spotomo, A. and Lozada, E. (Eds). Santiago: CONICYT.

Formanowicz, DR., Brodie ED. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia*. 1982: 91-97.

Frost, DR., Grant, T., Faivovich, J., Bain, RH., Hass, A., Haddad, CFB., Desa, R., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, SC., Raxworthy, CJ., Campbell, JA., Blotto, BL., Moler, P., Drewes, RC., Naussbaum, RA., Lynch, JD., Green, DM., Wheeler, WC. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin American Museum of Natural History*. 370 p.

Frost, DR. 2007. Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.1 (10 October). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gamradt, SC., Kats, LB. 1996. Effect of introduced Crayfish and Mosquitofish on California Newts. *Conservation Biology*. 10 (4): 1155-1162.

Gosner, KL. 1960. A simplified, table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*. 16: 183-190.

Grebe, ME. 1988. Algunos paralelismos en los sistemas de creencia mapuche: los espíritus del agua y de la montaña. *Boletín del Museo Regional de la Araucanía*. 3: 71-78

Hanselmann, R., Rodríguez, A., Lampo, M., Fajardo-Ramos, L., Aguirre, AA., Kilpatrick, AM., Rodríguez, JP., Daszak, P. 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation*. 120: 115-119.

- Hecnar, S.J., M`Closkey, R.T. 1997.** The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation*. 79: 123-131.
- Hurlbert, S., Zedler, J and Fairbanks, D. 1972.** Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. *Science*. 175 (4022): 639-641.
- Ibarra, J, Habit, E, Barra, R., Solís, K. 2011.** Juveniles de salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*, Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la patagonia chilena. *Gayana*. 75(1): 17-25.
- Iriarte, JA., Lobos, GA., Jaksic, FM. 2005.** Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural*. 78: 143-154.
- Jara, FG., Perotti, MG. 2006.** Variación ontogenética en la palatabilidad de los renacuajos de *Bufo spinulosus papillosus*, Philippi, 1902 (anura, bufonidae). *Cuadernos de Herpetología*. 19 (2): 37–42.
- Jara, FG., Perotti, MG. 2009.** Toad tadpole responses to predator risk: Ontogenetic change between constitutive and inducible defenses. *Journal of Herpetology*. 43: 82–88.
- Kats, LB., Petranksa, JW., Sih, A. 1988.** Antipredator Defenses and the Persistence of Amphibian larvae With Fishes. *Ecology*. 69(6): 1865-1870.
- Kats, LB., Ferrer, RP. 2003.** Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distribution*. 9: 99-110.
- Kennedy, TA., Naeem, S., Howe, KM., Knops, JM., Tilman, D., Reich, P. 2002.** Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*. 417: 636-638.
- Kiesecker, JM., Chivers, D., Blaustein, A. 1996.** The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. *Animal Behaviour*. 52, 1237–1245.
- Kiesecker, JM., Blaustein, A. 1997.** Population Differences in Responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced Bullfrogs. *Ecology*. 78(6) 1752–1760.
- Kiesecker, JM., Blaustein, AR., Belden, L. 2001.** Complex causes of amphibian population declines. *Nature*. 410: 681-683.

Kupferberg, S. 1997. Bullfrog (*Rana Catesbeiana*) Invasion of a California River: The Role of Larval Competition. *Ecology*. 78(6): 1736-1751.

Laurila, A., Kujasalo, J., Ranta, E. 1997. Different anti-predator behavior in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 40:329–336.

Lawler, KL., Hero, JM. 1997. Palatability of *Bufo Marinus* tadpoles to a predatory fish decreases with development. *Wildlife Research*. 24: 327-334.

Lawler, SP., Dritz, D., Strange, T., Holyoak, M. 1999. Effects of introduced mosquitofish and bullfrog on the threatened California redlegged frog. *Conservation Biology*. 13: 613-622.

Levine, J., D'Antonio, CM. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*. 87: 15-26.

Lips, KR. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*. 12 (1): 106-117.

Lips, KR. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panama. *Conservation Biology*. 13(1): 117–125.

Lobos, G., Cattán, P., López, M. 1999. Antecedentes de la ecología trófica del sapo Africano *Xenopus laevis* en la zona central de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*. 48, 7-18.

Lobos, G. 2002. Antecedentes sobre la distribución del sapo africano *Xenopus laevis* en Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural*. 347, 3-8.

Lobos, G., Measey, GJ. 2002. Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. *Herpetological Journal* 12: 163-168.

Lobos, G., Jaksic, FM. 2005. The ongoing invasions of African clawed frogs (*Xenopus laevis*) in Chile: causes of concern. *Biodiversity and Conservation*. 14: 429-439.

Mack, RN., Simberloff, D., Lonsdale, WM., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*. 10(3): 689-710.

- Mazzoni, R., Cunningham, AA., Daszak, P., Apolo, A., Perdomo, E., Sperenza, G. 2003.** Emerging pathogen of wild amphibians in frog (*Rana castesbeiana*) farmer for internacional trade. *Emerging Infectious Diseases*. 9 (8): 995-998.
- Mera, R., Lobos, G. 2008.** Anfibios y Reptiles en el Imaginario cultural de Chile. En: *Herpetología de Chile* (Vidal, M.A. & A. Labra editoras). Science Verlag Ediciones. 31-48 p.
- Mirza, RS., Ferrari, MCO., Kiesecker, JM and Chivers DP. 2006.** Responses of American toad tadpoles to predation cues: behavioural response thresholds, threat-sensitivity and acquired predation recognition. *Behaviour*. 143, 877-889.
- Moulton, MP., Pimm, SL. 1983.** The introduced Hawaiian avifauna: biogeographic evidence for competition. *The American Naturalist*. 121: 669-690.
- Nieuwkoop, PD., Faber, J. 2001.** The stages of *Xenopus* embryonic development. Reproduced, with permission, from: *Normal Table of Xenopus laevis* (Daudin). Garland, New York and London.
- Nuñez, H., Maldonado, V., Pérez, R. 1997.** Reunión de trabajo con especialistas en herpetología para categorización de especies según estado de conservación. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*. 329: 12-19.
- Nuñez, H., Garin, C. 2010.** Estados de conservación de anfibios de Chile. Documento de trabajo. Museo Nacional de Historia Natural / Comisión Nacional del Medio Ambiente. 7p.
- Ortiz, JC., Heatwole, H. 2010.** Status of Conservation and Decline of the Amphibians of Chile.: 20-29. In: Heatwoli, H y Barrio-Amorós, C (eds.) *Amphibian Biology. Status of Decline of Amphibians, Western Hemisphere*. 9 (1) 78 pp.
- Pearl, C., Adams, M., Schuytema, G., Nebeker, A. 2003.** Behavioral Responses of Anuran Larvae to Chemical Cues of Native and Introduced Predators in the Pacific Northwestern United States. *Journal of Herpetology*, 37 (3): 572–576.
- Pennak, RW. 1969.** Colorado Semidrainage mountain lakes. *Oceanography and Limnology*. 14: 720-725.

Petranka, JW. 1983. Fish predation: a factor affecting the spatial distribution of a stream-breeding salamander. *Copeia*. 624-628.

Petranka, JW., Kats, LB., Sih, A. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behavior*. 35:420–425.

Pilliod, D., Hossack, BR., Bahls, P., Bull, E., Corn, P., Hokit, G., Maxell, B., Munger, J., Wyrick, A. 2010. Non-native salmonids affect amphibian occupancy at multiple spatial scales. *Diversity and Distributions*. 16, 959–974.

Pounds, JA. 2001. Climate and amphibian declines. *Nature*. 410: 639-640.

Pounds, JA., Bustamante, MR., Coloma, LA., Consuegra, JA., Fogden, MP., Foster, PN., La Marca, E., Masters, KL., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, SR., Sanchez-Azofeifa, GA., Still, CJ., Young, BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*. 439, 161-167.

Quiroz, CL., Pauchard, A., Cavieres, LA., Anderson, CB. 2009. Análisis cuantitativos de la investigación en invasiones biológicas en Chile: Tendencias y Desafíos. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82: 497-505.

Reed, JM., Blaustein, AR. 1995. Assessment of nondeclining amphibian populations using power analysis. *Conservation Biology*. 9 (5): 1299-1300.

Reshetnikov, AN. 2003. The introduced fish, Rotan (*Perccottus glenii*) depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish). *Hydrobiologia*. 510:83-90.

Richardson, DM., Allsopp, N., D'Antonio, CM., Milton, SJ., Rejmanek, M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Review*. 75: 65-93.

Ruiz, V, Moyano, H., Marchant, M. 1992. Aspectos biológicos del pez exótico *Cichlasoma facetum* (Jenyns, 1842) (Pisces, Cichlidae) en aguas dulces de Concepción. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*. 63.pp. 193-201.

Ruiz, V., Marchant, M. 2004. Ictiofauna de aguas continentales chilenas. Universidad de Concepción. Chile. 356 pp

Sexton, OJ., Bizer, J. 1978. Life history patterns of *Ambystoma tigrinum* in montane Colorado. *American Midland Naturalist*. 99:101-118.

Sexton, OJ., Phillips, C. 1986. A qualitative study of fish-amphibian interactions in three Missouri ponds. *Transactions of the Missouri Academy of Sciences*. 20:25-35.

Simberloff, D., Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*. 1: 21-32.

Skelly, DK., Werner, EE. 1990. Behavioral and life – historical responses of larval american toads to an odonate predator. *Ecology*. 71 (6): 2.313-2.322.

Skelly, DK. 1994. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Animal Behaviour*. 47: 465-468.

Soto-Azat, C., Valenzuela-Sánchez, A., Collen, B., Rowcliffe, JM., Veloso, A., Cunningham, A. 2013. The Population Decline and Extinction of Darwin's Frogs. *PLOS ONE*. 8 (6): e66957. doi:10.1371/journal.pone.0066957.

Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzmán, E., Lara, A. 2006. Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. *Revista Chilena de Historia Natural*. 79: 97-117.

Veloso, A., Navarro, J. 1988. Systematic list and geographic distribution of amphibians and reptiles from Chile. *Museo Regional de Ciencias Naturales*. Torino 6:481-540.

Veloso, A., Formas, R., Gerson, H. 2010. *Calyptocephalella gayi*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 September 2013.

Veloso, A., Nuñez, H. 2010. *Alsodes nodosus*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 September 2013.

Vidal. 2008. Conceptos Generales de la Biogeografía. Vidal, MA y Labra, A. en *Herpetología de Chile*. Science Verlag. Chile. 593 pp.

Vila, I., Pardo, R., Dyer, B., Habit, E. 2006. Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. En: Vila, I., Veloso, A., Schlatter, R. y Ramírez, C (eds). Macrófitas y Vertebrados de los sistemas límnicos de Chile: 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 190 pp.

Wassersug, RJ. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *American Midland Naturalist*. 86: 101-109.

Webb, CE., Joss. J. 1997. Does predation by the fish *Gambusia holbrooki* (Atheriniformes: Poeciliidae) contribute to declining frog populations?. *Australian Zoologist*. 30:316-324.

Welsh HH., K.L. Pope, JL., Boiano, D. 2006. Sub-alpine amphibian distributions related to species palatability to non-native salmonids in the Klamath mountains of northern California. *Diversity and Distributions*. 12:298-309.

Weldon, C., Du Preez, LH., Hyatt, AD., Muller, R., Speare, R. 2004. Origin of the amphibian Chytrid fungus. *Emerging Infectious Diseases*. 10(12): 2100-2105.

Whiles, MR., Lips, KR., Pringle, CM., Kilham, SS., Bixby, RJ., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, JC., Hunte-Brown, M., Huryn, AD., Montgomery, C., Peterson, S. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 1: 27-34.

Woodward, BD. 1983. Predatory-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*. 64:1549-1555.

Apéndice 1

Tabla resumen del tamaño máximo encontrado en los peces de agua dulce en Chile central.

Nombre común	Nombre científico	Tamaño máximo	Distribución	Hábitat o comportamiento	Alimentación
Lamprea de agua dulce	<i>Mordacia lapicida</i>	35 cm	Valparaíso a Tierra del Fuego	Anádroma y de hábitos demersales (profundidad)	Sin información
Bagrecito	<i>Trichomycterus areolatus</i>	6 cm	Huasco a la Patagonia	De aguas continentales y hábitos demersales	Quironómidos, Plecópteros y Efemenópteros
Puye	<i>Galaxias maculatus</i>	16 cm	Santiago a Tierra del Fuego	Amfidromos de hábitos pelágicos, amplia variedad de hábitat	Quironómidos, Tricópteros, Coleópteros, y Copépodos, huevos y larvas de peces
Pejerrey chileno	<i>Basilichthys australis</i>	30 cm	Río Maipo a Chiloé	Hábitos pelágicos (poca profundidad)	Larvas de Quironómidos y Tricópteros
Pejerrey Cauque del norte	<i>Odontesthes (Cauque) brevianalis</i>	s/l	La Serena a Chiloé	Hábitos pelágicos (poca profundidad)	
Perca Trucha criolla	<i>Percichthys trucha</i>	48 cm	Río Aconcagua a Tierra del Fuego	Hábitos demersales (profundidad)	Los de mayor tamaño, se alimentan de Aegla de agua dulce y peces
Trucha negra, Trucha criolla	<i>Percichthys melanops</i>	24 cm	Desde Santiago a Concepción	Hábitos pelágicos (poca profundidad), cerca de la orilla y con vegetación acuática	Larvas de plecoptera, ephemeroptera, Chironomidae y Coleoptera.
Carmelita	<i>Percilia gillissi</i>	10 cm	Río Aconcagua al Lago Llanquihue	Hábitos demersales (profundidad)	Quironómidos, Plecópteros y Efemenópteros
Pocha	<i>Cheirodon pisciculus</i>	7 cm	Río Huasco al Río Maipo	Hábitos pelágicos (poca profundidad), cerca de la orilla y con vegetación acuática	Microcrustáceos e insectos
Tollo de agua dulce (bagre)	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	30 cm	Desde la VI Región a la IX	Ríos correntosos de alto caudal	Aegla, Chironomidae, Plecoptera, Culicidae y Ephemeroptera.
Tollo de agua dulce (bagre)	<i>Diplomystes chilensis</i>	20 cm	Río Maipo a Río Rapel	En fondos rocosos y fangos, con abundante materia orgánica.	Crustáceos, insectos y anélidos
Bagre grande	<i>Nematogenys inermis</i>	21 cm	Desde la V a la IX Región	Juveniles de hábitos pelágicos (poca profundidad) y adultos en pozones dentro del río.	Hemiptera, seguido en importancia por Amphipoda y Diptera (chironomidae).
Puye	<i>Brachygalaxias bullocki</i>	Sin información	Región del Maule a la Región de Los Lagos	Pequeños esteros, típicos del bosque nativo (lechos de hojas y ramas en descomposición)	Larvas de insectos, Chironomidos, Amphipodos, Copépodos y Cladoceros
Cauque, Pejerrey del maule	<i>Cauque mauleanum</i>	30 cm	Valparaíso a Puerto Montt	Hábitos pelágicos (poca profundidad)	Larvas de insectos acuáticos, Anélidos, Crustáceos y huevos de peces
Pirihuelo	<i>Odontesthes debueni</i>	18 cm	Desd La Serena a Puerto Montt	peces bentopelágicos de aguas temperadas	Sin información

