

LA INTRODUCCION DE *BUFOMARINUS* EN AUSTRALIA: PATRONES, CONSECUENCIAS Y PERSPECTIVAS DE CONTROL

THE INTRODUCTION OF *BUFOMARINUS* IN AUSTRALIA: PATTERNS, CONSEQUENCES AND PERSPECTIVES OF CONTROL

Margarita Lampo

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Apartado 21827, Caracas
1020-A, Venezuela. E-mail: mlampo@oikos.ivic.ve

RESUMEN

Originario del Neotrópico, el sapo común o *Bufo marinus*, abarca hoy 4 de las 6 regiones zoogeográficas de la Tierra, como resultado de introducciones deliberadas, en algunos casos, y accidentales, en otros. En Australia, en donde fue introducida en 1935, alcanza hoy densidades mucho mayores que las reportadas en sus lugares de origen. Aún cuando no se ha demostrado si esta especie ejerce algún impacto significativo sobre la fauna autóctona Australiana, su enorme éxito reproductivo y gran capacidad de dispersión representan una potencial amenaza para algunas especies nativas. Este artículo resume gran parte de los resultados obtenidos de un programa de investigación para el diseño de estrategias de control para *B. marinus* en Australia, en el que participaron Australia, Brasil y Venezuela. Estimaciones de algunos de los parámetros demográficos de esta especie en poblaciones en ambos continentes, y resultados obtenidos de un modelo matemático sugirieron que aumentar la mortalidad del estadio adulto es la estrategia más eficiente para reducir significativamente las densidades de *B. marinus* en Australia. Como potenciales agentes de control, se aislaron virus del género *Ranavirus* de sapos provenientes de Venezuela. Sin embargo, la presencia de anticuerpos de *Ranavirus* en ejemplares Australianos sugiere que este virus pudiera estar presente ya en Australia sin efectos aparentes sobre las poblaciones de sapos. No obstante, la reciente detección de dos linajes bien diferenciados de esta especie, y el hecho de que los virus aislados provienen de ejemplares de un solo linaje, abre la posibilidad de la existencia de otros patógenos en el otro linaje, a los cuales las poblaciones Australianas no han sido expuestas.

ABSTRACT

Originated in the Neotropics, the common toad *Bufo marinus* is present today in 4 of the 6 zoogeographic regions of the World, as the result of deliberated introductions, in some cases, and accidental, in others. In Australia, where it was introduced in 1935, its densities are today substantially higher than those reported in their places of origin. Although no conclusive evidence exists yet that demonstrates the impact of these toads over the Australian fauna, their reproductive success and great dispersion capacity pose a potential threaten to some native species. This article reviews the results of a research program conducted between Australia, Brazil and Venezuela for the control of this bufonid in Australia. Demographic parameter estimates of populations from continents and the results of a mathematical model suggested that the most effective strategy to reduce toads densities in Australia, is that aimed towards an increase in the mortality of the adult stage. As potential control agents, viruses belonging to the *Ranavirus* genus were isolated from Venezuelan specimens. The detection of sera-positive reactions against *Ranavirus* from Australian toads, however, suggests that these viruses may be already present in this continent with no apparent effect over *B. marinus* populations. Nevertheless, the possibility that *Bufo marinus* includes two different lineages, and the fact that all isolated viruses came from only one lineage, opens the possibility of the existence of other pathogens in the other lineage, to which Australian toads have not been exposed.

Palabras clave: Anuros, *Bufo marinus*, Bufonidae, control biológico, especies introducidas, modelos matemáticos, sapo común.

Keywords: Anurans, *Bufo marinus*, Bufonidae, biological control, exotic species, mathematical models, common toad.

INTRODUCCIÓN

La introducción de especies exóticas en diferentes regiones representa una de las actividades humanas con mayor impacto sobre la biodiversidad (Glowka *et al.*, 1996). La homogeneización biótica de la biosfera ha sido una de las consecuencias más drásticas de la ruptura de las barreras biológicas que históricamente han mantenido la idiosincrasia de la flora y fauna en cada una de las regiones (Mooney y Hobbs, 2000). Muchas especies tienen hoy una distribución que abarca prácticamente todas las regiones de la Tierra, como resultado de introducciones deliberadas o accidentales. En algunos casos, estas especies exóticas han devastado la biota endémica de ciertas regiones (Elton, 1958; Usher, 1986; Savidge, 1987; Vitousek *et al.*, 1997; Kaiser 1999; Stone, 1999). No obstante, el intercambio de especies tiende a aumentar cada día, como resultado del proceso de globalización.

El sapo *Bufo marinus*, es una de estas especies cuya distribución actual abarca 4 (Neotropical, Neoártica, Oriental y Australo-Papua) de las 6 regiones zoogeográficas de la Tierra (Duellman, 1999; Easteal, 1981), como resultado, en parte, de introducciones sucesivas. Originaria del Neotrópico, *B. marinus* fue introducida deliberadamente, en los últimos 200 años, a casi todas las islas del Caribe, a algunas regiones de los Estados Unidos, a la mayor parte de las islas del Pacífico, y a Australia (Easteal, 1981). La introducción y posterior establecimiento de *B. marinus* en Australia ha sido una de las invasiones de anfibios mejor documentada. Para controlar dos coleópteros plagas en caña de azúcar, *Dermolepida albobirtum* y *Lepidiota frenchi*, la industria cañicultora importó 102 individuos provenientes de Hawaii, que posteriormente fueron liberados en el norte de Australia (Easteal, 1981). Irónicamente, *B. marinus* no sólo fracasó como agente de control para estas plagas, sino que hoy es objeto de un programa de control, debido a que es percibida como una amenaza para varias especies Australianas.

En la necesidad de evaluar los posibles riesgos que representa *B. marinus* en Australia, y la factibilidad de minimizar su impacto sobre la fauna Australiana, durante los años 80 se inició un programa de investigación cuyo objetivo era generar datos empíricos sobre parámetros demográficos, historias de vida, dieta, tasas

metabólicas, patógenos asociados y genética de *B. marinus*. Estos datos servirían de base para el control biológico de esta especie. Este programa fue financiado principalmente por el *Commonwealth for Scientific and Industrial Research Organization* (CSIRO) de Australia, y en él participaron equipos de investigación en Australia, Brasil y Venezuela.

Este artículo recaba buena parte de los resultados de este programa, con especial énfasis en un modelo formulado por Lampo y De Leo (1998) y su utilidad en el diseño de estrategias de control de *B. marinus* en Australia.

Establecimiento de *Bufo marinus* en Australia

Bufo marinus llega a Australia en junio de 1935 representada por 51 hembras y 51 machos provenientes de los suburbios de Honolulu, Hawaii, en donde esta especie fue introducida 3 años antes (Easteal, 1981). Estos adultos se reprodujeron en cautiverio para luego ser liberados en cultivos de caña de azúcar a través del Estado de Queensland, Australia. Las poblaciones iniciales crecieron hasta alcanzar densidades por encima de los 2000 individuos por hectárea durante los primeros 20 años, después de los cuales tendieron a disminuir significativamente (Freeland, 1986). No obstante, 60 años después de esta liberación, las poblaciones de *B. marinus* en Australia muestran densidades mucho mayores que las reportadas en los lugares de origen (Fig. 1). Estimaciones basadas en experimentos de marcaje y recaptura indican que la media del número de adultos por unidad de área en Australia es un orden de magnitud mayor que la reportada para 9 localidades en Venezuela y Brasil (Lampo y Bayliss, 1991; M. P. Cohen y R. A. Alford, datos no publicados).

Impacto de *Bufo marinus* sobre la fauna Australiana.

Muchas especies introducidas tienen efectos adversos sobre especies nativas. No obstante, la evidencia en este sentido es generalmente cualitativa y hasta anecdótica. En el caso de *B. marinus*, se diseñaron ensayos cuyo objetivo era evaluar el impacto potencial de *B. marinus* sobre especies autóctonas, pero los resultados no son aún concluyentes.

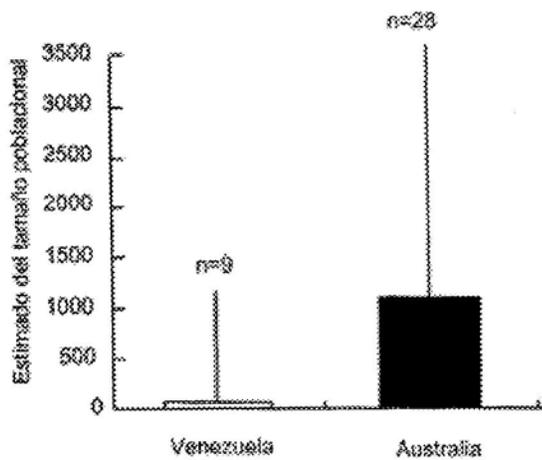


Figura 1. Comparación entre Australia y Sur América de las densidades de adultos estimadas en base a modelos de captura-recaptura sobre transectas de 100 m. Datos provenientes de Lampo y Bayliss (1996).

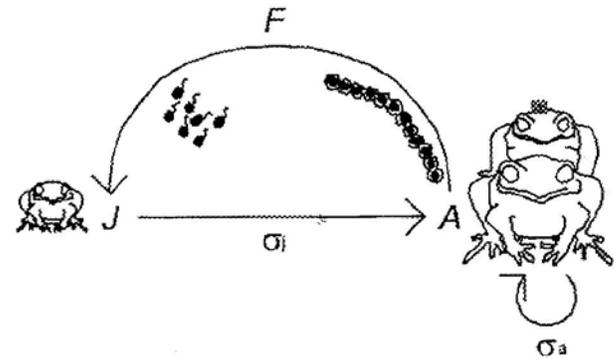


Figura 2. Ciclo de vida de *Bufo marinus*. F representa la tasa de reclutamiento de los juveniles J ; σ_j integra la supervivencia durante el estadio juvenil y los adultos, A , durante su primer año, y σ_a la supervivencia de los adultos después del primer año de vida. Las transiciones corresponden a 1 año (adaptado de Lampo y De Leo, 1998).

Ensayos conducidos en tanques experimentales indicaron que *B. marinus* es capaz de deprimir las tasas de crecimiento y la supervivencia de las larvas de algunas especies de anuros nativos (Williamson, 1999). Se demostró también, bajo las mismas condiciones, que la presencia de larvas de *B. marinus* puede alterar la estructura de las comunidades de anuros nativos, disminuyendo la supervivencia de algunas especies y favoreciendo a otras (Crossland, 2000). No obstante, censos llevados a cabo en 30 sitios de reproducción en el norte de Australia mostraron un solapamiento mínimo entre la distribución de los estadios larvales de *B. marinus* y la de especies nativas (Williamson, 1999). No está claro si esta segregación ocurre por exclusión o por diferencias en las preferencias de *B. marinus* y especies nativas. Aún cuando los datos existente no han demostrado un impacto sobre las especies nativas, el éxito reproductivo y la capacidad de dispersión de esta especie en Australia son motivo de preocupación.

El Problema

Dos preguntas fundamentales motivaron el programa de investigación: 1) ¿Por qué *B. marinus* alcanza densidades significativamente mayores en Australia que en su región de origen? y 2) ¿Cómo reducir las densidades de esta especie a niveles, al menos, comparables con los observados en su distribución natural, a fin de minimizar su impacto sobre la fauna nativa de Australia? En relación a la primera pregunta, se han formulado varias hipótesis para explicar el por qué de las explosiones demográficas que experimentan las poblaciones de algunas especies, al ser introducidas a un nuevo hábitat: i) la especie introducida encuentra recursos disponibles que no son utilizados por las especies nativas, ii) la tasa reproductiva de la especie introducida se ve favorecida en el nuevo hábitat debido a la ausencia de algunos competidores y a la presencia de presas que no han desarrollado estrategias antidepredación específicas para la es-

pecie introducida, iii) la depredación sobre la especie introducida pudiera ser menor debido a que los depredadores pudieran no reconocer a esta especie como una posible presa y iv) la fauna patogénica asociada a la especie introducida pudiera quedar reducida debido a que algunos de los patógenos son dejados atrás en el proceso de introducción.

Es posible establecer diferencias entre continentes, y ese justamente constituyó el primer paso para contestar la primera pregunta. No obstante, el impacto de cada una de las diferencias detectadas entre continentes sobre las densidades de *B. marinus* difícilmente pueden evaluarse sin la implementación de modelos cuantitativos que permitan determinar como las posibles alteraciones en los componentes de la supervivencia y la fecundidad de *B. marinus* inciden sobre su dinámica poblacional. El segundo paso para abordar la primera pregunta consistió en la formulación de un modelo matemático que nos permitiera cuantificar las contribuciones individuales de cada uno de los parámetros poblacionales sobre las densidades de adultos. Un análisis de sensibilidad de las densidades de adultos sobre intervalos de variación de los parámetros que determinan la supervivencia en cada estadio y fecundidad de *B. marinus* también permitió identificar aquellas etapas dentro del ciclo de vida de esta especie más vulnerables a control.

EL MODELO

Con base en datos empíricos disponibles, Lampo y De Leo (1998) construyeron un modelo matricial simple que separa las diferentes fuentes de mortalidad para el estadio inmaduro (huevos, renacuajos y juveniles) y el reproductivo (adulto). La Fig. 2 muestra una representación esquemática del modelo. Los adultos (≥ 2 años de edad) y juveniles (1 año de edad) son cuantificados al final de la estación seca, justo antes de iniciarse la época de reproducción. La transición $A \rightarrow J$, describe la reproducción y supervivencia de los estadios larvales y juveniles durante su primer año de vida. La transición $J \rightarrow A$, describe la supervivencia del estadio juvenil (pre-reproductivo) durante el segundo año de vida. La transición $A \rightarrow A$, describe la supervivencia de los adultos después de su segundo año de vida. La dinámica del sistema está descrita por la siguiente ecuación:

$$N_{t+1} = M_n N_t \quad (1)$$

en donde t es medido en años,

$$M_n = \begin{pmatrix} 0 & F \\ \sigma_j & \sigma_a \end{pmatrix} \text{ and } N_t = \begin{pmatrix} J \\ A \end{pmatrix}_t \quad (2)$$

σ_j y σ_a , son las supervivencias anuales en el estadio juvenil y adulto, respectivamente, y F , el producto de la fertilidad de las hembras adultas y la supervivencia desde huevo hasta el estadio juvenil (Fig. 2).

Los parámetros utilizados fueron obtenidos de diferentes fuentes (Tabla 1). Lampo y De Leo (1998) describen en detalle cómo se estimaron cada uno de estos parámetros.

Debido a que existe evidencia que sugiere que la supervivencia de los renacuajos esta sujeta a mortalidad densodependiente, se utilizó la siguiente ecuación monotónica:

$$\sigma_t(T) = \frac{\sigma_{t\max}}{(1+dT)} \quad (3)$$

en donde $\sigma_{t\max}$ representa la supervivencia máxima de los renacuajos y d es una medida de la intensidad de la competencia intraespecífica durante este estadio. Suponiendo una proporción de sexos de 1:1, se definió el éxito reproductivo como:

$$F(T) = \frac{1}{2} \phi \sigma_e \sigma_t(T) \sigma_m$$

en donde

$$T = \frac{1}{2} \phi \sigma_e A$$

Por tanto, F puede ser expresado como función de la densidad de adultos:

$$F(A) = \frac{1}{2} \phi \sigma_e \frac{\sigma_{t\max}}{(1+d \frac{1}{2} \phi \sigma_e A)} \sigma_m$$

Tabla 1. Parámetros poblacionales de *Bufo marinus*

Parametro poblacional	Estimado Promedio	Intervalo de variación	Localidad	Fuente
Tamaño de la camada (ϕ)	15000	7500 - 20000	Australia	Hearnden (1991) Alford et al. (1995)
	19472	3200 - 84000	Venezuela	Lampo & Medialdea (1996)
Super. de huevos (σ_e)	71.8%	68.8 - 73.8 %	<i>in situ</i> Australia	Hearnden (1991)
Super. de metamorfos	5 %		<i>in situ</i> Brasil	Bayliss (1994)
	1.2 - 17.6 %		<i>in situ</i> Australia	Cohen & Alford (1993)
Super. estado juvenil (σ_j)	2 %	1 - 5 %	<i>in situ</i> Brasil	Bayliss (1994)
	3 - 7 %		Australia *	
Super. anual de adultos (σ_a)	15 - 46 %		<i>in situ</i> Brasil y Venezuela	Bayliss (1994) M. Lampo (unpubl.)
	30 - 70 %		<i>in situ</i> Australia	Alford et al. (1995)

nota: la supervivencia de los renacuajos está sujeta a efectos densodependientes (ver texto)

* Se supuso que la supervivencia del estadio juvenil en Australia era 10% de la supervivencia del adulto (ver texto)

Para probar si las predicciones del modelo son consistentes con los datos empíricos existentes, se estimaron las densidades de adultos y las supervivencias de los renacuajos en el equilibrio para valores de parámetros como los estimados en Australia y en Suramérica. Las densidades de equilibrio fueron calculadas haciendo $N_{t+1} = N_t = \hat{N}$ en la Ec. 1. Las expresiones analíticas para las densidades del equilibrio no trivial de los adultos, \hat{A} y juveniles, \hat{J} están dadas por:

$$\hat{A} = \frac{1}{d} \left[\frac{\sigma_{t\max} \sigma_m \sigma_j}{(1 - \sigma_a)} - \frac{2}{\phi \sigma_e} \right] \quad (4)$$

y

$$\hat{J} = \frac{1}{d} \left[\frac{\sigma_{t\max} \sigma_m \sigma_j}{(1 - \sigma_a)} - \frac{2}{\phi \sigma_e} \right] \frac{(1 - \sigma_a)}{\sigma_j} \quad (5)$$

La supervivencia de los renacuajos en el equilibrio, $\hat{\sigma}_t$ se calculó sustituyendo la ecuación 4 y 5 en la Ec. 3:

$$\hat{\sigma}_t = \frac{2}{\phi \sigma_e \sigma_m} \left[\frac{(1 - \sigma_a)}{\sigma_j} \right] \quad (6)$$

Las Ecs. 4 y 5 indican que existe un equilibrio no trivial si y solo si:

$$R_0 = \frac{\sigma_e \sigma_{t\max} \sigma_m \sigma_j \phi}{2(1 - \sigma_a)} > 1 \quad (7)$$

en donde R_0 es el número básico reproductivo. Es decir, existe un equilibrio no trivial siempre y cuando el número de hembras producidas por una hembra adulta durante su vida y en la ausencia de limitaciones densodependientes es mayor que la unidad. Se exploró la estabilidad del equilibrio mediante un análisis clásico de estabilidad local para sistemas no-lineales (Beddington, 1974; Caswell, 2001) según describo en el apéndice de Lampo y De Leo (1998). La expresión analítica que describe las condiciones de estabilidad local (Ec. A3 en Lampo y De Leo, 1998), son idénticas de aquellas que definen la existencia de un equilibrio no trivial (Ec. 7). Por tanto, cuando el equilibrio existe ($R_0 > 1$), este es siempre estable.

Se derivó un factor de corrección de escala para comparar el número de adultos por litro de agua predichos por el modelo con el número de adultos observados en 100 m de orilla mediante estimaciones del número de litros de agua disponible para los renacuajos en esta distancia (Lampo y De Leo, 1998). Aún cuando este factor pudiera representar una fuente error, ésta sería consistente para ambos continentes, y no contribuiría a las diferencias entre continentes.

El análisis de sensibilidad se llevó a cabo variando cada parámetro por separado (Caswell, 2001). Para este análisis se escogió el valor máximo reportado para Suramérica como referencia, ya que este representa las condiciones más favorables en su hábitat de origen. Este conjunto de valores se utilizó como línea de base para identificar cuáles de los parámetros deben incrementarse para obtener densidades tan altas como las reportadas en Australia. Así, identificamos cuáles de estos parámetros pudieran, al variar, generar densidades comparables con las reportadas en Australia.

Predicciones del modelo

Para los parámetros utilizados (Tabla 1), el modelo predijo diferencias entre Australia y Sur América de un orden de magnitud. Para Sur América, la densidad máxima predicha fue de 127 adultos/100 m de orilla, mientras que para Australia ésta fue de 1245 adultos/100 m de orilla. Estas densidades estuvieron dentro de los intervalos de densidades reportadas para cada continente (Fig. 1). Los análisis de sensibilidad indicaron que las densidades de adultos en el equilibrio fueron muy poco sensibles a variaciones pequeñas en las fecundidades y en la supervivencia de huevos, dentro del intervalo de variación natural de estos parámetros reportado para ambos continentes. Sólo diferencias en las supervivencias post-larvales se traducen en diferencias significativas en las densidades de adultos. Por otra parte, las diferencias en las supervivencias de adultos reportadas entre continentes no son suficientes para explicar el límite superior del intervalo de variación de las densidades de adultos en Australia. Es probable que diferencias en supervivencias en otros

estadios post-larvales también contribuyan en este sentido.

Con base en estos resultados, Lampo y De Leo (1998), concluyeron que dos características del ciclo de vida de *B. marinus* parecen ejercer un impacto significativo sobre las densidades de adultos en el equilibrio. La primera, es un alto reclutamiento de renacuajos acompañado de mecanismos densodependientes que regulan el número de individuos que alcanzan la metamorfosis. Esta combinación de parámetros evitan que las variaciones en la fertilidad de las hembras y la supervivencia de los huevos tengan efectos significativos sobre las densidades de adultos. Es decir, sólo las variaciones en las supervivencias post-metamórficas contribuyen sustancialmente a cambios en las densidades de adultos. Existen datos empíricos que sustentan la existencia de mecanismos densodependientes no solo en la supervivencia sino también en las tasas de crecimiento de *Bufo marinus* (Hearnden, 1991). Este último efecto pudiera tener consecuencias sobre los resultados del modelo si los efectos densodependientes se tradujeran en adultos de menor talla y la supervivencia del adulto dependiera significativamente de su talla. Sin embargo, no existen datos cuantitativos a este respecto.

Segundo, una alta expectativa de vida de los adultos determina que las densidades de sapos sean altamente sensibles a variaciones en la supervivencia de este estadio en particular (Fig. 2). Debido a que los adultos tienden a sobrevivir más allá del primer año, las generaciones se sobreponen, y los adultos se acumulan con pequeños aumentos en la supervivencia en este estadio. Algunos estimados de supervivencia de adultos basados en datos de captura y recaptura sugieren que la expectativa de vida promedio de un sapo adulto en Sur América es de un poco más de un año mientras que en Australia esta expectativa es de aproximadamente 3 años. Como resultado de esta diferencia, los adultos tienden a acumularse más rápidamente en Australia que en Sur América.

Fuentes de mortalidad de adultos

Bayliss (1994), encontró que existe una correlación inversa entre las tasas de depredación y la

supervivencia de adultos de *B. marinus* en Brasil. Aunque no está claro cuáles son los depredadores más importantes de estos sapos, existe información anecdótica que sugiere que algunos pequeños vertebrados y reptiles pueden utilizar como presa a los estadios juveniles y adultos de esta especie. También se observa frecuentemente aves comiendo a los pequeños sapos, al momento de abandonar el agua para establecerse en la tierra. Por otra parte, en Sur América *B. marinus* alberga parásitos y patógenos que pudieran comprometer las condiciones fisiológicas de los adultos haciéndolos más vulnerables a la deshidratación o la depredación. Aunque alguno de estos patógenos están presentes en Australia, otros parecen haber sido dejados atrás en el proceso de introducción. Este es el caso de las garrapatas. En Sur América, los adultos están frecuentemente parasitados por garrapatas de dos especies del género *Amblyomma* (Lampo y Bayliss, 1996b). A pesar de que estos ectoparásitos son conspicuos en esta especie, no existe ningún registro de garrapata en sapos en Australia. Más aún, se ha demostrado que las garrapatas pudieran tener un impacto significativo en la relación peso tamaño y la supervivencia de los adultos en Sur América (Lampo y Bayliss, 1996b).

Implicaciones del modelo sobre el diseño de estrategias de control en Australia

Las diferencias en sensibilidad que mostraron las densidades de adultos a las variaciones de los diferentes parámetros del modelo tienen implicaciones importantes en el diseño de estrategias de control biológico. *Bufo marinus* es un especie invasora tanto en sus sitios de origen (Zug y Zug, 1979; Lampo y Bayliss, 1991) como en aquellos en los cuales ha sido introducida (Zug *et al.*, 1975; Cohen y Alford, 1993). Esta característica se debe principalmente a su enorme fecundidad y una gran plasticidad que le permite reproducirse en ambientes poco predecibles (Hearnden, 1991; Lampo y Medialdea, 1996).

No obstante, aún cuando le garantiza el éxito como invasora, esta gran fecundidad tiene muy poco efecto sobre las densidades de adultos. Los aumentos en fecundidad son contrarrestados mediante mecanismos densodependientes en los estadios larvales. No es sorprendente, entonces,

que las densidades de adultos sean menores en Sur América, aún cuando las fecundidades son aparentemente mayores en ese continente. Por tal razón cualquier estrategia de control dirigida hacia una reducción en la fecundidad de esta especie está destinada a fracasar. Debido a que las densidades de adultos son más sensibles a variaciones en las supervivencias de los estadios post-larvales, especialmente la de los adultos, es probable que una estrategia orientada hacia un aumento en la mortalidad de los adultos sea la más eficiente para reducir significativamente las densidades de *B. marinus* en Australia.

Control Biológico de *Bufo marinus* en Australia

Como primer paso para evaluar posibles agentes de control para *B. marinus* en Australia, se aislaron virus del género *Ranavirus* (Familia Iridoviridae) en adultos provenientes de Venezuela y Brasil (Zupanovic *et al.*, 1998b). Hasta el momento, se desconoce si estos virus tiene algún impacto sobre *B. marinus* provenientes de Australia.

Aún cuando no se ha podido aislar ningún virus de *B. marinus* en Australia, se han detectado anticuerpos de *Ranavirus* en estos bufónides a lo ancho de toda su distribución geográfica (Zupanovic *et al.*, 1998a). Esto sugiere que los virus aislados en Venezuela pudieran estar ya presentes en Australia sin efectos aparentes sobre sus poblaciones.

No obstante, el reciente descubrimiento de diferencias genéticas sustanciales entre ejemplares provenientes del este y el oeste de la cordillera Andina abre una nueva posibilidad en la búsqueda de agentes controladores para *B. marinus* en Australia (Slade y Moritz, 1998). Estos autores encontraron que las poblaciones de *B. marinus* establecidas en Australia son genéticamente más parecidas a las poblaciones al este de los Andes que a las del oeste.

Los parásitos y patógenos tienden a ser más virulentos en poblaciones (o especies) sin previa exposición, que en aquellas con las cuales han coevolucionado hasta alcanzar niveles medios de virulencia. Dado que los virus hasta ahora aislados en Sur América provienen del linaje al este de la

cordillera Andina, es posible que existan patógenos en el linaje al oeste a los cuales las poblaciones en Australia no han tenido previa exposición y, por tanto, pudieran tener un mayor nivel de patogenicidad.

Por otra parte, la posibilidad de que las garrapatas pudieran jugar un papel importante en el mantenimiento de las densidades de adultos por debajo de ciertos límites en Sur América (Lampo y Bayliss, 1996) sugeriría la posibilidad de que estos artrópodos pudieran ser utilizados como agentes controladores en Australia. No obstante, con base en datos isoenzimáticos, se determinó que *A. dissimile* y *A. rotundatum* utilizan también algunas especies de reptiles como hospederos alternativos (Lampo *et al.*, 1997; Lampo *et al.*, 1998). Por tanto, su introducción en Australia también podría tener consecuencias impredecibles sobre especies autóctonas de reptiles.

CONCLUSIONES

Uno de los retos más grandes para la conservación de la biodiversidad en una era marcada por la globalización es el de predecir los posibles resultados del intercambio de especies entre diferentes regiones geográficas. La introducción de una especie en un nueva localidad puede tener como resultado: 1) que la especie no logre establecerse, 2) que se establezca en poblaciones permanentes parecidas a las de sus lugares de origen, o 3) que alcance densidades mucho mayores que en su sitio de origen y se convierta en plaga o amenaza para otras especies, como lo es el caso de *B. marinus*.

Para *B. marinus* no sólo existe una buena documentación de la historia de las introducciones, sino también innumerables datos provenientes tanto de los sitios de introducción como los de origen. Si bien se han detectado una serie de diferencias entre continentes en parámetros que describen la historia de vida de esta especie, y el modelo matemático sugiere que las diferencias en densidades observadas pueden, al menos en teoría, ser explicadas por las diferencias en la supervivencia de los estadios post larvales, todavía no existe información suficiente que permita la identificación de un factor o conjunto de factores responsables por las diferencias en densidades registradas entre continentes. Es decir, aún no podemos explicar a posteriori por qué *B. marinus* alcanza densidades mucho mayores en Australia que en su lugar de introducción.

Este ejemplo ilustra las enormes dificultades inherentes a la evaluación de los programas de introducción aún cuando, en el caso de *B. marinus*, esta se ha llevado a cabo a posteriori. En aquellos casos en los cuales se requiere evaluar a priori los posibles resultados de una introducción para así ponderar los riesgos y beneficios asociados a ella, el grado de dificultad del problema es sustancialmente mayor. En todo caso, la utilización de modelos matemáticos como herramienta de análisis permite enfocar los esfuerzos de investigación hacia aquellos aspectos potencialmente relevantes. De acuerdo al modelo descrito en este trabajo, estudios futuros en *B. marinus* deben enfocarse hacia la identificación de fuentes de mortalidad en los estadios post-larvales, ya que estos son los que, en teoría, pudieran contribuir a explicar las diferencias (observadas) entre continentes.

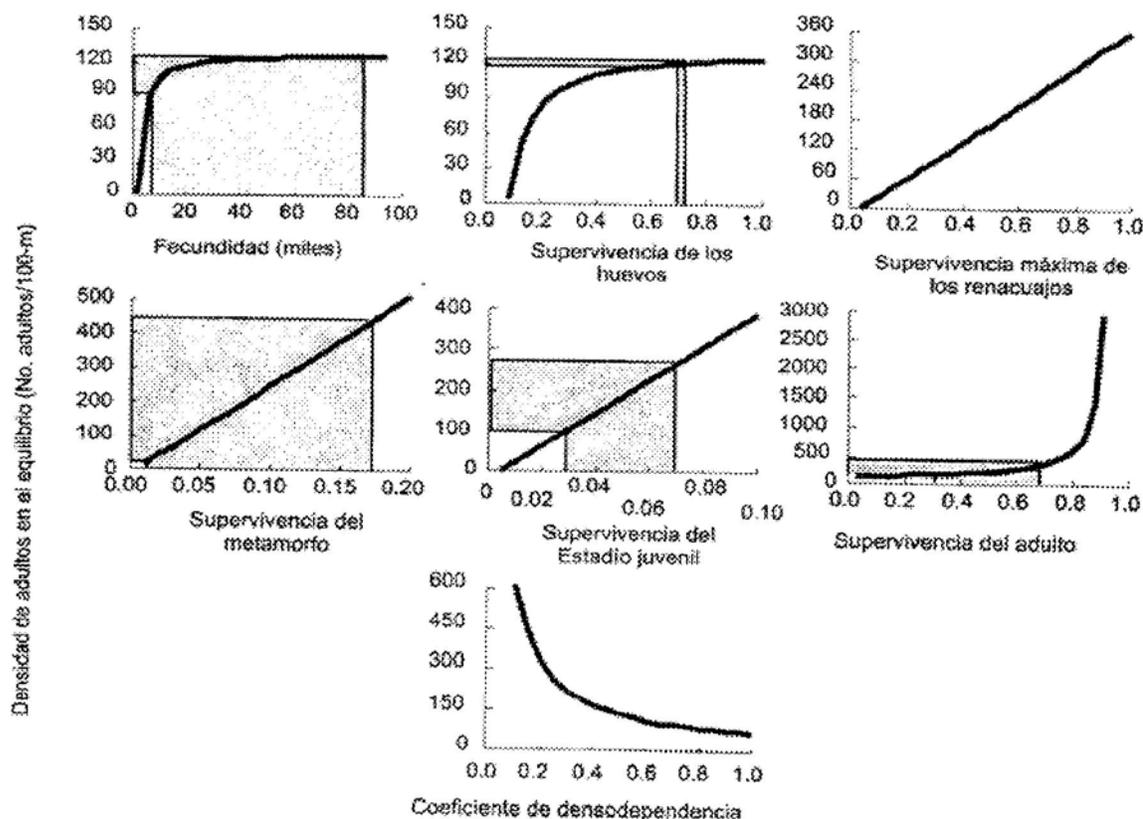


Figura 3. Sensibilidad de las densidades de equilibrio predichas por el modelo a variaciones en los parámetros poblacionales (ver explicación en el texto) (adaptado de Lampo y De Lco (1998)).

LITERATURA CITADA

BAYLISS, P.

1994. The ecology of post-metamorphic *Bufo marinus* in Central Amazonian Savanna, Brazil. Dissertation, University of Queensland, Brisbane, Australia, 291 pp. Thesis/Dissertation

BEDDINGTON, J. R.

1974. Age distribution and the stability of simple discrete time population models. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 65-74.

CASWELL, H.

2001. *Matrix Population Models. Construction, analysis and interpretation*, 2nd edn. Sunderland, MA, Sinauer, 722 pp.

COHEN, M. P., Y.R.A. ALFORD

1993. Growth, Survival and Activity Patterns of recently Metamorphosed *Bufo marinus*. *Wildlife Research*, 20: 1-13.

CROSSLAND, M. R.

2000. Direct and indirect effects of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) on populations of native anuran larvae in Australia. *Ecography*, 23: 283-290.

DUELLMAN, W. E.

1999. Distribution patterns of amphibians in South America. En W. E. Duellman (Ed.) *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. Baltimore, The John Hopkins University Press, pp. 255-328.

EASTEAL, S.

1981. The history of introductions of *Bufo marinus* (Amphibia: Anura); a natural experiment in evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16: 93-113.

ELTON, C.S.

1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London, Chapman and Hall, 181 pp.

FREELAND, W. J.

1986. Populations of Cane Toad, *Bufo marinus*, in Relation to time since Colonization. *Australian Wildlife Research*, 13: 321-329.

HEARNDEN, M. N.

1991. The reproductive and larval ecology of *Bufo marinus*. Dissertation James Cook University of Northern Queensland, Townsville, Australia.

- KAISER, J.
1999. Stemming the tide of invading species. *Nature*, 285: 1834-1841.
- LAMPO, M., Y P. BAYLISS
1991. Density estimates of cane toads from native populations based on mark-recapture data. *Wildlife Research*, 23: 305-315.
1996a. Density estimates of cane toads from native populations based on mark-recapture data. *Wildlife Research*, 23: 305-315.
1996b. The impact of ticks on *Bufo marinus* from native habitats. *Parasitology*, 113: 199-206.
- LAMPO, M., Y G.A. DE LEO
1998. The invasion ecology of the toad *Bufo marinus*: from South America to Australia. *Ecological Applications*, 8: 388-396.
- LAMPO, M., Y V. MEDIALDEA
1996. Energy allocation patterns in *Bufo marinus* from two habitats in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 321-331.
- LAMPO, M., Y RANGEL Y A. MATA
1997. Genetic markers for the identification of two tick species, *Amblyomma dissimile* and *Amblyomma rotundatum*. *Journal of Parasitology*, 83: 382-386.
1998. Population genetic structure of a three-host tick, *Amblyomma dissimile*, in Eastern Venezuela. *Journal of Parasitology*, 84: 1137-1142.
- SAVIDGE, J.A.
1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*, 68: 660-668
- SLADE, R. W., Y C. MORITZ
1998. Phylogeography of *Bufo marinus* from its natural and introduced ranges. *Proceedings of the Royal Society of London B (Biological Sciences)*, 265: 769-777.
- USHER, M.B.
1986. Invasibility and wildlife conservation: invasive species on nature reserves. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 314: 695-710.
- VITOUSEK, P.M., C.M. D'ANTONIO, L.L. LOOPE, M. REJMÁNEK Y R. WESTBROOKS
1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 2: 1-16.
- WILLIAMSON, I.
1999. Competition between the larvae of the introduced cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) and native anurans from the Darling Downs area of southern Queensland. *Australian Journal of Ecology*, 24: 636-643.
- ZUG, G. R., E. LINDGREN Y J.R. PIPPET
1975. Distribution and ecology of the marine toad, *Bufo marinus*, in Papua New Guinea. *Pacific Science*, 29: 31-50.
- ZUG, G. R., Y P.B. ZUG
1979. The marine toad, *Bufo marinus*: A natural history resume of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 284: 1-56.
- ZUPANOVIC, Z., G. LOPEZ, B. GREEN, G. BARTRAM, H. PARKES, R.J. WHITTINGTON Y R. SPEARE
1998. Giant toads *Bufo marinus* in Australia and Venezuela have antibodies against 'ranaviruses'. *Diseases of Aquatic Organisms*, 32: 1-8.
- ZUPANOVIC, Z., C. MUSSO, G. LÓPEZ, C.L. LOUREIRO, A.D. HYATT, S. HENGSTBERGER Y A.J. ROBINSON
1998b. Isolation and characterization of iridoviruses from the giant toad *Bufo marinus* in Venezuela. *Diseases of Aquatic Organisms*, 33: 1-9.