

EL IMPACTO DE LA INTRODUCCIÓN DE SALMÓNIDOS SOBRE LOS ANFIBIOS DE LOS PASTIZALES DE ALTURA DE SIERRAS GRANDES (CÓRDOBA, ARGENTINA)



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
Carrera de Cs. Biológicas

Tesinista: Miloch, Daniela

Director: Leynaud, Gerardo C.

Lugar de trabajo: Centro de Zoología Aplicada.

Año: 2016

**EL IMPACTO DE LA INTRODUCCIÓN DE
SALMÓNIDOS SOBRE LOS ANFIBIOS DE
LOS PASTIZALES DE ALTURA DE SIERRAS
GRANDES (CÓRDOBA, ARGENTINA)**

Tribunal examinador

Apellido y nombre: Firma:

Apellido y nombre: Firma:

Apellido y nombre: Firma:

Calificación:

Fecha:

AGRADECIMIENTOS

A Julián Lescano, a quien admiro y respeto. Por permitirme formar parte de su proyecto. Por transmitirme su pasión y conocimientos sobre los anfibios. Por su apoyo incondicional. Por su predisposición y compañerismo. Por los enriquecedores viajes de campo.

Agradezco a Gerardo Leynaud por acompañarme en este proceso de aprendizaje. Por el apoyo brindado en este proyecto y en los que surgieron sobre la marcha. Por el espacio en el CZA. Por confiar en mí.

Agradezco a Andrea Bonino, con quien tuve el agrado de compartir todos los viajes de campo y el gran aprendizaje que significa una tesina. Agradezco también a Francisco Molina, Andrés Issaly, Renzo Cresta, Belén Depetris, Mariano Lescano y Mauricio Akmentins, quienes colaboraron con nosotras en el campo.

Agradezco a la gente del CZA, en particular a Javier Nori, Paola Carrasco y Gabriel Boaglio, quienes colaboraron con valiosas sugerencias o ayuda en el campo pero principalmente les agradezco su calidez.

Agradezco a mis padres por el esfuerzo que significó para ellos darme oportunidades. Por la libertad que me brindaron para elegir. Por su confianza, cariño y apoyo.

A mi hermana, por ser incondicional.

A mi abuela.

A Pilar Díaz, Jorgelina Ambrosino, Sol Robledo, Andrés Camps, Nicolás Cecchetto, Angelina Di Prinzio, quienes me acompañaron durante toda la carrera a nivel personal y académico.

A mi amiga María Paula.

A Silvana Burela, una gran motivadora.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. MATERIALES Y MÉTODOS:	5
2.1.Área de estudio	5
2.2.Especies de anfibios del área de estudio	6
2.3.Diseño de muestreo	9
2.4.Relevamiento de salmónidos	9
2.5.Relevamiento de anfibios	9
2.6.Características del hábitat.....	10
2.7.Análisis de datos.....	11
3. RESULTADOS	13
3.1.Requerimientos de hábitat	13
3.2.Patrón de ocurrencia de salmónidos y anfibios del sistema	16
3.3.Modelos de ocurrencia para <i>H. cordobae</i>	17
3.4.Modelos de ocurrencia para <i>R. arenarum</i>	18
3.5.Modelos para abundancia de <i>H. cordobae</i>	23
3.6.Densidad de predadores y ocurrencia de <i>H. cordobae</i> y <i>R.</i> <i>arenarum</i>	23
4. DISCUSIÓN	25
5. CONCLUSIÓN	30
6. BIBLIOGRAFÍA	31

RESUMEN

Entre los diversos y complejos factores que afectan negativamente a los anfibios a nivel global, uno de los principales es la introducción de especies exóticas. *Onchorhynchus mykiss* y *Salvelinus fontinalis* son peces predadores con gran potencial invasivo que se introdujeron hace casi un siglo en ríos y arroyos de las Sierras Pampeanas Centrales (SPC), Argentina. El objetivo de este trabajo es comparar los requerimientos de hábitat de las truchas con los de cuatro especies de anfibios (*Rhinella arenarum*, *Rhinella achalensis*, *Hypsiboas cordobae* y *Odontophrynus achalensis*) que utilizan arroyos de los pastizales de altura de las SPC y evaluar el impacto de cada especie de predador sobre la ocurrencia y abundancia de estas especies. Se realizaron 126 transectas en ríos y arroyos de los pastizales de altura de las SPC en las que se registró ocurrencia y abundancia de peces y anfibios así como también variables de hábitat. Los requerimientos de hábitat para cada especie fueron caracterizados y comparados mediante métodos multivariados. Para evaluar si los peces introducidos condicionaron la ocurrencia y abundancia de anfibios, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG). Los resultados indican que tanto las truchas como los anfibios del sistema tienen requerimientos de hábitat similares, sin embargo la distribución de dos especies endémicas del sistema (*Hypsiboas cordobae* y *Odontophrynus achalensis*) está condicionada por la invasión de peces exóticos. El presente trabajo, aporta evidencia sobre el impacto negativo que generan los salmónidos introducidos sobre dos especies endémicas de las SPC. Esta información podría resultar relevante para considerar el manejo de las poblaciones de salmónidos con fines de conservación para especies de anfibios endémicas y vulnerables.

Palabras clave: *Salvelinus fontinalis*, *Oncorhynchus mykiss*, Sierras Pampeanas Centrales, anfibios endémicos, invasiones biológicas

1. INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas ejercen presiones sobre la biodiversidad con consecuencias a nivel global (Vitousek et al., 1996), enfrentándonos en la actualidad a las mayores tasas de pérdida de biodiversidad de la historia (Butchart et al., 2010). Particularmente los anfibios, son un grupo susceptible a las perturbaciones ambientales debido a su complejo ciclo de vida que en general consta de un estado larval dependiente del agua y un estado adulto que utiliza tanto ambientes acuáticos como terrestres (Blaustein & Wake, 1995). Además, su condición de ectotermos y la piel permeable que caracteriza al grupo, los hace poco tolerantes a las variaciones climáticas (Urban et al., 2014). Esta gran susceptibilidad determina en que en la actualidad los anfibios sean el grupo de vertebrados tetrápodos con mayor proporción de especies bajo alguna categoría de amenaza (Hoffmann et al., 2010; Pimm et al., 2014).

Las causas de esta problemática son complejas y responden a diversos factores bióticos y abióticos y a efectos sinérgicos entre ellos (Blaustein & Kiesecker, 2002). El cambio climático global, el efecto de contaminantes, las enfermedades emergentes, la pérdida de hábitat, el cambio en el uso de la tierra y la introducción de especies exóticas son algunos de los factores responsables de la declinación global de los anfibios (Collins & Storfer, 2003; Stuart et al., 2004; Collins, 2010; Bucciarelli et al., 2014). En particular, la introducción de especies exóticas, genera retracciones del rango de distribución y extinciones locales en las poblaciones de anfibios nativos y los mecanismos que subyacen estas declinaciones, implican la depredación directa sobre adultos y larvas, hibridación, competencia e introducción de patógenos (Blaustein & Kiesecker, 2002; Collins & Storfer, 2003; Hunter et al., 2011).

Entre la gran diversidad de especies introducidas accidental o intencionalmente por el hombre, los peces de agua dulce han sido introducidos con distintos fines a nivel mundial, causando importantes alteraciones en los nuevos ecosistemas (Leprieur et al., 2008). Dentro de este grupo de organismos se encuentran los salmónidos, peces depredadores muy apreciados por representar un importante recurso turístico (debido a su interés para la pesca deportiva) y gastronómico, siendo la principal familia de peces introducidos en el mundo (Welcomme, 1988; Dunham et al., 2004). La introducción de salmónidos en ecosistemas acuáticos afecta significativa y negativamente a las

comunidades nativas mediante depredación de diversos organismos acuáticos como invertebrados, peces y anfibios (Drost & Fellers, 1996; Knapp & Matthews, 2000; Mcdowall, 2006). De hecho, la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), uno de los salmónidos más ampliamente introducidos en todo el mundo, se encuentra categorizada por la unión internacional para la conservación de la naturaleza (UICN) como una de las 100 especies invasoras más perjudiciales del mundo (Lowe et al., 2000).

Las consecuencias de introducir peces invasores depredadores en sitios que históricamente carecían de éstos son drásticas para los anfibios adultos y principalmente para sus larvas, ya que generalmente no pueden responder a las nuevas presiones impuestas por los invasores en tiempos ecológicos (Kats & Ferrer, 2003). Numerosos autores han reportado una asociación negativa entre los salmónidos introducidos y la ocurrencia y abundancia de los anfibios nativos (Dunham et al., 2004). Entre otros efectos, se han registrado en las especies de anfibios nativos cambios en el comportamiento y uso de hábitat, disminución del tamaño al momento de la metamorfosis, aumento de lesiones y disminución en la supervivencia por depredación directa de larvas y adultos (Collins, 2010). A una mayor escala, la presencia de salmónidos exóticos es el principal factor que explica la riqueza de especies y la composición de las comunidades de anfibios en lagos de montaña (Orizaola & Braña, 2006). Debido a estos efectos negativos mediados principalmente por la depredación, la introducción de salmónidos ha repercutido sobre la distribución de diversas especies de anfibios del mundo produciendo numerosas extinciones locales y regionales (Bradford, 1989; Knapp & Matthews, 2000; Bull & Marx, 2002; Larson & Hoffman, 2002).

En Argentina, a partir de 1904, se comenzó con la siembra de salmónidos principalmente en ríos, arroyos y lagos de sistemas montañosos (Baigun & Rolando, 1985). Hasta la fecha, no hay reportes precisos sobre las consecuencias de esas introducciones sobre anfibios argentinos, sin embargo, numerosos autores mencionan a estos peces introducidos como un problema potencial de conservación para anuros endémicos o micro-endémicos de estos sistemas y sugieren evitar su introducción o controlar poblaciones ya establecidas y considerar su erradicación (Vaira et al., 2012).

En Córdoba, las introducciones de salmónidos comenzaron alrededor de 1930 en los ríos y arroyos de los pastizales de altura de las Sierras Pampeanas

Centrales (SPC). De las tres especies de salmónidos que fueron introducidas en aquel momento, actualmente sólo dos presentan poblaciones estables: *Salvelinus fontinalis* y *Oncorhynchus mykiss* (Baigun & Rolando, 1985; Haro & Bistoni, 1996; Bistoni & Hued, 2002; Ferriz et al., 2010). Dicho sistema montañoso alberga 24 especies de anfibios, de las cuales cuatro utilizan ríos y arroyos de los pastizales de altura de las SPC para su reproducción y desarrollo larval: *Rhinella arenarum* (especie de distribución amplia), *Hypsiboas cordobae* (endémica de las SPC), *Odontophrynus achalensis* y *Rhinella achalensis* (ambas micro-endémicas de este sistema montañoso y categorizadas como vulnerables y amenazadas a nivel nacional e internacional) (Lavilla & Di Tada, 2004; Lavilla et al., 2010; Vaira et al., 2012; Lescano et al., 2015). Los renacuajos de estas especies pasan varios meses en los cuerpos de agua antes de iniciar su metamorfosis (de 6 a 12 meses en *H. cordobae*, y *O. achalensis* y de 2 a 3 meses en el caso de *R. arenarum* y *R. achalensis*) (Ceï, 1980; Sinsch et al., 2001; Kolenc et al., 2008).

Considerando que *Salvelinus fontinalis* y *Oncorhynchus mykiss* son voraces predadores y teniendo en cuenta que fueron introducidos en ríos y arroyos de las SPC donde se distribuyen las especies de anfibios nativos y endémicos anteriormente mencionados, surge como interrogante si las truchas (*S. fontinalis* y *O. mykiss*) utilizan ambientes con características similares a las requeridas por las especies de anfibios que se reproducen en estos arroyos de las SPC, ya que si esto ocurre, la presencia de salmónidos podría condicionar la ocurrencia y abundancia de los anfibios del área. En el caso de que los requerimientos de hábitat estén solapados entre truchas y anfibios, se espera encontrar menor proporción de sitios con presencia de anfibios en sectores invadidos por salmónidos así como una menor abundancia de anuros adultos en estos sectores respecto a sectores no invadidos.

Objetivo general

Evaluar el impacto de la introducción de *Salvelinus fontinalis* y *Oncorhynchus mykiss* sobre los anfibios que habitan ríos y arroyos de los pastizales de altura de las Sierras Pampeanas Centrales (SPC).

Objetivos específicos

- Determinar si existen diferencias entre los requerimientos de hábitat de las truchas (*O. mykiss* y *S. fontinalis*) y los requerimientos de hábitat de las cuatro especies de anfibios que habitan los ríos de los pastizales de altura de las SPC (*H. cordobae*, *O. achalensis*, *R. achalensis* y *R. arenarum*).

- Evaluar si el patrón de ocurrencia de estos anfibios está condicionado por la presencia de las distintas especies de salmónidos introducidos, por las características bióticas y abióticas del hábitat, o por la combinación de estos factores.

- Evaluar si la abundancia de estos anfibios está condicionada por la presencia de las distintas especies de salmónidos introducidos, por las características bióticas y abióticas del hábitat, o por la combinación de estos factores.

2. MATERIALES Y MÉTODOS:

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en ríos y arroyos de los pastizales de altura del sistema serrano de Sierras Grandes – Sierras de Comechingones, en la provincia de Córdoba (Argentina), que forma parte del sistema montañoso de las Sierras Pampeanas Centrales (SPC) (Fig. 1). Se trabajó en sitios que superan los 1600 m s.n.m., coincidiendo con el límite altitudinal inferior de las especies de anfibios microendémicos (Lescano et al., 2015). El paisaje de la región se compone de valles y barrancos, mesetas con diferentes grados de disección y pendiente, montañas rocosas y acantilados escarpados (Cabido & Acosta, 1985). La vegetación consiste en un mosaico de bosques de *Polylepis australis*, céspedes y pajonales dominados por *Poa stuckertii*, *Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*. La temperatura media anual en el área es de 9,6 °C, con máximas absolutas que superan 30 °C y mínimas absolutas inferiores a los -10 °C, sin meses libres de heladas. La precipitación media anual es de 870 mm concentrados entre octubre y abril (INA, CIRSA, Villa Carlos Paz, Estación Ensenadas).

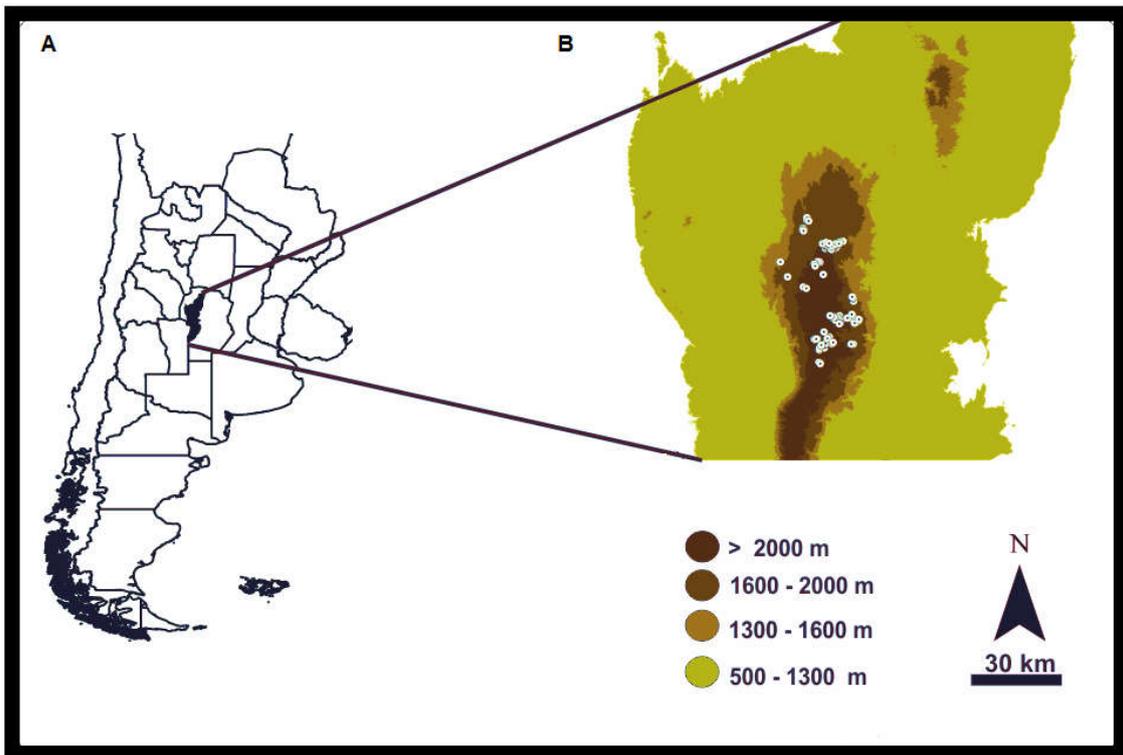


Fig 1: **A)** Ubicación del sistema serrano de Sierras Grandes – Sierras de Comechingones en Córdoba, Argentina. **B)** Detalle del sistema serrano, con la ubicación de los sitios de muestreo.

2.2. Especies de anfibios del área de estudio

La batracofauna del piso superior de las SPC, está compuesta por ocho especies de anfibios anuros, una de ellas con amplia distribución regional (*R. arenarum*, Bufonidae) y las restantes endémicas del sistema montañoso de las SPC o microendémicas de los pastizales de altura de las SPC. Los microendemismos son *Pleurodema kriegi* y *Pleurodema cordobae* (Leptodactylidae), *Odontophrynus achalensis* (Odontophrynidae) y *Rhinella achalensis* (Bufonidae), y los endemismos de las SPC son *Hypsiboas cordobae* (Hylidae), *Melanophryniscus stelzneri*, y *Melanophryniscus estebani* (Bufonidae) (Lescano et al., 2015). Cuatro de estas especies utilizan principalmente cuerpos de agua lóticos para su reproducción siendo las que potencialmente se verían afectadas por la introducción de salmónidos y por lo tanto, las seleccionadas para el presente trabajo: *R. achalensis*, *R. arenarum*, *H. cordobae* y *O. achalensis* (Fig. 2). Las restantes especies, no resultaron de interés para este estudio ya que se reproducen en charcas, mallines o pequeñas vertientes en donde los salmónidos introducidos no tienen acceso.

La temporada reproductiva de estos anfibios abarca principalmente los meses de septiembre a marzo con excepción de *R. achalensis* que se reproduce de forma explosiva durante cortos períodos comenzando a mediados de agosto y finalizando a mitad de septiembre (Jofré et al., 2005; Verga et al., 2012; Lescano et al., 2015).

La distribución de *H. cordobae* comprende gran parte del gradiente altitudinal ocupando desde sectores inferiores (600 m s.n.m) hasta los pisos superiores de las SPC (2.735 m s.n.m.) (Lescano et al., 2015). Los individuos de esta especie (Fig. 2.A), tienen la particularidad de permanecer activos durante el día “asoleándose” cerca de los cuerpos de agua y con frecuencia vocalizan también de día (Obs. pers.). Deposita sus huevos en masas gelatinosas adheridas a la vegetación acuática (Fig. 2.C). Las larvas son de desarrollo lento y alcanzan gran tamaño, pasando largos períodos de tiempo en los cuerpos de agua antes de iniciar la metamorfosis (Fig. 2.B) (Kolenc et al., 2008).

O. achalensis (Fig. 2.D) deposita sus huevos aislados en el sustrato de los arroyos. Las larvas (Fig. 2.E) son similares en aspectos morfológicos y ecológicos a las de *H. cordobae* con las cuales son sintópicas (Miloch et al., 2014). Junto con *R. achalensis* (Fig. 2.F) presentan una distribución en el gradiente altitudinal restringida a los pastizales de altura de las SPC por encima de los 1.600 m s.n.m (Lescano et al., 2015).

R. arenarum (Fig. 2.H) es una especie con amplia distribución en la provincia de Córdoba, alcanzando su altitud máxima a 2.200 m s.n.m. (Lescano et al., 2015). Ambas especies de bufónidos (*R. arenarum* y *R. achalensis*) ponen sus huevos en cordones ovígeros de los que eclosionan larvas melánicas de pequeño tamaño que alcanzan el clímax metamórfico luego de 2-3 meses de la oviposición (Fig. 2.I; Fig. 2.G).

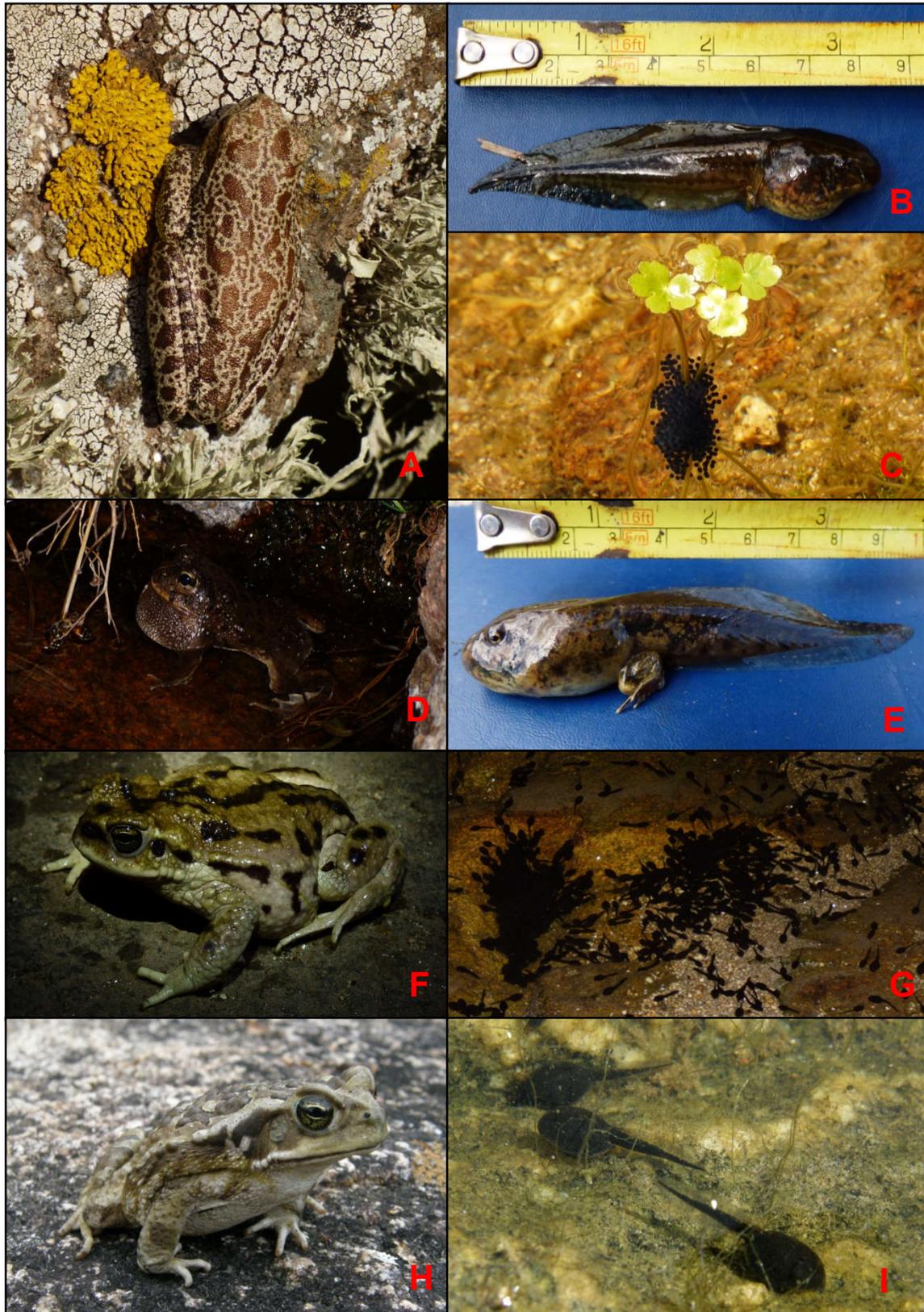


Fig 2: Anfibios de las SPC que utilizan arroyos para su reproducción. A) Adulto de *H. cordobae*. B) Larva de *H. cordobae*. C) Masa de huevos de *H. cordobae* adheridos a la vegetación acuática. D) Adulto de *O. achalensis*. E) Larva de *O. achalensis*. F) Adulto de *R. achalensis*. G) Larvas de *R. achalensis*. H) Adulto de *R. arenarum*. I) Larvas de *R. arenarum*.

2.3. Diseño de muestreo

Los muestreos se realizaron en 37 ríos y arroyos pertenecientes a las cuencas del río Condorito, río San Guillermo, río Jaime, arroyo Achala, arroyo Palos Cortados, río del Barroso, arroyo de la Trinidad y río Yuspe. La selección de los distintos ríos y arroyos dentro de estas cuencas, se basó principalmente en la presencia y distribución de barreras naturales (cascadas) que establecen un límite para la invasión de salmónidos. De esta manera dentro de cada cuenca fue factible encontrar sectores invadidos por *O. mykiss* y *S. fontinalis* y sectores libres de salmónidos (ver sección relevamientos de peces para mayor información). Sobre estos cuerpos de agua, se definieron un total de 126 transectas de 150 m., separadas entre sí por una distancia de al menos 200 m y ubicadas por encima y por debajo de las barreras naturales identificadas.

El esfuerzo de muestreo se concentró en dos temporadas reproductivas entre los meses de agosto de 2013 a marzo de 2014, y en la temporada siguiente (agosto de 2014 hasta marzo de 2015).

2.4. Relevamiento de salmónidos

Para confirmar la presencia/ausencia de salmónidos así como la especie de salmónido presente, en cada una de las transectas anteriormente mencionadas, se realizaron relevamientos visuales y pesca activa. La pesca activa ha demostrado ser un método efectivo y con bajo error para detectar la presencia de algunas especies de salmónidos como *Salmo trutta* y *O. mykiss* (Woodford & McIntosh, 2013), por lo tanto mediante la combinación de éstas técnicas se pudo constatar la ocurrencia de las especies de salmónidos.

Adicionalmente, mediante estimaciones visuales, se registró de forma cualitativa la densidad de salmónidos presente en cada transecta, estableciendo tres categorías: nula si no hubo registro de salmónidos, media si se registraron entre uno y 10 ejemplares y alta según si se registraron más de 10 ejemplares.

2.5. Relevamiento de anfibios

Para el relevamiento de anfibios, se recorrieron las transectas durante el día realizando búsqueda activa de larvas con redes de mano y relevamientos por encuentros visuales (REV) de adultos de *H. cordobae*. En horas de la noche, sobre las mismas transectas se realizaron REV y relevamientos auditivos en

coincidencia con el período de mayor actividad de vocalización para las cuatro especies de anfibios del sistema. Ambos métodos permitieron registrar la ocurrencia y abundancia de individuos de cada especie en cada una de las transectas muestreadas (Crump & Scott, 2001; Zimmerman, 2001). La presencia de larvas se utilizó como un indicador de presencia de la especie en la transecta, mientras que, en el caso de los adultos, se registró tanto la presencia como la abundancia. Debido a ciertas contingencias ocurridas durante los muestreos resultantes de condiciones climáticas adversas así como a otras complicaciones logísticas, ciertas transectas no pudieron ser muestreadas durante la noche, por lo tanto, los datos de abundancia se registraron en 40 de las 126 transectas totales.

2.6. Características del hábitat

Para obtener datos sobre las características de hábitat de cada transecta, de forma simultánea con los muestreos de peces y anfibios, se registraron variables bióticas y abióticas locales. Para ello se establecieron tres estaciones de muestreo de cinco metros lineales sobre la costa: una al comienzo de la transecta, una en la parte central y una al final de la transecta. En cada estación se obtuvieron los siguientes datos:

- Vegetación acuática: Mediante registro visual se estimó el porcentaje de la estación con vegetación acuática emergente.

- Vegetación herbácea: Estimada como el porcentaje de costa en la estación de muestreo con vegetación herbácea presente sobre la costa.

- Vegetación arbórea: Estimada como el porcentaje de la estación de muestreo bajo la proyección de la vegetación arbórea presente sobre la costa.

- Profundidad: Con cinta métrica se tomaron tres medidas de la profundidad del cauce en cada estación de muestreo: a 30 cm de ambas costas y en el centro del cauce. La variable "Profundidad" utilizada en los análisis de datos, es la resultante del promedio por estación de estas tres medidas en centímetros (cm).

- Ancho del cauce: En cada estación de muestreo se registró el ancho húmedo del cauce (en cm) medido de costa a costa con cinta métrica.

- Roca: Se registró en cada estación mediante estimación visual el porcentaje de roca presente en el lecho del río.

- Limo: Mediante estimación visual, en cada estación se estableció el porcentaje del lecho del río/arroyo ocupado por limo.

- Arena: Se estimó visualmente el porcentaje de arena en el lecho del río en cada estación.

2.7. Análisis de datos

Para caracterizar los requerimientos de hábitat de los salmónidos y de cada especie de anfibios presente en el sistema en un primer paso, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) donde se ordenaron cada una de las transectas donde estuvo presente cada especie, en función de las variables de hábitat previamente mencionadas. Luego se observó visualmente el solapamiento de los requerimientos de hábitat (el espacio multidimensional de hábitat generado a partir de los valores de las variables registrados en las transectas con ocurrencia de cada especie) entre cada especie de anfibio y las especies de salmónidos mediante la obtención de elipses de predicción del 95%. Tanto el ACP como la obtención de las elipses de predicción se realizaron utilizando el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2011). Para determinar si los requerimientos de hábitat de cada especie de anfibio difirieron significativamente de los requerimientos de los salmónidos se utilizó una técnica de inferencia multivariada (Multi Response Permutation Procedure, MRPP) mediante el software PC-ORD Versión 6 (McCune & Grace, 2002). El análisis MRPP, es un método estadístico que permite inferir si dos agrupaciones presentan o no identidad propia en relación a cuánto se parecen los valores que adquieren las variables de cada grupo. Este análisis, arroja un valor del estadístico T y calcula un valor $A = 1 - (\Delta \text{ Observado} / \Delta \text{ Esperado por azar})$. Cuando existen diferencias estadísticas significativas entre grupos, entonces el valor de A se interpreta de la siguiente forma: $A=1$, todas las variables presentan homogeneidad dentro de grupos. $A=0$, la heterogeneidad dentro de grupos es igual a la esperada por azar. $A<0$, la heterogeneidad dentro de grupos es mayor a la esperada por azar.

Con el objetivo de determinar qué variables explicaron mejor la ocurrencia y abundancia de las especies de anfibios se realizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG). Para la construcción de los MLG se realizó un análisis de correlación entre las variables independientes para detectar y excluir variables con fuentes de variación redundantes. De esta manera se excluyó la variable

vegetación herbácea que presentó una elevada correlación con el porcentaje de vegetación acuática ($r=0,53$; $p=1,5e^{-10}$), considerando a esta última como más relevante para la biología de los anfibios del área. El porcentaje de arena en el lecho del río no se utilizó en los análisis por su elevada correlación con el porcentaje de roca ($r=-0,84$; $p=0$). Para determinar la importancia de las variables independientes sobre la ocurrencia de los anfibios del sistema, los MLG se realizaron asumiendo un error de tipo binomial con función de enlace logit. En el caso de la abundancia como variable respuesta, los MLG se realizaron asumiendo un error de tipo poisson con función de enlace logarítmica.

Para identificar qué variables explicaron mejor la variación en ambas variables respuesta (ocurrencia y abundancia de anfibios), en cada caso se realizaron modelos con todas las combinaciones posibles de variables. Posteriormente, se identificaron el o los modelos considerados más parsimoniosos mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC). Cuando se detectó más de un modelo igualmente parsimonioso (i.e. con un valor de $\Delta AIC < 2$), se generó un modelo promedio a partir de cual se obtuvieron los coeficientes beta para cada variable, sus intervalos de confianza, su significancia y el peso relativo de cada variable (Mazerolle, 2006).

Para cada especie de anfibios, se construyó un primer set de modelos que incluyó como variables independientes, a las características del hábitat y a la presencia/ausencia de peces predadores en los cuerpos de agua sin distinción entre especie de predador presente. Para evitar confusiones en los resultados y en las posteriores interpretaciones, dichos modelos se les denominará en adelante como “modelos con predadores” (MCP). Posteriormente los modelos se repitieron evaluando cada especie de salmónido por separado. Debido a que no se encontró ningún sitio con co-ocurrencia entre *S. fontinalis* y los anfibios del sistema, no fue posible someter los datos a análisis que permitieran evaluar (estadísticamente) la respuesta de la ocurrencia y de la abundancia de anfibios ante dicho predador. Por esta razón, al discriminar por especie de predador introducido sólo se pudieron generar modelos estadísticos para *O. mykiss*. Con el fin de simplificar la información y poder distinguir entre estos modelos y los anteriormente mencionados (MCP), a estos modelos se los denominará como “modelos con *O. mykiss*” (MCOM). Los MLG que incluyeron como variable de respuesta a la abundancia de anfibios, sólo pudieron realizarse para *H. cordobae*

debido a que el set de datos para las restantes especies resultó insuficiente para los análisis estadísticos.

Finalmente, se evaluó si la densidad de salmónidos en los cuerpos de agua ejerce algún efecto significativo sobre la ocurrencia de *H. cordobae* y de *R. arenarum*. Se realizaron MLG, utilizando como variables independientes las diferentes categorías de densidad de predadores y como variable de respuesta a la ocurrencia de cada especie de anfibio. Se asumió un error de tipo binomial con función de enlace logit. No se registró ocurrencia de *H. cordobae* en sitios con altas densidades de predador, por lo que su análisis se restringió a evaluar esta respuesta ante categorías de densidad intermedia y nula.

Los MLG fueron realizados utilizando R versión 3.3.0 (R Core Team, 2016).

Sólo se registró co-ocurrencia de *O. achalensis* y salmónidos en un solo sitio, por lo tanto no fue posible evaluar estadísticamente cómo responde la ocurrencia y abundancia de esta especie de anfibio ante la presencia y densidad de peces predadores. Además, para el análisis de los datos, se excluyó a *R. achalensis* ya que la baja ocurrencia registrada durante este estudio no permitió realizar análisis estadísticos (n=5).

3. RESULTADOS

De las 126 transectas muestreadas, el 61% (77 transectas) presentaron al menos una especie de salmónido: en un 27% (34 transectas) se registró presencia de *S. fontinalis* y en un 34% (43 transectas) se registró presencia de *O. mykiss*. En el 44.4% de las transectas relevadas se registró la presencia de *H. cordobae* (56 transectas), en un 27% estuvo presente *O. achalensis* (34 transectas), en 16% *R. arenarum* (20 transectas) y sólo en un 4.6% (5 transectas) se obtuvieron datos de presencia de *R. achalensis*.

3.1. Requerimientos de hábitat

En la tabla 1 se presentan los valores promedio de cada una de las variables de hábitat en los sitios ocupados por cada especie de anfibio y en los sitios ocupados por los salmónidos.

Tabla 1: Media \pm DS de cada variable en presencia de cada especie del sistema

Variable	Salmónidos	<i>H. cordobae</i>	<i>O. achalensis</i>	<i>R. arenarum</i>	<i>R. achalensis</i>
Vegetación acuática (%)	24.99 \pm 27.45	26.27 \pm 25.28	31.28 \pm 25.59	22.52 \pm 25.81	28.67 \pm 36.86
Vegetación arbórea (%)	4.55 \pm 11.78	2.74 \pm 8.83	1.26 \pm 4.81	2.50 \pm 6.81	0 \pm 0
Vegetación herbácea (%)	41.60 \pm 29.37	43.64 \pm 25.58	45.95 \pm 21.32	42.05 \pm 27.37	31.67 \pm 27.44
Limo en el sustrato (%)	8.55 \pm 19.55	3.99 \pm 12.61	2.83 \pm 7.87	3.50 \pm 14.89	0 \pm 0
Roca en el sustrato (%)	44.44 \pm 31.20	48.08 \pm 28.08	55.27 \pm 26.04	40.00 \pm 25.63	61.33 \pm 38.72
Arena en el sustrato (%)	45.89 \pm 28.82	47.16 \pm 27.96	41.60 \pm 27.17	45.83 \pm 24.27	38.77 \pm 38.72
Ancho de cauce (m)	5.33 \pm 2.62	4.45 \pm 2.81	3.99 \pm 1.94	5.35 \pm 2.97	5.03 \pm 2.17
Profundidad de cauce (m)	0.39 \pm 0.43	0.37 \pm 0.48	0.31 \pm 0.16	0.34 \pm 0.24	0.37 \pm 0.12

Las figuras 3, 4 y 5, muestran los resultados de los análisis de APC. La elipse de predicción agrupa al 95% de los datos. El primer componente principal (CP1), explicó un 26,4 % de la variabilidad, mientras que el CP2, explicó un 22,8 % de la variabilidad observada. Tal como puede observarse, las transectas ocupadas por los anfibios y por los salmónidos presentaron características heterogéneas sin que se destaquen asociaciones con variables particulares. Por otro lado, las ordenaciones conjuntas de cada especie con los salmónidos muestran que los peces introducidos y los anfibios del sistema, utilizan sitios con características muy similares.

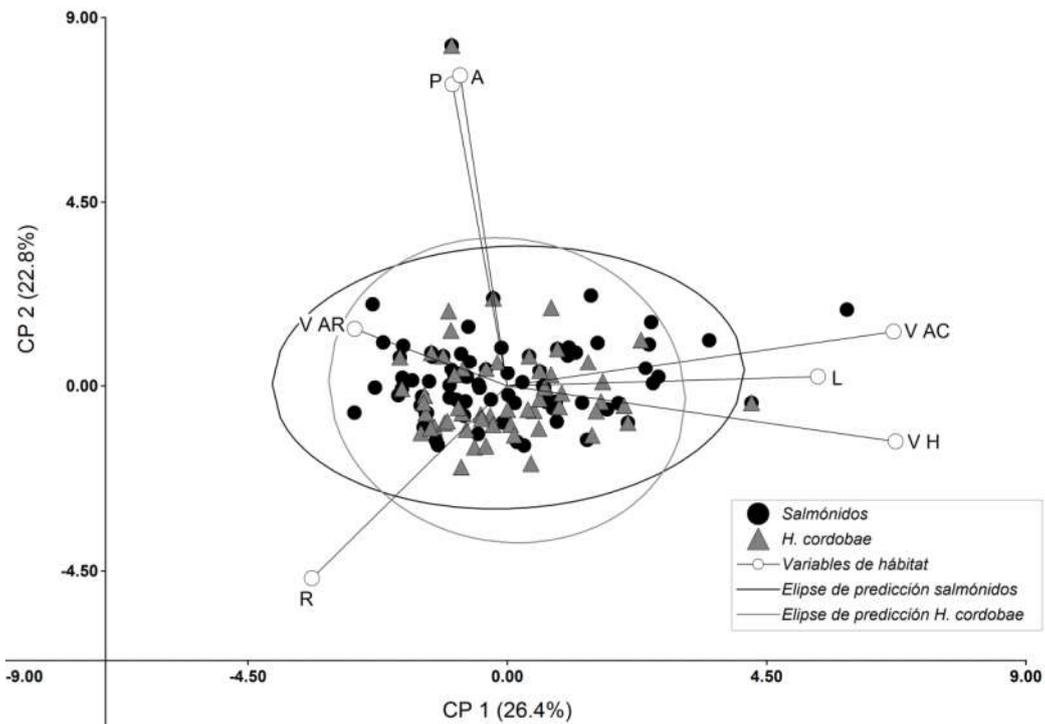


Fig 3: ACP para sitios con presencia de salmónidos y presencia de *H. cordobae* en relación a las variables de hábitat. P= Profundidad del cauce. A= Ancho del cauce; V AC= Vegetación acuática; V H= Vegetación herbácea; V AR= Vegetación arbórea; L= Proporción de limo en el sustrato; R= Proporción de roca en el sustrato.

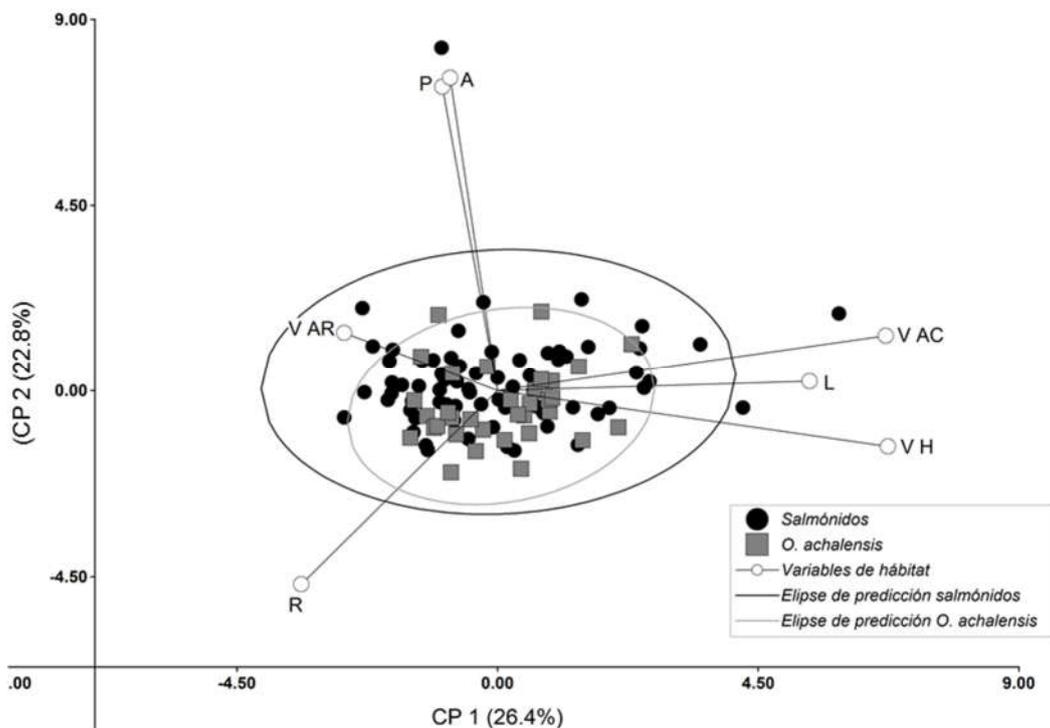


Fig 4: ACP para sitios con presencia de salmónidos y presencia de *O. achalensis* en relación a las variables de hábitat. P= Profundidad del cauce. A= Ancho del cauce; V AC= Vegetación acuática; V H= Vegetación herbácea; V AR= Vegetación arbórea; L= Proporción de limo en el sustrato; R= Proporción de roca en el sustrato.

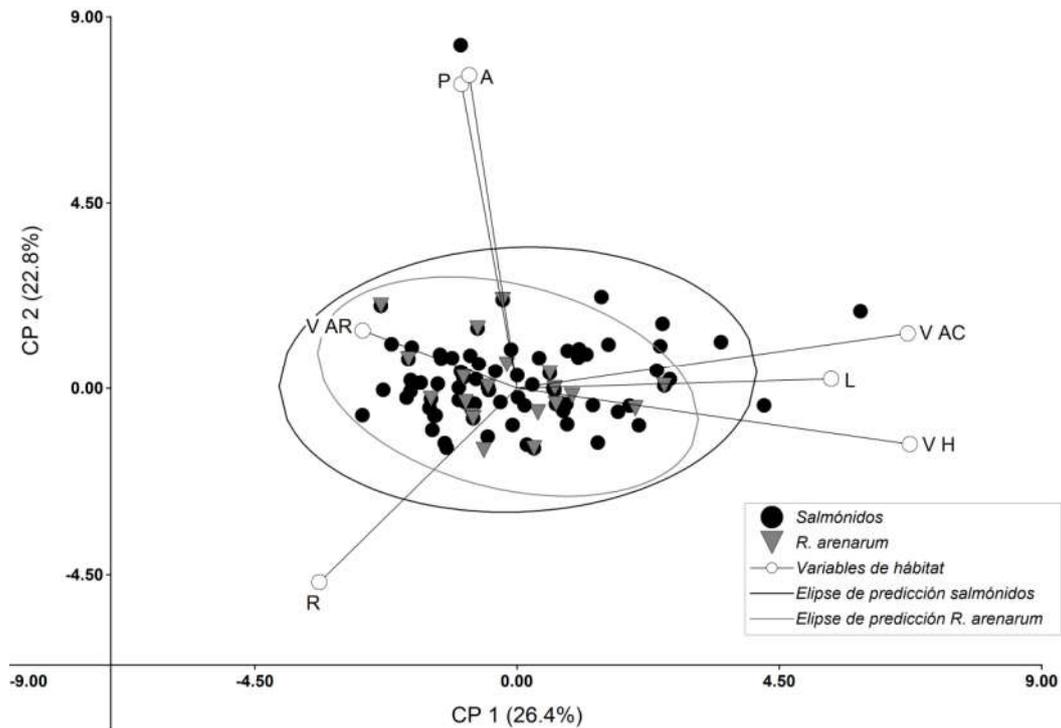


Fig 5: ACP para sitios con presencia de salmónidos y presencia de *R. arenarum* en relación a las variables de hábitat. P= Profundidad del cauce. A= Ancho del cauce; V AC= Vegetación acuática; V H= Vegetación herbácea; V AR= Vegetación arbórea; L= Proporción de limo en el sustrato; R= Proporción de roca en el sustrato.

El análisis MRPP resultó coincidente con los ACP previamente descritos, ya que indicó que no existen diferencias multivariadas significativas entre el hábitat de las dos especies de salmónidos y los de las tres especies de anfibios considerados, evidenciando un alto solapamiento en el hábitat entre los salmónidos y los anfibios del sistema (Tabla 2).

Tabla 2: Resultados del análisis MRPP. T= Estadístico. Δ Obs. = Δ observado. Δ Esp. = Δ esperado. $A=1-(\Delta$ observado/ Δ esperado). p= Significancia estadística.

	T	Δ Obs.	Δ Esp.	A	p
<i>H. cordobae</i> /salmónidos	0.10381	0.46666	0.46650	-0.00035	0.43069
<i>O. achalensis</i> /salmónidos	-1.51678	0.45257	0.45536	0.00612	0.08148
<i>R. arenarum</i> /salmónidos	0.7657	0.48035	0.47860	-0.00365	0.77180

3.2. Patrón de ocurrencia de salmónidos y anfibios del sistema

Tal como puede observarse en la figura 6, la proporción de sitios con presencia de *H. cordobae* y de *O. achalensis* es notablemente mayor en sitios con ausencia de salmónidos. De hecho, sólo un sitio presentó co-ocurrencia de *O. achalensis* con *O. mykiss*. (Fig. 6). En contraste, el patrón de ocurrencia para bufónidos (*R. arenarum* y *R. achalensis*) y salmónidos, no resulta evidente como para las especies anteriormente mencionadas. La presencia de bufónidos resultó mayor en transectas con salmónidos. *R. achalensis* no se registró en sitios con presencia de *O. mykiss*, no obstante, la cantidad de registros para la especie en los sitios de muestreo resultó muy baja ($n=5$) y no permite demasiadas inferencias.

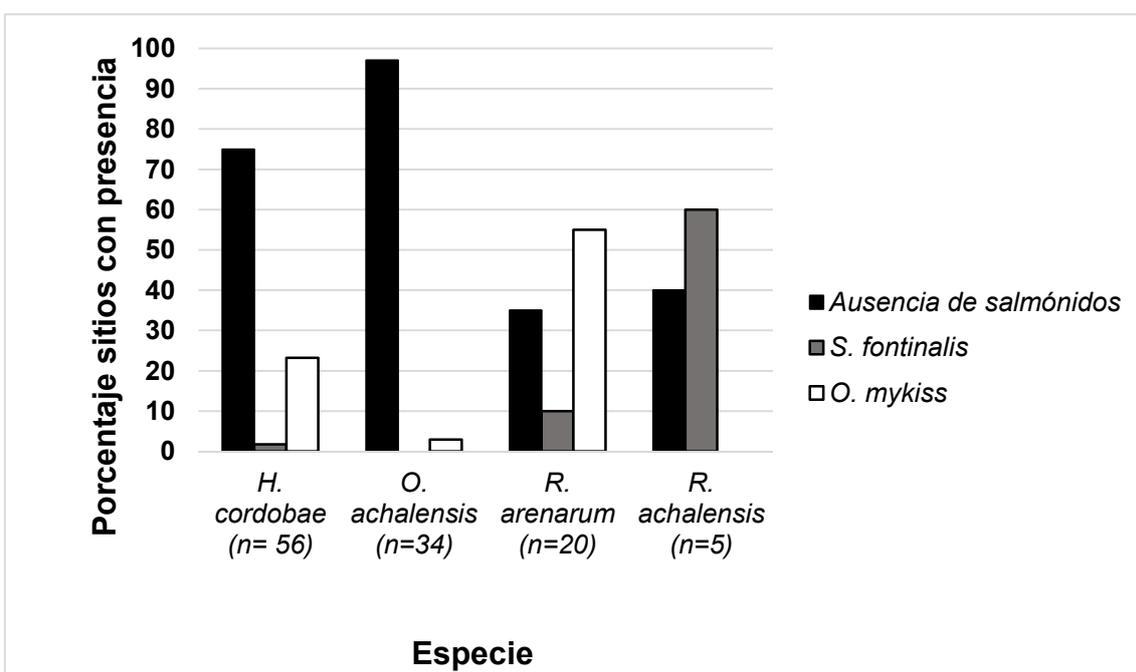


Fig 6: Proporción de sitios con presencia de cada especie de anfibio en sitios con presencia/ausencia de salmónidos. El gráfico representa el porcentaje de sitios en el que estuvo presente cada especie de anfibios en ausencia de salmónidos (barras negras), en presencia de *S. fontinalis* (barras grises) y presencia de *O. mykiss* (barras blancas).

3.3. Modelos de ocurrencia para *H. cordobae*

De la totalidad de modelos con predador (MCP) obtenidos, siete presentaron valores de $\Delta AIC < 2$. En la tabla 3.a se muestra un resumen con las variables incluidas en cada modelo y los parámetros que se utilizaron para su selección (AIC, ΔAIC y ω_i).

A partir de estos siete mejores modelos, se construyó el modelo promedio para la ocurrencia de *H. cordobae* que incluyó como variables explicativas a la

presencia de predador en los cuerpos de agua, el ancho del cauce, el porcentaje de roca en el lecho del río, la vegetación acuática y el porcentaje de limo en el sustrato (Tabla 4.a). De este set de variables, sólo la presencia del predador resultó significativa mostrando una asociación negativa con la ocurrencia de *H. cordobae*. Es necesario aclarar que para todos los casos se modeló la probabilidad de presencia de *H. cordobae*. La presencia del predador resultó ser la variable con mayor importancia relativa presentándose en los siete mejores modelos confeccionados (Tabla 5.a).

Del grupo de modelos con *O. mykiss* (MCOM), se obtuvieron cuatro igualmente parsimoniosos (Tabla 3.b). El modelo consenso que se construyó a partir de estos cuatro, incluyó como variables explicativas a la presencia de *O. mykiss*, el porcentaje de roca en el sustrato, el ancho del arroyo, la profundidad y el porcentaje de limo (Tabla 4.b). De estas variables, tanto la presencia de *O. mykiss* como el porcentaje de roca en el sustrato presentaron significancia estadística. Ambas variables, tienen la misma importancia relativa (Tabla 5.b).

3.4. Modelos de ocurrencia para *R. arenarum*

De todos los MCP obtenidos para la ocurrencia de esta especie, ocho presentaron $\Delta AIC < 2$, entre los cuales se incluye un modelo nulo que indica que ninguna de las variables consideradas es relevante para explicar el patrón de ocurrencia de *R. arenarum* (Tabla 6.a). El modelo consenso que se construyó a partir de estos ocho modelos, incluyó las variables ancho del cauce, profundidad, vegetación acuática, la presencia del predador y a la vegetación arbórea, sin embargo ninguna presentó significancia estadística (Tabla 7.a). La importancia relativa de las variables del modelo y el número de veces que aparece cada variable en los mejores modelos se informan en la tabla 8.a.

El modelo promedio para la ocurrencia de *R. arenarum* en presencia de *O. mykiss* (MCOM) se realizó a partir de seis modelos seleccionados como los mejores para explicar la ocurrencia de este anfibio (en la tabla 6.b se muestran los modelos más explicativos). Las variables incluidas fueron: ancho, profundidad, vegetación acuática y presencia de *O. mykiss* (Tabla 7.b). Sólo el ancho del cauce resultó significativo y asociado positivamente a la presencia de *R. arenarum* con una importancia relativa de 1 ya que los 6 mejores modelos incluyeron esta variable (Tabla 8.b).

Tabla 3. Modelos de ocurrencia para *H. cordobae*. **a)** Se presentan los siete mejores modelos seleccionados para los datos con presencia de predador (MCP). **b)** Cuatro mejores modelos seleccionados para los datos con presencia de *O. mykiss* (MCOM). df: grados de libertad; logLik: Log Likelihood-Ratio; AIC: criterio de Información de Akaike; Δ AIC: diferencia entre el valor de AIC de los modelos respecto al mejor modelo w_i : peso de Akaike

Variables del modelo	Df	logLik	AICc	Δ AIC	w_i
a) MCP					
Presencia predador + Ancho + Roca + Vegetación acuática	6	-52.11	116.93	0	0.23
Presencia predador + Ancho + Roca	5	-53.43	117.36	0.43	0.19
Presencia predador + Roca + Vegetación acuática	5	-53.75	118	1.08	0.14
Presencia predador + Ancho	4	-54.85	118.02	1.1	0.13
Presencia predador + Roca	4	-54.89	118.12	1.19	0.13
Presencia predador + Ancho + Limo + Roca + Vegetación acuática	7	-51.89	118.74	1.81	0.09
Presencia predador + Ancho + Limo + Roca	6	-53.1	118.9	1.98	0.09
b) MCOM					
<i>O. mykiss</i> + Roca	4	-46.81	102.08	0	0.42
<i>O. mykiss</i> + Ancho + Roca	5	-46.22	103.13	1.05	0.25
<i>O. mykiss</i> + Profundidad + Roca	5	-46.59	103.87	1.79	0.17
<i>O. mykiss</i> + Limo + Roca	5	-46.67	104.02	1.94	0.16

Tabla 4. Modelo promedio para el patrón de ocurrencia de *H. cordobae*. Las variables estadísticamente significativas del modelo se destacan con el símbolo *. **a)** Variables de importancia en el modelo promedio obtenido utilizando variables de hábitat y presencia de predador en los cuerpos de agua. **b)** Variables de importancia en el modelo promedio que explican la ocurrencia de *H. cordobae* en relación a variables de hábitat y presencia de *O. mykiss*.

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	Pr(> z)
a) MCP					
Presencia predador	-0.70958	0.07482	0.07552	9.396	<2e-16*
Ancho	0.12567	0.0722	0.07292	1.723	0.0848
Roca	-0.13982	0.07309	0.07379	1.895	0.0581
Vegetación acuática	-0.1092	0.07038	0.07109	1.536	0.1245
Limo	-0.05275	0.07385	0.07459	0.707	0.4794
b) MCOM					
<i>O. mykiss</i>	-0.57978	0.08916	0.09034	6.418	<2e-16*
Roca	-0.19377	0.08669	0.08788	2.205	0.0275*
Ancho	0.09997	0.09349	0.09478	1.055	0.2915
Profundidad	0.05621	0.08579	0.08697	0.646	0.5181
Limo	0.04673	0.08744	0.08865	0.527	0.5981

Tabla 5. I=Importancia relativa de cada variable en el modelo promedio. N°= Número de veces que aparece cada variable en los mejores modelos seleccionados. **a)** Para modelos con presencia de predador. **b)** Para modelos con *O. mykiss*.

	I	N°
a) MCP		
Presencia predador	1	7
Roca	0,87	6
Ancho	0,74	5
Vegetación acuática	0,46	3
Limo	0,18	2
b) MCOM		
<i>O. mykiss</i>	1	4
Roca	1	4
Ancho	0.25	1
Profundidad	0.17	1
Limo	0.16	1

Tabla 6. Modelos de ocurrencia para *R. arenarum*. **a)** Se presentan los ocho mejores modelos seleccionados para los datos con presencia de predador. **b)** Seis mejores modelos seleccionados para los datos con presencia de *O. mykiss*. df: grados de libertad; logLik: Log

Likelihood-Ratio; AIC: criterio de Información de Akaike; Δ AIC: diferencia entre el valor de AIC de los modelos respecto al mejor modelo ω_i : peso de Akaike

	df	logLik	AICc	Δ AIC	ω_i
a) MCP					
Nulo	2	-51.94	107.98	0	0.23
Ancho	3	-51.1	108.39	0.41	0.19
Ancho + Profundidad	4	-50.51	109.35	1.37	0.12
Vegetación acuática	3	-51.67	109.53	1.54	0.11
Ancho + Vegetación acuática	4	-50.76	109.84	1.86	0.09
Presencia predador	3	-51.83	109.86	1.88	0.09
Vegetación arbórea	3	-51.86	109.91	1.93	0.09
Profundidad	3	-51.89	109.97	1.98	0.09
b) MCOM					
Ancho + Profundidad	4	-42.38	93.21	0	0.28
Ancho	3	-43.58	93.43	0.22	0.25
Ancho + Profundidad + Vegetación acuática	5	-41.89	94.47	1.26	0.15
Ancho + Vegetación acuática	4	-43.17	94.79	1.58	0.12
<i>O. mykiss</i> + Ancho	4	-43.35	95.15	1.95	0.1
<i>O. mykiss</i> + Ancho + Profundidad	5	-42.24	95.17	1.97	0.1

Tabla 7. Modelo promedio para el patrón de ocurrencia de *R. arenarum*. Las variables estadísticamente significativas del modelo se destacan con el símbolo *. a) Variables de importancia en el modelo promedio obtenido utilizando variables de hábitat y presencia de predador en los cuerpos de agua. b) Variables de importancia en el modelo promedio que explican la ocurrencia de *H. cordobae* en relación a variables de hábitat y presencia de *O. mykiss*.

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	Pr(> z)
a) MCP					
Ancho	0.09637	0.07013	0.07078	1.362	0.173
Profundidad	-0.05511	0.07616	0.07681	0.717	0.473
Vegetación acuática	-0.05089	0.06575	0.0664	0.766	0.443
Presencia predador	0.03105	0.06702	0.06768	0.459	0.646
Vegetación arbórea	-0.02688	0.06585	0.0665	0.404	0.686
b) MCOM					
Ancho	0.19653	0.09684	0.09797	2.006	0.0449*
Profundidad	-0.14254	0.09308	0.09436	1.511	0.1309
Vegetación acuática	-0.07595	0.08134	0.08245	0.921	0.3569
<i>O. mykiss</i>	0.05241	0.08942	0.09064	0.578	0.5631

Tabla 8. I=Importancia relativa de cada variable en el modelo promedio. N°= Número de veces que aparece cada variable en los mejores modelos seleccionados. a) Para modelos con presencia de predador. b) Para modelos con *O. mykiss*.

Variables	I	N°
a) MCP		
Ancho	0.4	3
Profundidad	0.2	2
Vegetación acuática	0.2	2
Presencia predador	0.09	1
Vegetación arbórea	0.09	1
b) MCOM		
Ancho	1	6
Profundidad	0.52	3
Vegetación acuática	0.27	2
<i>O. mykiss</i>	0.21	2

3.5. Modelos para abundancia de *H. cordobae*

La abundancia de esta especie se encontró asociada de forma negativa a la presencia de predador. El modelo promedio para la abundancia de *H. cordobae* realizado a partir de dos MCP (en la tabla 10.a se muestran los MCP más parsimoniosos), indicó que la abundancia de *H. cordobae* está negativamente asociada a la presencia del predador, y al porcentaje de roca en el sustrato. El modelo incluyó también a la proporción de limo en el sustrato, sin embargo esta variable no presentó significancia estadística (Tabla 11.a). Los MCOM, también mostraron un condicionamiento por parte de este predador sobre la abundancia de *H. cordobae*. El modelo consenso se construyó en base a dos mejores modelos (Tabla 10.b), e incluyó a la presencia de *O. mykiss* y la proporción de roca en el sustrato como condicionantes de la abundancia de este anfibio (Tabla 11.b). La importancia relativa de las variables y el número de veces que aparecen en los mejores modelos se muestran en la tabla 12.a para MCP y en la tabla 12.b para MCOM.

3.6. Densidad de predadores y ocurrencia de *H. cordobae* y *R. arenarum*

La densidad intermedia de salmónidos (entre 1-10 por transecta) resultó significativa y negativamente asociada a la presencia de *H. cordobae*. La variable densidad de predadores con sus tres niveles (nula, intermedia y alta), no resultó significativa para explicar variaciones en el patrón de ocurrencia de *R. arenarum* (ver tabla 9).

Tabla 9. MLG para abundancia de *H. cordobae*. **a)** Mejores modelos con presencia de predador. **b)** Mejores modelos con presencia de *O. mykiss*.

Variables	df	logLik	AICc	Δ AIC	ω_i
a) MCP					
Presencia predador + Roca	3	-111.38	229.08	0	0.62
Presencia predador + Limo + Roca	4	-110.74	230.02	0.94	0.38
b) MCOM					
<i>O. mykiss</i> + Roca	3	-101.93	210.29	0	0.66
<i>O. mykiss</i>	2	-103.68	211.57	1.28	0.34

Tabla 10. MLG promedio obtenidos para explicar las variaciones en la abundancia de *H. cordobae*. **a)** Modelos con presencia de predador. **b)** Modelos con *O. mykiss*.

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	Pr(> z)
a) MCP					
(Intercept)	-0.3433	0.1537	0.1562	2.198	0.0279*
Presencia predador	-1.8599	0.2636	0.2679	6.943	<2e-16*
Roca	-0.5429	0.2482	0.2521	2.153	0.0313*
Limo	-0.3182	0.3006	0.3055	1.042	0.2976
b) MCOM					
(Intercept)	0.1497	0.1329	0.1358	1.102	0.27
<i>O. mykiss</i>	-1.3507	0.269	0.2746	4.919	8.70E-07*
Roca	-0.4138	0.2203	0.2251	1.838	0.066

Tabla 11. I=Importancia relativa de cada variable en el modelo promedio. N°= Número de veces que aparece cada variable en los mejores modelos seleccionados. **a)** Para modelos con presencia de predador. **b)** Para modelos con *O. mykiss*.

	I	N°
a) MCP		
Presencia predador	1	2
Roca	1	2
Limo	0.38	1
b) MCOM		
<i>O. mykiss</i>	1	2
Roca	0.66	1

Tabla 12. MLG para el patrón de ocurrencia de *H. cordobae* y *R. arenarum* en relación a la densidad de predadores presentes en los cuerpos de agua.

		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
<i>H. cordobae</i>	(Intercept)	1.0296	0.3008	3.423	0.000619
	Densidad intermedia	-1.9639	0.4659	-4.215	2.50E-05*
<i>R. arenarum</i>	(Intercept)	-1.96611	0.40355	-4.872	1.10E-06
	Densidad intermedia	0.26136	0.59985	0.436	0.663
	Densidad alta	0.06899	0.73904	0.093	0.926

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la invasión de salmónidos en ríos y arroyos de los pastizales de altura de las SPC impactan de forma negativa sobre *H. cordobae* y *O. achalensis*, dos especies endémicas de anfibios que utilizan arroyos para su reproducción. De acuerdo con los modelos estadísticos realizados resulta evidente que la presencia de salmónidos condiciona la distribución dentro de las cuencas y la abundancia de *H. cordobae*. Además, se evidencia que la magnitud del impacto que generan las truchas sobre *H. cordobae* sería dependiente de la densidad de salmónidos en los cuerpos de agua, ya que no se registró presencia de esta especie en sitios con altas densidades de salmónidos (más de 10 individuos por transecta) y se observó una asociación negativa entre densidades intermedias de truchas (entre 1 y 10 individuos por transecta) y la presencia de este anfibio. Dicho impacto negativo de los salmónidos sobre los anfibios en este sistema coincide con diversas investigaciones previas realizadas en distintos tipos de cuerpos de agua (lóticos y lénticos) que señalan la presión negativa que ejercen los peces predadores introducidos sobre los anfibios (Pilliod & Peterson, 2001; Bosch et al., 2006; Orizaola & Braña, 2006; Hartel et al., 2007; Ficetola et al., 2011; Manenti & Pennati, 2016).

El hecho de que los requerimientos de hábitat de salmónidos y anfibios del sistema no se diferencien en los análisis de ACP y MRPP, pone en evidencia que el patrón de exclusión observado, no responde a diferencias en los requerimientos de hábitat de las especies del sistema. Entonces, dado que usan sitios con las mismas características y que las truchas depredan activamente sobre larvas y adultos de estas especies de anfibios (Obs. pers.), la presencia de truchas limitaría tanto el reclutamiento y la supervivencia de las larvas como la presencia de adultos por acción directa de predación (Pilliod & Peterson, 2001).

Siguiendo lo propuesto en las predicciones, los resultados obtenidos en los MLG, evidencian que la presencia de peces predadores es el principal factor que limita la presencia y disminuye la abundancia de *H. cordobae*. La co-ocurrencia registrada con los salmónidos presentes en el sistema, fue baja para esta especie y casi nula para *O. achalensis*, lo cual sugiere que esta última especie es aún más susceptible a la presencia de salmónidos que *H. cordobae*. Esta

mayor susceptibilidad podría estar relacionada con el uso diferencial del microhábitat que presentan estas especies de anfibios. Las larvas de *O. achalensis*, utilizan sectores de los ríos y arroyos poco vegetados y con mayor proporción de roca en el sustrato, lo que generaría mayor exposición a la predación (Miloch et al. 2014). En contraste, las larvas de *H. cordobae*, son encontradas con frecuencia asociadas a microhábitats con mayor proporción de vegetación acuática. Si bien, en el presente trabajo la vegetación acuática no resultó una variable explicativa de la ocurrencia o abundancia de *H. cordobae*, la asociación entre estas variables fue registrada a una escala menor que la abordada en este estudio, es decir, a nivel de microhábitat (Miloch et al., 2014). Orizaola (2006) postula que el uso de la vegetación acuática como refugio podría ser un mecanismo clave en la supervivencia de algunas especies de anfibios en sitios invadidos por salmónidos. Además, otro mecanismo que podría estar vinculado a la co-ocurrencia entre salmónidos y anfibios es la capacidad que tienen estos últimos de moverse a través de la matriz de paisaje y recolonizar aquellos sitios de donde fueron excluidos. Bonino (2015), reportó que la presencia de *H. cordobae* en sitios invadidos por salmónidos, es explicada por la cercanía que presentan estos sitios a uno no invadido o sitio fuente. Entonces, las diferencias existentes en la co-ocurrencia de estas dos especies de anfibios y los salmónidos, podría estar relacionada tanto con el grado de exposición que presentan las larvas en relación al tipo de microhábitat que utilizan, como con la disposición espacial de los sitios invadidos respecto a los sectores libres de truchas y la capacidad diferencial de estas especies para re-colonizar sitios invadidos.

El porcentaje de roca en el sustrato también resultó una variable explicativa de la ocurrencia de *H. cordobae* asociada de forma negativa a la presencia de la especie en los MCOM. Teniendo en cuenta la relevancia de la vegetación acuática para esta especie, se sugiere que el sustrato con alta proporción de roca condicionaría en primera instancia a la cantidad de vegetación acuática disponible y como consecuencia limitaría la presencia de la especie. Así, ya sea por mayor exposición a la predación o por no presentar los requerimientos para la oviposición, la ocurrencia de la especie podría verse disminuida. Por otro lado, es frecuente encontrar mayores densidades de *O. mykiss* en “pozones” que son sectores de los arroyos que se caracterizan por presentar mayor profundidad y

donde generalmente predomina la roca como sustrato (Obs. pers.). Por lo tanto, esta asociación negativa entre la presencia de *H. cordobae* y la proporción de roca podría ser resultante también de una preferencia del predador por estos sitios particulares.

Si bien ambas especies de truchas generaron un efecto negativo contundente sobre la presencia de *H. cordobae* y *O. achalensis*, la baja o nula co-ocurrencia registrada para *S. fontinalis* con estas especies de anfibios, indicaría que estos anfibios del sistema se ven aún más afectados si la especie de predador presente en los arroyos es *S. fontinalis*. Estas dos especies de peces predadores introducidos en las SPC pertenecen a la misma familia (Salmonidae), sin embargo, son diferentes tanto en su comportamiento como en el tipo de hábitat que utilizan. *S. fontinalis* soporta altas densidades de conespecíficos y se caracteriza por ser una especie voraz y agresiva (Grant, 1990; Dunham et al., 2002). De hecho en prácticamente todos los arroyos del área invadidos por esta especie, sus densidades son extremadamente altas (a razón de una trucha por metro lineal de arroyo) (Dominino, 2013). Cunjak (1983), reportó que a nivel de microhábitat, *O. mykiss* utiliza preferentemente sitios abiertos y sin cobertura mientras que *S. fontinalis* presenta una fuerte preferencia por sitios vegetados. Esta evidencia concuerda con lo observado a campo para estas especies en los arroyos del área (Obs. pers.). La asociación existente entre *S. fontinalis* y la vegetación acuática, podría comprometer la supervivencia de las especies que no presentan otra defensa contra predadores más que el uso de estos refugios.

El patrón de exclusión encontrado para las especies anteriores, no fue observado para los bufónidos del sistema (*R. achalensis* y *R. arenarum*). La ocurrencia de *R. arenarum*, no respondió a la presencia de predadores como se predijo aún a densidades altas de salmónidos. Además, aunque no se pudo analizar estadísticamente esta respuesta en *R. achalensis*, se registró co-ocurrencia de este anfibio con *S. fontinalis*. Dentro de la familia Bufonidae existe una tendencia filogenética en el desarrollo de sustancias tóxicas en la piel como defensa a la predación que vuelven impalatables a las larvas y tóxicos a los adultos (Jara & Perotti, 2009; Grasso et al., 2010; Ficetola et al., 2011; Regueira et al., 2016). De hecho, Grasso et al. (2010) demostraron mediante experimentos de palatabilidad que *S. fontinalis* no consume huevos, larvas ni adultos de

Anaxyrus canorus (Bufonidae) aún en condiciones de falta de alimento extremas. Teniendo en cuenta este mecanismo, podríamos sugerir que los salmónidos introducidos en las SPC no ejercerían un efecto negativo directo por predación sobre estas especies. Si bien la co-ocurrencia registrada entre *S. fontinalis* y *R. arenarum* fue relativamente baja, esta especie salmónido es más frecuente en los sectores de mayor altitud de las SPC donde la distribución de *R. arenarum* llega de forma marginal (Ferriz et al., 2010; Lescano et al., 2015). Por lo tanto, la baja co-ocurrencia en estas especies estaría más vinculada a la baja frecuencia de *R. arenarum* en sectores altos de las SPC que a un efecto directo de predación.

La escasa ocurrencia en los muestreos de *R. achalensis*, resultó esperable debido a que es una especie rara y poco abundante en el sistema. Si bien diversos autores reportaron a este micro-endemismo como una especie frecuente y con poblaciones estables en las SPC (Giambelluca, 1991; Sinsch et al., 2001), trabajos posteriormente publicados por Lescano (2013) y Verga (2012) comunican su baja frecuencia en los arroyos del área. Se considera necesario evaluar si las fluctuaciones en los tamaños poblacionales de esta especie responden a eventos cíclicos o si existen factores extrínsecos que están produciendo declinaciones poblacionales ya que se trata de una especie endémica y categorizada como amenazada (Vaira et al., 2012).

Considerando que el sistema estudiado en el presente trabajo está conformado por dos especies afectadas negativamente por los salmónidos (*H. cordobae* y *O. achalensis*) y dos especies de bufónidos (*R. arenarum* y *R. achalensis*) que presentarían una estrategia anti-predador, resultaría interesante realizar experimentos de palatabilidad y evaluar el comportamiento de las larvas de estas cuatro especies de anfibios con ambas especies de salmónidos introducidos en el sistema.

El patrón de ocurrencia en respuesta a la invasión de salmónidos que presentan los anfibios del sistema, es congruente con el encontrado en arroyos y vertientes de otros sistemas montañosos. Manenti y Pennati (2016) reportan la presencia de salmónidos como el principal factor que estructura los ensamblajes de anfibios que habitan cuerpos de agua lóticos de un sistema montañoso en Italia; mientras que algunas especies de anfibios se ven afectadas negativamente por predación o competencia por parte de los peces introducidos,

la única especie de bufónido presente en ese sistema (*Bufo bufo*), se encontró asociada positivamente a sitios con salmónidos. Los autores anteriormente mencionados, postulan que probablemente los salmónidos estén liberando las presiones de competencia interespecífica entre larvas favoreciendo la ocurrencia de aquellas que presentan estrategias anti-predador. Si bien en el presente trabajo no se abordó este tipo de mecanismos, los resultados obtenidos muestran una leve tendencia de ambas especies de bufónidos a encontrarse en mayor proporción en sectores con presencia de alguna especie de salmónido. Teniendo en cuenta esto, resultaría muy interesante evaluar en trabajos posteriores si este mecanismo opera en este sistema.

El presente trabajo, pone en evidencia el efecto negativo de las truchas introducidas sobre *H. cordobae* y *O. achalensis*, anfibios endémicos de las SPC, siendo una primera aproximación a un problema que puede tener consecuencias aún más complejas para el sistema. Estas consecuencias, están vinculadas con el importante rol que cumplen los anfibios en los procesos ecosistémicos: el ciclo de vida que presentan los anfibios es un importante mecanismo de flujo de biomasa y nutrientes desde el agua hacia la tierra (Gibbons et al., 2006; Altig et al., 2007). El impacto que tiene la erradicación de consumidores primarios debido a la introducción de salmónidos, altera tanto niveles tróficos inferiores, aumentando la biomasa de algas y nutrientes dentro de los cuerpos de agua, como niveles tróficos superiores disminuyendo los predadores terrestres como vertebrados e invertebrados riparios (Baxter et al., 2004; Mclaughlan et al., 2013). Por lo tanto, la extirpación de poblaciones locales de anfibios que representan un vínculo entre los sistemas acuáticos y terrestres y que al mismo tiempo son importantes consumidores primarios podría estar interrumpiendo los procesos ecosistémicos que se dan en la interfase agua-tierra en el sistema de estudio. Sumado a esto, es interesante remarcar que en las SPC ciertos vertebrados terrestres endémicos como *Lygophis vanzolinii* (Reptilia, Squamata) se alimentan casi exclusivamente de anfibios (Cabrera, 2015). Por lo tanto la extirpación de poblaciones de anfibios en estos arroyos quizá genere un efecto negativo en cascada sobre estos predadores vertebrados terrestres endémicos. En este sentido, resultaría interesante indagar sobre los efectos que genera la extirpación de anfibios en distintos niveles tróficos para mejorar el entendimiento

sobre el funcionamiento del sistema así como para dimensionar las consecuencias de la pérdida de anfibios en el área.

Teniendo en cuenta la evidencia expuesta en el presente trabajo y que las especies afectadas son *H. cordobae*, un endemismo de las SPC y *O. achalensis*, un microendemismo de los pastizales de altura de las SPC que presenta categoría de amenaza “vulnerable” a nivel nacional e internacional, sería conveniente considerar a la amenaza que representa la invasión de salmónidos en los planes de acción de conservación. Además, es necesario que las autoridades competentes generen políticas regionales de control y manejo de peces exóticos dirigidas a controlar las siembras ilegales, manejar poblaciones ya establecidas y erradicar en caso de que sea posible. Si bien la erradicación es costosa, localmente puede resultar muy favorable para las poblaciones de anfibios ya que se ha demostrado mediante experimentos que la remoción de truchas puede desacelerar e incluso revertir los procesos de extinción local de anfibios (Vredenburg, 2004; Pope, 2008).

5. CONCLUSIÓN

La invasión de salmónidos en las SPC impacta negativamente sobre *Hypsiboas cordobae* y *Odontophrynus achalensis*, dos especies endémicas de las Sierras Pampeanas Centrales, de las cuales *O. achalensis* está categorizada como vulnerable a nivel nacional e internacional. La distribución de estas especies en el área de estudio depende de la distribución actual de las truchas, quedando limitadas a arroyos a los cuales no pueden acceder los peces invasores. En contraste, las dos especies de bufónidos presentes en el sistema (*R. arenarum* y *R. achalensis*), no responden a la presencia de salmónidos ya que probablemente presentan estrategias anti-predador al igual que la mayoría de los miembros de la familia Bufonidae. La evidencia presentada en este trabajo, resulta de interés regional y aporta bases para comenzar a considerar acciones de manejo de peces invasores para la conservación de los anfibios endémicos del sistema.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Altig R., Whiles M.R., & Taylor C.L. (2007) What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology*, **52**, 386–395.
- Baigun C.R.M. & Rolando Q. (1985) Introducción de peces exóticos en la República Argentina. 1–90.
- Baxter C. V., Fausch K.D., Murakami M., & Chapman P.L. (2004) Fish Invasion Restructures Stream and Forest Food Webs By Interrupting Reciprocal Prey Subsidies. *Ecology*, **85**, 2656–2663.
- Bistoni M.A. & Hued A.C. (2002) Patterns of fish species richness in rivers of the central region of Argentina. *Brazilian Journal of Biology*, **62**, 753–764.
- Blaustein A.R. & Kiesecker J.M. (2002) Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters*, **5**, 597–608.
- Blaustein A.R. & Wake D. (1995) The puzzle of declining amphibian populations. *Sci Am*, **272**, 52–57.
- Bosch J., Rincón P.A., Boyero L., & Martínez-Solano I. (2006) Effects of Introduced Salmonids on a Montane Population of Iberian Frogs. *Conservation Biology*, **20**, 180–189.
- Bradford D.F. (1989) Allotopic Distribution of Native Frogs and Introduced Fishes in High Sierra Nevada Lakes of California : Implication of the Negative Effect of Fish Introductions. *Copeia*, **3**, 775–778.
- Bucciarelli G.M., Blaustein A.R., Garcia T.S., & Kats L.B. (2014) Invasion Complexities: The Diverse Impacts of Nonnative Species on Amphibians. *Copeia*, **4**, 611–632.
- Bull E.L. & Marx D.B. (2002) Influence of fish and habitat on amphibian communities in high elevation lakes in northeastern Oregon. *Northwest Science*, **76**, 240–248.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., Strien A. van, & Scharlemann J.P.W. (2010) Global Biodiversity : Indicators of Recent Declines. *Science*, **328**, 1164–1168.
- Cabido M. & Acosta A. (1985) Estudio fitosociológico de *Polylepys australis* Bitt. (“Tabaquillo”) en las Sierras de Córdoba. Argentina. *Documents phytosociologiques*, **9**, 385–400.
- Cabrera M.R. (2015) Aspectos generales sobre las serpientes: *Lygophis vanzolinii*. *Reptiles del centro de la Argentina* (ed. by UNC), pp. 149. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Cei J.M. (1980) *Amphibians of Argentina*. Università degli Studi di Firenze,
- Collins J.P. (2010) Amphibian decline and extinction : What we know and what we need to learn. *Diseases of Aquatic Organisms*, **92**, 93–99.
- Collins J.P. & Storfer A. (2003) Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, **9**, 89–98.

- Crump M.L. & Scott N.J.J. (2001) Relevamientos por Encuentros Visuales. *Medición y monitoreo de la diversidad biológica: métodos estandarizados para anfibios* (ed. by W.R. Heyer, M.A. Donnelly, M.R. McDiarmid, L.C. Hayek, and M.S. Foster), pp. 80–87. Smithsonian Institution Press,
- Cunjak R.A. & Green J.M. (1983) Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams. *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 1214–1219.
- Dominino J. (2013) Available at: <http://www.condoritoapn.com.ar/actividades/pesca-deportiva/>.
- Drost C. & Fellers G. (1996) Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California Sierra Nevada, USA. *Conservation Biology*, **10**, 414–425.
- Dunham J.B., Adams S.B., Schroeter R.E., & Novinger D.C. (2002) Alien invasions in aquatic ecosystems: Toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **12**, 373–391.
- Dunham J.B., Pilliod D.S., & Young M.K. (2004) Assessing the Consequences of Nonnative Trout in Headwater Ecosystems in Western North America. *Fisheries*, **29**, 18–26.
- Ferriz R.A., Baigún C.R.M., & Dominino J. (2010) Distribution patterns and trophic characteristics of salmonids and native species inhabiting high altitude rivers of Pampa de Achala region, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, **8**, 851–860.
- Ficetola G.F., Siesa M.E., Manenti R., Bottoni L., De Bernardi F., & Padoa-Schioppa E. (2011) Early assessment of the impact of alien species: Differential consequences of an invasive crayfish on adult and larval amphibians. *Diversity and Distributions*, **17**, 1141–1151.
- Giambelluca L.A. (1991) Nueva cita de *Bufo achalensis* Cei 1972. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, **7**, 21–22.
- Gibbons J.W., Winne C.T., Scott D.E., Willson J.D., Glaudas X., Andrews K.M., Todd B.D., Fedewa L.A., Wilkinson L., Tsaliagos R.N., Harper S.J., & Greene J.L. (2006) Remarkable amphibian biomass and abundance in an isolated wetland: Implications for wetland conservation. *Conservation Biology*, **20**, 1457–1465.
- Grant J.W.A. (1990) Aggressiveness and the Foraging Behaviour of Young-of-the-Year Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 915–920.
- Grasso R.L., Coleman R.M., & Davidson C. (2010) Palatability and Antipredator Response of Yosemite Toads (*Anaxyrus canorus*) to Nonnative Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) in the Sierra Nevada Mountains of California. *Copeia*, **3**, 457–462.
- Haro J.G. & Bistoni M.A. (1996) Ictiofauna de la provincia de Córdoba. *Biodiversidad de la provincia de Córdoba* (ed. by I.E. Di Tada and E.H.

- Bucher), pp. 169–190. Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto.
- Hartel T., Nemes S., Cogălniceanu D., Öllerer K., Schweiger O., Moga C.-I., & Demeter L. (2007) The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia*, **583**, 173–182.
- Hoffmann M., Hilton-Taylor C., Angulo A., Bohm M., Brooks T.M., & Butchart S.H.M. (2010) The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science*, **330**, 1503–1509.
- Hunter D.A., Smith M.J., Scroggie M.P., & Gilligan D. (2011) Experimental Examination of the Potential for Three Introduced Fish Species to Prey on Tadpoles of the Endangered Booroolong Frog, *Litoria booroolongensis*. *Journal of Herpetology*, **45**, 181–185.
- Jara F.G. & Perotti M.G. (2009) Toad Tadpole Responses to Predator Risk: Ontogenetic Change between Constitutive and Inducible Defenses. *Journal of Herpetology*, **43**, 82–88.
- Jofré G.M., Reading C.J., & Di Tada I.E. (2005) Breeding behaviour and reproduction in the Pampa de Achala toad, *Bufo achalensis*. *Amphibia-Reptilia*, **26**, 451–458.
- Kats L.B. & Ferrer R.P. (2003) Alien predators and amphibian declines : review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*, **9**, 99–110.
- Knapp R. a & Matthews K.R. (2000) Non-Native Mountain Fish Introductions and the within Decline of the Yellow-Legged Frog from within Protected Areas. *Conservation Biology*, **14**, 428–438.
- Kolenc F., Borteiro C., Alcalde L., Baldo D., Cardozo D., & Faivovich J. (2008) Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa* 1927, 1–66.
- Larson G.L. & Hoffman R.L. (2002) Abundances of northwestern salamander larvae in montane lakes with and without fish, Mount Rainier National Park, Washington. *Northwest Science*, **76**, 35–40.
- Lavilla E. & Di Tada I. (2004) Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T57185A11583065.en>.
- Lavilla E., Di Tada I., & Reading C.J. (2010) Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T54564A11152411>.
- Leprieur F., Beauchard O., Blanchet S., Oberdorff T., & Brosse S. (2008) Fish Invasions in the World's River Systems: When Natural Processes are Blurred By Human Activities. *PLoS Biology*, **6**, e28.
- Lescano J.N., Longo S., & Robledo G. (2013) Chytridiomycosis in endemic amphibians of the mountain tops of the Córdoba and San Luis ranges, Argentina. **102**, 249–254.
- Lescano J.N., Nori J., Verga E., Robino F., Bonino A., Miloch D., Ríos N., & Leynaud G.C. (2015) Anfibios de las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina : diversidad y distribución altitudinal. *Cuadernos de herpetología*, **29**, 103–115.

- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., & De Poorter M. (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species*.
- Manenti R. & Pennati R. (2016) Environmental factors associated with amphibian breeding in streams and springs: effects of habitat and fish occurrence. *Amphibia-Reptilia*, .
- Mazerolle M.J. (2006) Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, **27**, 169–180.
- McCune B. & Grace J. (2002) *MRPP (Multi-response Permutation Procedures) and related techniques*.
- Mcdowall R.M. (2006) Crying wolf , crying foul , or crying shame : alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes ? *Rev Fish Biol Fisheries*, **16**, 233–422.
- Mclaughlan C., Gallardo B., & Aldridge D.C. (2013) How complete is our knowledge of the ecosystem services impacts of Europe ' s top 10 invasive species ? *Acta Oecologica*, 1–12.
- Miloch D., Bonino A., & Lescano J.N. (2014) Diferencias en el microhábitat utilizado por larvas de dos anfibios endémicos de las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina. *Libro de Resúmenes XV Congreso Argentino de Herpetología* pp. 89.
- Orizaola G. & Braña F. (2006) Effect of salmonid introduction and other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation*, **9**, 171–178.
- Pilliod D.S. & Peterson C.R. (2001) Local and Landscape Effects of Introduced Trout on Amphibians in Historically Fishless Watersheds. *Ecosystems*, **4**, 322–333.
- Pimm S.L., Jenkins C.N., Abell R., Brooks T.M., Gittleman J.L., Joppa L.N., Raven P.H., Roberts C.M., & Sexton J.O. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, **344**, 1246752 (1–10).
- Pope K.L. (2008) Assessing changes in amphibian population dynamics following experimental manipulations of introduced fish. *Conservation Biology*, **22**, 1572–1581.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Regueira E., Dávila C., & Hermida G.N. (2016) Morphological Changes in Skin Glands During Development in *Rhinella Arenarum* (Anura: Bufonidae). *The Anatomical Record*, **299**, 141–156.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., & Robledo Y.C. (2011) InfoStat versión 2011. 195–199.
- Sinsch U., Di Tada I.E., & Martino A.L. (2001) Longevity , Demography and Sex-Specific Growth of the Pampa de Achala Toad , *Bufo achalensis* CEI , 1972. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **36**, 95–104.
- Stuart S.N., Chanson J.S., Cox N.A., Young B.E., Rodrigues A.S.L., Fischman

- D.L., & Waller R.W. (2004) Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science*, **306**, 1783–1786.
- Urban M.C., Richardson J.L., & Freidenfelds N.A. (2014) Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*, **7**, 88–103.
- Vaira M., Akmentins M., Attademo M., Baldo D., & Barrasso D. (2012) Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de herpetología*, **26**, 131–159.
- Verga E.G., Leynaud G.C., Lescano J.N., & Bellis L.M. (2012) Is livestock grazing compatible with amphibian diversity in the High Mountains of Córdoba, Argentina? *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 823–832.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., & Westbrooks R. (1996) Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist*, 218–228.
- Vredenburg V.T. (2004) Reversing introduced species effects : Experimental removal of introduced fish leads to rapid recovery of a declining frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 7646–7650.
- Welcomme R.L. (1988) International introductions of inland aquatic species. *Fisheries*, **294**, .
- Woodford D.J. & McIntosh A.R. (2013) Effects of introduced trout predation on non-diadromous galaxiid fish populations across invaded riverscapes. *Science for Conservation*, 1–23.
- Zimmerman B.L. (2001) Transectas de Bandas Auditivas. *Medición y monitoreo de la diversidad biológica: métodos estandarizados para anfibios* (ed. by W.R. Heyer, M.A. Donnelly, M.R. McDiarmid, L.C. Hayek, and M.S. Foster), pp. 87–93. Smithsonian Institution Press,