

COMPOSICIÓN ALIMENTARIA DE LA RANA TORO EXÓTICA (*AQUARANA CATESBEIANA*) EN UN HUMEDAL DE MONTAÑA CERCA DE LA FRONTERA MÉXICO-ESTADOS UNIDOS: DIETA DE LA RANA TORO EN BAJA CALIFORNIA

DIETARY COMPOSITION OF THE EXOTIC AMERICAN BULLFROG (*AQUARANA CATESBEIANA*) IN A MOUNTAIN WETLAND NEAR THE MEXICO-U.S.A. BORDER: DIET OF THE AMERICAN BULLFROG IN BAJA CALIFORNIA

Edith Andrea Navarro-Tiznado^{1,3}, Gorgonio Ruiz-Campos^{2*} & Jorge H. Valdez-Villavicencio³

¹Telesecundaria No. 4, Ejido La Misión, Ensenada, Baja California, 22765, México.

²Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, 22860, México.

³Conservación de Fauna del Noroeste A.C., Ensenada, Baja California, 22897, México.

*Correspondencia: gruiz@uabc.edu.mx

Received: 2023-05-31. Accepted: 2024-03-14. Published: 2024-04-16.

Editor: César Antonio Ríos-Muñoz, México.

Abstract.– We analyzed the feeding composition of the exotic American bullfrog (*Aquarana catesbeiana*) from a mountain wetland of Baja California, near the Mexico-United States border, during spring and summer of 2016. We examined the stomach contents of 65 specimens of bullfrogs by sex, age and size, and quantified the integral contribution of the prey in the diet by means of the relative importance index, and their relationship with biotic and environmental factors. We documented that bullfrogs importantly prey on the exotic red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*), which showed modifications in dietary composition by sex and age of the individuals, as well as seasonally. Size of prey consumed was independent of the body size of the predator, which indicates no selective predation. The weight of fat body in bullfrogs was positively related to the consumption of the three main prey in the diet (red swamp crayfish, terrestrial isopods Armadillidiidae and ants Formicidae). This study shows that the bullfrog consumes a great proportion of red crayfish when both exotic species share the aquatic environment.

Keywords.– Baja California, bullfrog, diet, invasive species, prey size.

Resumen.– Analizamos la composición alimentaria de la rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en un humedal de montaña de Baja California cerca de la frontera México-Estados Unidos, durante la primavera y verano de 2016. Examinamos el contenido estomacal de 65 especímenes por sexo, edad y talla. Además, cuantificamos la contribución integral de las presas (frecuencia, número y volumen) en la dieta mediante el índice de importancia relativa, y su relación con factores ambientales y bionómicos. Documentamos que la rana toro consume de manera importante al langostino rojo exótico (*Procambarus clarkii*), lo que modifica la composición de la dieta entre sexo, edad y entre estaciones. El tamaño de presa consumida fue independiente del tamaño corporal del depredador, lo cual sugiere una depredación no selectiva. El peso del cuerpo graso estuvo relacionado positivamente con el consumo de las tres principales presas en la dieta de la rana toro (langostino rojo, isópodos terrestres Armadillidiidae y hormigas Formicidae). Este estudio demuestra que la rana toro consume una gran proporción de langostino rojo cuando ambas especies exóticas comparten el ambiente acuático.

Palabras clave.– Baja California, dieta, especie invasora, rana toro, tamaño de presa.

INTRODUCCIÓN

La rana toro *Aquarana catesbeiana* (Shaw, 1802) está considerada dentro de las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Lowe et al., 2000; Kraus, 2009). Esta especie nativa del este de Norteamérica ha sido introducida en más de 40 países del mundo (Lever, 2003), incluyendo el noroeste y centro de México (Lavin et al., 2014) y otros países de Sudamérica (Barbosa et al., 2017; Laufer et al., 2021), principalmente para fines de cultivo y consumo humano (Kraus, 2009). La rana toro es conocida por sus efectos negativos sobre las comunidades de vertebrados nativos, especialmente de anuros, vía exclusión competitiva, depredación, alteración de hábitat y transmisión de enfermedades (Ficetola et al., 2007; Kraus, 2009; Both & Grant, 2012; Batista et al., 2015; Laufer & Gobel, 2017; Chang et al., 2022; Laufer et al., 2023).

La composición de la dieta de esta rana ha sido ampliamente estudiada en otras partes del mundo donde ésta ha sido introducida, principalmente por sus efectos negativos sobre distribución y abundancia de anfibios y otros vertebrados nativos vía competencia y/o depredación (Kupferberg, 1997; Hammerson, 1982; Hirai, 2004; Pearl et al., 2004; Jancowski & Orchard, 2013; Lee 1969; Werner et al., 1995; Wu et al., 2005; Xuan et al., 2015), interferencia acústica (Both & Grant, 2012) y transmisión de patógenos (Schloegel et al., 2009; Chang et al., 2022).

En el occidente de Estados Unidos de América, la rana toro ha sido la causa principal de disminución de las poblaciones de la rana de patas amarillas (*Rana boylei*), de la rana de patas rojas (*R. draytonii*) en California, y la rana manchada (*R. pretiosa*) en Oregon (Dumas, 1966; Kupferberg, 1997; Lawler et al., 1999; Moyle, 1973). La alta capacidad de adaptación de la rana toro por su amplio nicho trófico la convierte en un depredador oportunista o generalista, con una composición de dieta altamente variada de acuerdo con la disponibilidad de presas en el ambiente (Jancowski & Orchard, 2013; Peterson et al., 2013; Toledo et al., 2007; Quiroga et al., 2015; Laufer et al., 2021). En México se han realizado pocos estudios sobre la composición de la dieta de la rana toro como el de Ortiz-Serrato et al. (2014), quienes reportaron al langostino rojo (*Procambarus clarkii*) como principal componente de la dieta de adultos de rana toro en una localidad cerca de la costa en el noroeste de Baja California. Además, demostraron que la composición de la dieta varía dependiendo de la temporada del año, sexo y tamaño del organismo. Gatica-Colima & Ramos-Guerra (2014) reportaron que la dieta de rana toro en el noroeste de Chihuahua estuvo compuesta principalmente por coleópteros, ortópteros

y hemípteros. Sin embargo, estos estudios se encuentran en humedales con diferente altitud, clima y vegetación, por lo que este estudio busca contribuir al conocimiento de la dieta de rana toro en un humedal de montaña a 972 m.s.n.m. de altitud, en las proximidades al límite internacional México-Estados Unidos de América.

La hipótesis de este estudio radica en que la dieta de la rana toro es diferente entre los sexos, edades y épocas del año como resultado de la amplia plasticidad trófica que posee este anfibio invasor en el uso de recursos tróficos disponibles en los ecosistemas referidos. En este contexto, el presente estudio describe: (1) la composición de la dieta de la rana toro por sexo, etapa ontogénica y época del año en un humedal de montaña cercano a la frontera internacional México-Estados Unidos, (2) la relación de la dieta con variables bionómicas y ambientales, y (3) las principales presas consumidas por esta especie exótica invasora.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Ciénega Redonda es un humedal de montaña ubicado en el municipio de Tecate, Baja California, México (32.53196° N, 116.31719° W, WGS84, 972 m s.n.m.), a 7.6 km al sur de la frontera México- Estados Unidos (Fig. 1). Esta localidad se encuentra en la región mediterránea de Baja California (Bailey, 1998) y pertenece a la cuenca río Tijuana (CONAGUA, 2015). El principal tipo de vegetación es chaparral compuesto principalmente por *Adenostoma fasciculatum*, *A. sparsifolium*, *Rhus integrifolia* y *R. ovata* (Delgadillo, 1997). El clima es de tipo mediterráneo con una temperatura media mensual de 16 °C y precipitación media anual de 321 mm, caracterizado por inviernos fríos y lluviosos y veranos cálidos y secos (Delgadillo, 1997). Ciénega Redonda es un rancho ecoturístico con un lago natural de 17,256 m² de superficie y 546 m perímetro, que ha disminuido su superficie posterior a la sequía de 2017 un 26.6% (área = 4,588.2 m², perímetro = 361.8 m).

Trabajo de campo

Los muestreos de rana toro se realizaron bimestralmente entre marzo y septiembre de 2016 (19-21 de marzo, 19-21 de mayo, 18-20 de julio, y 18-20 de septiembre). El muestreo del 19-21 de marzo fue considerado dentro de la estación de lluvias y el resto de los muestreos bimestrales en la estación de secas. De manera paralela al muestreo de ejemplares se midieron variables atmosféricas como temperatura del aire (°C), humedad relativa (%) y velocidad del viento (km/h) con una estación portátil

Kestrel 3500, como también variables fisicoquímicas del agua como temperatura (°C), conductividad (μS/cm), pH y total de sólidos disueltos (TDS, ppm), todas ellas medidas con un equipo Hydrolab Scout 2.

Cada evento de muestreo tuvo una duración de tres días en los que la búsqueda y captura de ejemplares de rana toro se realizó entre las 20:00 y las 23:00 h. La búsqueda de los ejemplares fue realizada con ayuda de lámparas de mano que permitieron localizarlos alrededor del cuerpo de agua y entre la vegetación litoral y ribereña. La captura de los ejemplares fue manual y con ayuda de redes de cuchara. Los ejemplares capturados fueron colocados en cubetas de plástico con tapa para ser posteriormente transportados al campamento, donde estos individuos fueron sacrificados con una inyección de pentobarbital sódico o con cloroformo al 10% siguiendo el protocolo de Pisani (1973). De

cada individuo se obtuvieron los siguientes datos: sexo, edad, peso, longitud hocico-cloaca (LHC) y peso del cuerpo graso.

La LHC de cada individuo fue medida con un vernier (precisión 0.01 mm) y el peso fue medido en una balanza electrónica Ohaus Navigator NVT3201/1 (precisión 0.1 g). El estómago de cada individuo capturado fue extraído en campo, mismo que fue medido con un vernier (precisión 0.01 mm) y pesado en la balanza electrónica antes de colocarlo en una solución de formaldehído al 10% neutralizada con borato de sodio siguiendo el protocolo de Hall (1962). También el cuerpo graso de cada individuo fue removido y pesado, siendo este cuerpo un reservorio primario de lípidos para reproducción que alcanza su tamaño máximo justo antes de la brumación y su tamaño mínimo justo después de la reproducción (Duellman & Trueb, 1986). Los estómagos permanecieron en el fijador

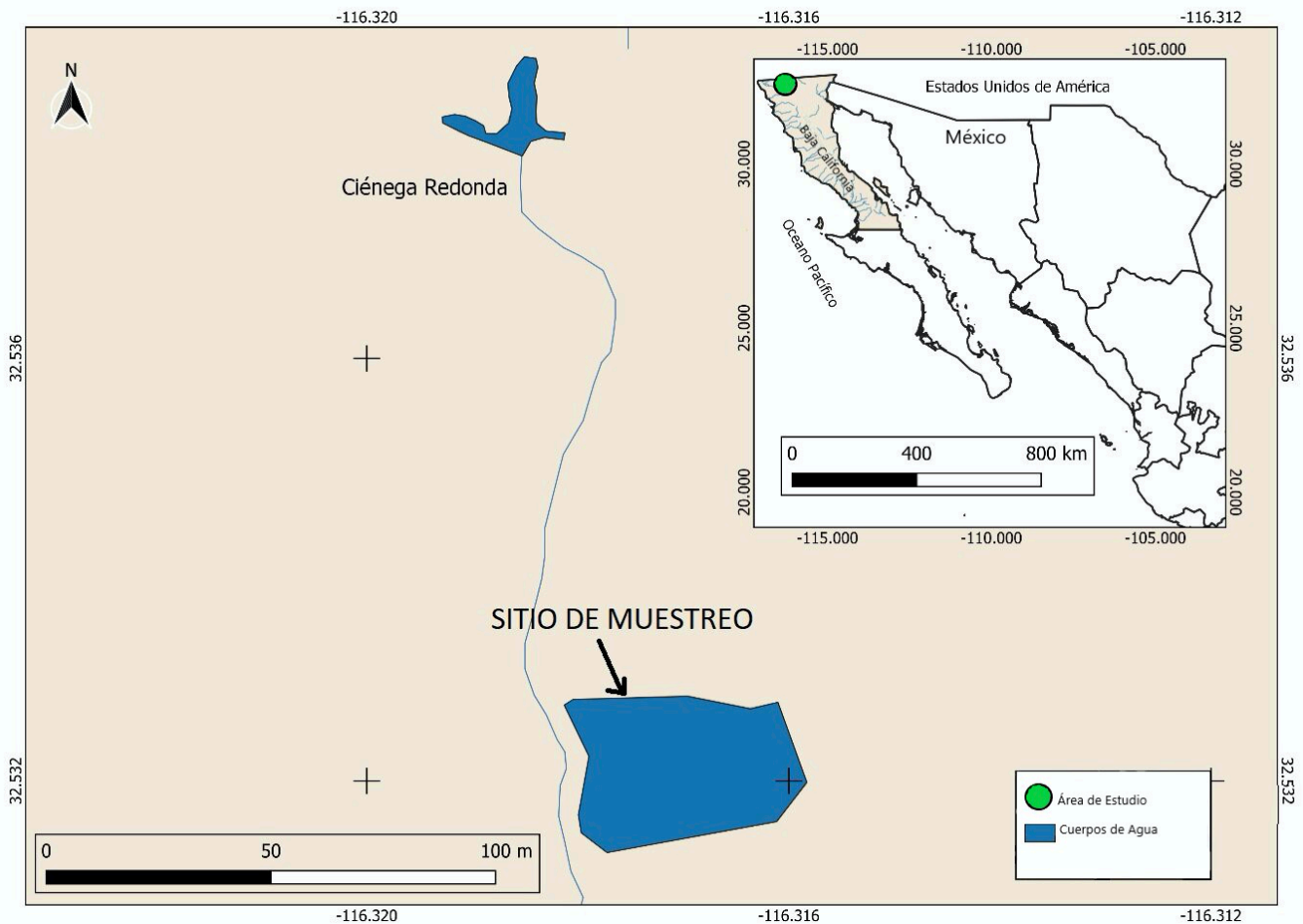


Figure 1. Location of the American bullfrog survey site in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, Mexico.

Figura 1. Ubicación del sitio de muestreo de rana toro en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México.

durante una semana, después en agua por un día, y finalmente se preservaron en alcohol etílico al 70%. El análisis de contenido estomacal fue examinado por sexo, edad y por evento de muestreo. El sexo se determinó por medio de la observación del tamaño relativo del tímpano donde el diámetro del tímpano es mayor que el del ojo en machos, mientras que en hembras es igual o menor al tamaño del ojo (Álvarez-Romero et al., 2005). El sexado de los individuos juveniles se realizó en el laboratorio con la ayuda de un vernier digital (precisión 0.01 mm) la medición del diámetro del tímpano y el ojo de cada organismo. La edad de los organismos se determinó con las medidas del tamaño de LHC basados en los intervalos de talla descritos para esta especie en Baja California por Ortiz-Serrato et al. (2014): juveniles (≤ 86 mm) y adultos (87 mm a 128 mm).

Los estómagos fueron pesados antes y después de la extracción de su contenido con una balanza analítica digital marca Ohaus, modelo AP 110-0 (precisión de 0.0001 g). El objetivo de pesar cada estómago fue determinar la biomasa de presas consumidas por cada individuo. El contenido estomacal fue colocado en una caja de Petri para la separación, cuantificación e identificación de los rubros alimenticios. La identificación de las presas se realizó cuando fue posible a la categoría taxonómica más baja posible, utilizando claves taxonómicas para invertebrados (McCafferty, 1981; Merrit et al., 2008) e insectos acuáticos (Usinger, 1968).

Análisis estadístico

Para determinar la contribución en la dieta de las presas consumidas por la rana toro se determinó el índice de importancia relativa (Pinkas et al., 1971; IIR). Este índice integra la contribución porcentual de cada tipo de presa por frecuencia de aparición, número y peso, mediante la ecuación:

$$IIR = (\%N + \%P) (\%FA)$$

Donde $\%N = n_i/N * 100$, siendo n_i el número de la presa de tipo i y N el número total de presas; $\%P = p_i/P * 100$, siendo p_i el peso de la presa tipo i y P el peso de todas las presas encontradas; y $\%FA$ (porcentaje de frecuencia de aparición) = $f_i/F * 100$, siendo f_i el número de estómagos donde aparece la presa tipo i y F el número de estómagos analizados.

Con el propósito de cuantificar la similitud de la composición trófica entre clases de talla, sexos, y estaciones del año, se utilizó la ecuación de traslape de nicho de Schoener (1970). Esta ecuación se define como:

$$\alpha = [1 - 0.5 (\sum |P_{xj} - P_{yj}|)] * 100$$

Donde α = traslape trófico, P_{xj} = proporción del taxón presa j (%IIR) en la dieta del grupo x (sexo, talla o estación del año x), y P_{yj} = proporción del taxón presa j (%IIR) en la dieta del grupo y (sexo, talla o estación del año y). Esta ecuación es apropiada cuando no se dispone de datos de disponibilidad de presas en el ambiente (Wallace, 1981). La significancia del traslape se consideró para valores $\geq 60\%$ (Zaret & Rand, 1971), donde los grupos comparados comparten más de la mitad de los recursos presa consumidos.

A partir de esta información se construyó una matriz de similitud trófica para talla, sexo y para los meses de muestreo, se generaron dendrogramas utilizando el método de agrupamiento por pares promediados ponderados y la métrica de distancia de Chebyshev (StatSoft, 2008). Este último algoritmo de distancia está definido como:

$$D_{cheb}(i,j) = \max_k |X_{ik} - X_{jk}|$$

Donde la distancia entre dos vectores es la mayor de las diferencias a lo largo de cualquier dimensión de coordenadas. Asimismo, se calculó la diversidad trófica de cada individuo de la rana toro considerando el sexo, edad y mes de muestreo con el índice de diversidad de Shannon (Pielou, 1975), el cual se define como:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde $p_i = n_i/N$, siendo n_i el número de individuos del taxón presa i en el estómago analizado según sea el caso (sexo, edad o mes de muestreo), y N el total de individuos de todos los taxones presa en el estómago analizado, según sea el caso (sexo, edad o mes de muestreo).

Los valores de LHC de la rana toro y tamaño de presa promedio consumido demostraron en ambos casos una distribución no normal de acuerdo con la prueba Shapiro-Wilk ($p = 0.004$ y 0.007 , respectivamente), por lo que se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (Sokal & Rohlf, 1981) para determinar el grado de asociación entre el tamaño de la rana toro (con una proporcionalidad directa con la amplitud de la boca) y el tamaño promedio de presa consumida.

La diversidad de presas por estómago fue comparada entre meses de muestreo, sexos y edades utilizando pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis, según sea el caso. Para determinar la relación de las variables ambientales y biónómicas sobre la proporción de consumo (%IIR) de las principales presas en la dieta de la rana toro, se

utilizó un análisis de componentes principales, considerando a los meses de muestreo como la variable de agrupamiento, como variables activas a las principales presas consumidas, LHC, peso del estómago, cuerpo graso y diversidad trófica por estómago, y como variables suplementarias a la temperatura del agua y aire, humedad relativa, velocidad del viento, pH, conductividad, y total de sólidos disueltos (TDS). Todos los análisis estadísticos los procesamos con el programa Statistica 8.0 (StatSoft, 2008) a un nivel de significancia $p = 0.05$.

RESULTADOS

Las variables ambientales registradas en los diferentes eventos de muestreo en el área de estudio se presentan en la Tabla 1, representando el muestreo de marzo a la estación de lluvias, en cambio los muestreos de mayo, junio, julio y septiembre a la estación de secas.

Recolectamos 65 individuos de rana toro (LHC de 51-205 mm), repartidos en 45 hembras, 20 machos, de los cuales 38 individuos fueron adultos y 27 juveniles. Identificamos un total de 224 presas que fueron clasificadas en 31 rubros alimenticios. De los rubros identificados 22 de ellos fueron insectos, dos pertenecieron a crustáceos (*P. clarkii* y Armadillidiidae), dos a arácnidos y uno a anfibios (*A. catesbeiana*). Los rubros restantes correspondieron a gasterópodos, mamíferos (*Peromyscus* sp.), peces (*Gambusia affinis*) y material vegetal (Tabla 2). Los resultados del índice de importancia relativa (%IIR), demostraron que los rubros alimenticios mejor representados en la dieta de la rana toro fueron el langostino rojo (*P. clarkii*) con el 44%, y los isópodos terrestres de la familia Armadillidiidae con el 24% (Tabla 2).

Al comparar la dieta entre sexos (Tabla 3), se observa que los machos ($n = 15$) tienen una fuerte preferencia por el langostino rojo (67%), mientras que las hembras ($n = 24$) tienen una dieta más equilibrada en el consumo de isópodos terrestres de la familia Armadillidiidae (32%) y el langostino rojo (33%). De igual forma al comparar la dieta entre juveniles ($n = 26$) y adultos ($n = 39$) de rana toro, es notable una preferencia marcada de los adultos por el consumo de presas grandes como el langostino rojo (85%), en cambio los juveniles lo hacen sobre presas más pequeñas como los isópodos terrestres de la familia Armadillidiidae (34%) y hormigas de la familia Formicidae (22%). En términos de la temporalidad, la dieta de la rana toro cambió a lo largo de los meses, siendo el langostino rojo la presa más consumida en los meses de primavera marzo (34%), mayo (72%) y septiembre (79%), mientras que en julio los isópodos terrestres Armadillidiidae (45%) y las hormigas Formicidae (18%) fueron las más consumidas (Tabla 3).

Table 1. Mean values of environmental variables recorded during bimonthly samplings for American bullfrogs in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México.

Tabla 1. Valores promedio de variables ambientales registradas en los muestreos bimestrales para rana toro en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México.

Fecha	19 marzo 2016	19 marzo 2016	18 julio 2016	18 septiembre 2016
Hora	20:45	20:00	20:25	20:46
Condición meteorológica	Despejado con brisa	Parcialmente nublado	Despejado	Despejado
Temperatura del aire (°C)	8.2	10.8	25.7	24.6
Humedad relativa (%)	71.4	79.7	52.2	53.0
Velocidad del viento (km/h)	2.0	7.8	2.2	1.5
Temperatura del agua (°C)	14.2	19.1	24.1	19.3
pH	7.77	7.8	8.25	9.03
Conductividad (µS/cm)	965	869	917	936
TDS (ppm)	965	475	624	668

La similitud alimentaria de la rana toro entre los meses de muestreo arrojó valores en todos los casos por debajo del 60%. De igual forma, la similitud de la dieta entre machos y hembras fue menor a 60% ($\alpha = 0.56$) pero entre hembras y juveniles la similitud trófica fue significativa con un valor de 67% ($\alpha = 0.67$). La diversidad de presas por estómago varió de 0 a 2.105 bits durante el período de estudio, con muchos casos (19) con valores de cero debido a la presencia de un solo tipo de presa, principalmente de langostino rojo. La diversidad trófica promedio (Tabla 3) fue similar entre meses de muestreo (prueba Kruskal-Wallis, $H = 5.773$, $p = 0.062$);

De igual manera, la diversidad promedio de presas por estómago fue similar entre hembras (0.993) y machos (0.628) (prueba *U* de Mann-Whitney, $U = 159.5$, $p = 0.229$). Sin embargo, cuando comparamos la diversidad promedio de presas por estómago a nivel de edades, los juveniles tuvieron una dieta más diversa (1.2023) en contraste con los adultos (0.477) (prueba *t* Student, $t = 3.860$, $p < 0.001$).



Table 2. Diet composition of exotic American bullfrogs (*Aquarana catesbeiana*) in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, during the months of March to September 2016. n= number of prey items identified and quantified, %FA= percent of occurrence frequency, %N= percent by number, %P= percent by weight, IIR= index of relative importance, and %IIR= percent of index of relative importance. Values in bold indicate types of prey with higher contribution to the diet.

Tabla 2. Composición de la dieta de rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, durante los meses de marzo a septiembre de 2016. n= Número de presas identificables contabilizadas, %FA= porcentaje de frecuencia de aparición, %N= porcentaje numérico, %P= porcentaje de peso, IIR= índice de importancia relativa, y %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa. Valores en negritas indican los tipos de presas que tuvieron una mayor contribución en la composición de la dieta.

Presa	n	%FA	%N	%P	IIR	%IIR
Insecta						
Aeshnidae	5	7.69	2.65	0.28	20.70	0.99
Apidae	11	7.69	5.75	0.61	44.86	2.16
Carabidae	4	29.23	2.21	0.45	65.12	3.13
Chironomidae	3	7.69	1.33	0.12	10.33	0.50
Coccinellidae	1	1.54	0.44	0.02	0.70	0.03
Coenagrionidae	8	7.69	3.54	0.48	27.71	1.33
Corixidae	2	3.08	0.88	0.03	2.75	0.13
Dryopinae	3	3.08	0.88	0.10	2.82	0.14
Dytiscidae	1	1.54	0.44	0.00	0.68	0.03
Elateridae	4	3.08	1.77	0.01	5.46	0.26
Elmidae	4	3.08	1.33	0.14	4.23	0.20
Forficulidae	4	3.08	0.88	0.03	2.76	0.13
Formicidae	22	9.23	8.85	0.06	81.75	3.93
Haliplidae	2	3.08	0.88	0.12	2.84	0.14
Hydrophilidae	9	10.77	3.54	0.77	38.89	1.87
Leptoceridae	1	1.54	0.44	0.01	0.69	0.03
Muscidae	7	3.08	1.33	0.02	4.11	0.20
Pyralidae	3	3.08	1.33	0.16	4.24	0.20
Restos de insectos	14	21.54	6.25	1.54	136.16	6.59
Sphecidae	3	3.08	1.77	0.30	5.75	0.28



Table 2 (Cont.). Diet composition of exotic American bullfrogs (*Aquarana catesbeiana*) in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, during the months of March to September 2016. n= number of prey items identified and quantified, %FA= percent of occurrence frequency, %N= percent by number, %P= percent by weight, IIR= index of relative importance, and %IIR= percent of index of relative importance. Values in bold indicate types of prey with higher contribution to the diet.

Tabla 2 (Cont.). Composición de la dieta de rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, durante los meses de marzo a septiembre de 2016. n= Número de presas identificables contabilizadas, %FA= porcentaje de frecuencia de aparición, %N= porcentaje numérico, %P= porcentaje de peso, IIR= índice de importancia relativa, y %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa. Valores en negritas indican los tipos de presas que tuvieron una mayor contribución en la composición de la dieta.

Presa	n	%FA	%N	%P	IIR	%IIR
Tenebrionidae	1	1.54	0.44	0.00	0.68	0.03
Vespidae	3	3.08	1.34	0.08	4.20	0.20
Arachnida	11	4.62	2.21	0.12	10.33	0.50
Pisauridae	4	6.15	2.21	0.07	13.68	0.66
Crustacea						
Armadillidiidae	39	29.23	17.26	0.70	505.13	24.28
Procambarus clarkii	37	49.23	16.37	85.52	890.24	43.48
Teleostei						
<i>Gambusia affinis</i>	1	1.54	0.44	0.03	0.71	0.03
Gastropoda	3	1.54	1.34	0.05	2.11	0.10
Amphibia						
<i>Aquarana catesbeiana</i>	1	1.54	0.45	7.62	8.31	0.40
Mammalia						
<i>Peromyscus sp.</i>	1	1.54	0.45	0.58	1.27	0.06
Material vegetal	12	18.46	5.36	0.43	99.33	4.81

En lo que respecta al peso del cuerpo graso de los individuos, los valores promedio oscilaron entre 1.03 g en julio a 5.82 g en septiembre (Tabla 3), demostrando diferencias significativas entre los meses de muestreo (prueba Kruskal-Wallis, $H = 9.98$, $p = 0.019$). A nivel de sexos, los machos registraron un mayor peso promedio del cuerpo graso (4.70 g) en comparación con las hembras (1.83 g; prueba U de Mann-Whitney, $U = 257.5$, $p = 0.019$). Por edad, los adultos tuvieron un cuerpo graso promedio significativamente más desarrollado (4.49 g) en contraste con los

juveniles (0.09 g; prueba U de Mann-Whitney, $U = 174$, $p < 0.001$). La relación entre el tamaño de la rana toro (LHC) y el tamaño promedio de la presa consumida resultó ser no significativa ($r_s = 0.209$, $n = 39$, $p > 0.05$), lo cual indica que este anuro exótico no muestra una selección de las (presas por su tamaño y contenido energético).

En el análisis de componentes principales para determinar la relación de variables ambientales y bionómicas sobre las



Table 3. Percentage of index of relative importance (% IRI) of prey consumed by exotic American bullfrogs (*Aquarana catesbeiana*) in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California. Values in bold indicate prey types with major contribution to the diet. The mean prey diversity per stomach and weight of body fat appears in the bottom of the table.

Tabla 3. Porcentaje de índice de importancia relativa (% IIR) de presas consumidas por rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California. Valores en negritas indican los tipos de presas con mayor contribución a la dieta. Los valores promedio de diversidad de presas por estómago y peso de cuerpo graso aparecen al calce del cuadro.

Taxa Presas	meses en 2016				Sexo		Edad	
	Marzo n =15	Mayo n = 20	Julio n =15	Sept. n=15	Hembra n=24	Macho n =15	Adulto n =39	Juvenil n =26
Insecta								
Aeshnidae	3.68	0.00	1.01	0.46	0.73	1.94	0.09	2.12
Apidae	12.33	0.00	0.25	1.21	2.90	0.48	2.77	0.54
Carabidae	0.62	0.31	0.98	0.80	1.52	0.00	0.34	0.94
Chironomidae	0.00	0.00	0.76	0.00	0.19	0.00	0.00	0.38
Coccinellidae	0.00	0.31	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.11
Coenagrionidae	0.63	0.00	0.00	0.00	2.39	0.00	0.08	4.01
Corixidae	0.61	0.00	6.76	0.00	0.24	0.00	0.08	0.14
Dryopinae	0.62	0.00	0.24	0.44	0.25	0.00	0.00	0.65
Dytiscidae	0.00	0.31	0.00	0.00	0.00	0.48	0.00	0.15
Elateridae	0.00	2.50	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	1.16
Elmidae	0.00	0.31	0.00	0.61	0.06	0.36	0.00	0.96
Forficulidae	0.00	0.31	0.24	0.00	0.24	0.00	0.08	0.16
Formicidae	0.61	0.31	18.36	0.35	7.15	0.00	0.00	22.12
Haliplidae	0.00	0.31	0.26	0.00	0.06	1.39	0.08	0.20
Hydrophilidae	1.24	3.78	0.26	0.00	2.92	0.00	0.77	2.99
Leptoceridae	0.61	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.15
Muscidae	0.00	0.62	0.24	0.00	0.36	0.00	0.00	0.30
Pyralidae	1.22	0.32	0.00	0.00	0.37	0.96	0.17	0.23
Restos de insectos	2.48	2.83	4.06	14.5	8.68	7.78	1.36	15.37
Sphecidae	0.00	0.00	0.77	0.55	0.50	0.00	0.00	1.36
Tenebrionidae	0.61	0.00	0.00	0.00	0.060	0.00	0.08	0.00
Vespidae	1.24	0.00	0.24	0.79	0.12	3.87	0.25	0.92
Arachnida	0.00	0.31	1.95	0.00	0.49	0.48	0.00	1.57
Araneae	0.00	0.00	5.81	0.40	1.43	0.97	0.17	2.42



Table 3 (Cont.).Percentage of index of relative importance (% IRI) of prey consumed by exotic American bullfrogs (*Aquarana catesbeiana*) in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California. Values in bold indicate prey types with major contribution to the diet. The mean prey diversity per stomach and weight of body fat appears in the bottom of the table.

Tabla 3 (Cont.). Porcentaje de índice de importancia relativa (% IIR) de presas consumidas por rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California. Valores en negritas indican los tipos de presas con mayor contribución a la dieta. Los valores promedio de diversidad de presas por estómago y peso de cuerpo graso aparecen al calce del cuadro.

Taxa Presas	meses en 2016				Sexo		Edad	
	Marzo n =15	Mayo n = 20	Julio n =15	Sept. n=15	Hembra n=24	Macho n =15	Adulto n =39	Juvenil n =26
Pisauridae	0.00	3.75	0.00	0.37	0.54	0.00	0.08	1.75
Crustacea								
Armadillidiidae	21.46	6.25	44.5	0.98	31.50	8.68	6.43	33.66
<i>Procambarus clarkii</i>	34.20	71.7	12.6	78.6	32.98	66.60	84.75	33.66
Teleostei								
<i>Gambusia affinis</i>	0.62	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.16
Gastropoda	1.85	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.46
Amphibia								
<i>Lithobates catesbeianus</i>	0.00	0.72	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.00
Mammalia								
<i>Peromyscus sp.</i>	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.55	0.00	0.56
Material vegetal	15.36	5.00	0.25	0.00	3.84	1.93	2.09	2.59
Diversidad trófica	0.881	0.145	0.314	0.769	0.993	0.628	0.478	1.202
Cuerpo graso (g)	2.72	2.42	1.03	5.82	1.83	4.70	4.49	0.09

presas más consumidas por la rana toro, el primer y segundo factor explicaron de manera combinada el 73.52% de la variación observada (41.37% y 32.15%, respectivamente). Basado en correlaciones, las variables activas que más contribuyeron en el componente (factor) 1 fueron el consumo de las presas Formicidae (0.258), Armadillidiidae (0.247) y langostino rojo (0.205); mientras que en componente 2 fueron el consumo de material vegetal (0.283), la LHC (0.266) y el consumo de Apidae (0.178).

En la figura 2 se ilustra la proyección de coordenadas de factor basadas en correlaciones de las variables activas y suplementarias que explican la variación de la dieta de la rana toro. En esta

destaca una correlación inversa significativa ($p < 0.05$) entre el consumo de langostino rojo y el consumo de las presas terrestres Armadillidiidae ($r = -0.976$) y Formicidae ($r = -0.791$), respectivamente (ver matriz de correlación en Tabla 4). Así mismo, en la correlación entre variables activas y suplementarias (Tabla 4), el consumo de langostino mostró una relación directa con el peso del cuerpo graso ($r = 0.770$). Por su parte, el mayor consumo de material vegetal fue asociado directamente con el consumo de Apidae (0.924) y la LHC ($r = 0.669$), pero mostró una relación inversa con la temperatura del agua ($r = -0.867$) y del aire ($r = -0.870$). La diversidad trófica por estómago estuvo asociada positivamente con el consumo de Apidae ($r = 0.729$) y con el peso del cuerpo graso ($r = 0.573$). Finalmente, el peso del cuerpo graso



Table 4. Multiple correlation matrix (Pearson, r) among active (bionomic) and supplementary (environmental) variables on the diet composition of the American bullfrog (*Aquarana catesbeiana*) at Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México. Values of significant correlation ($p < 0.05$) depicted in bold.

Table 4. Matriz de correlación múltiple (Pearson, r) entre variables activas (bionómicas) y suplementarias (ambientales) en la composición de la dieta de la rana toro (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México. Valores de correlación significativos ($p < 0.05$) señalados en negrillas.

	Mat. Vegetal	Armadill	Apidae	Formicidae	LHC	Peso estomacal	Cuerpo graso	Diver. trófica	Temp. Aire	Humedad rel.	Veloc. Viento	Temp. Agua	pH	Conduct.	TDS
<i>Procambarus clarkii</i>	-0.190	-0.976	-0.286	-0.791	-0.071	0.421	0.770	0.030	-0.120	0.274	0.389	-0.273	0.363	0.328	-0.335
Material vegetal		0.013	0.924	0.443	0.669	0.361	-0.173	0.455	-0.870	0.637	0.011	-0.867	-0.689	0.459	0.221
Armadillidae			0.071	0.902	-0.005	-0.438	-0.798	-0.196	0.269	-0.355	-0.323	1.0474	-0.279	0.170	0.219
Apidae				-0.345	0.341	-0.010	-0.012	0.729	-0.626	0.303	-0.369	-0.832	-0.426	0.764	0.576
Formicidae					-0.27	-0.529	-0.654	-0.392	0.607	-0.577	-0.272	0.804	0.036	-0.067	0.079
LHC						0.854	-0.546	-0.343	-0.894	0.936	0.710	-0.443	-0.955	-0.340	-0.558
Peso estomacal							-0.190	-0.472	-0.773	0.949	0.926	-0.363	-0.668	-0.629	0.801
Cuerpo graso								0.573	0.186	-0.228	-0.288	-0.325	0.727	0.280	0.330
Diversidad trófica									-0.079	-0.243	-0.757	-0.642	0.306	0.933	0.884
Temperatura aire										-0.933	-0.491	0.797	0.809	0.012	0.265
Humedad relativa											0.771	-0.588	-0.796	-0.368	-0.590
Velocidad viento												0.014	-0.535	-0.876	-0.968
Temperatura agua													0.354	-0.476	-0.262
pH														0.198	0.404
Conductividad															0.967



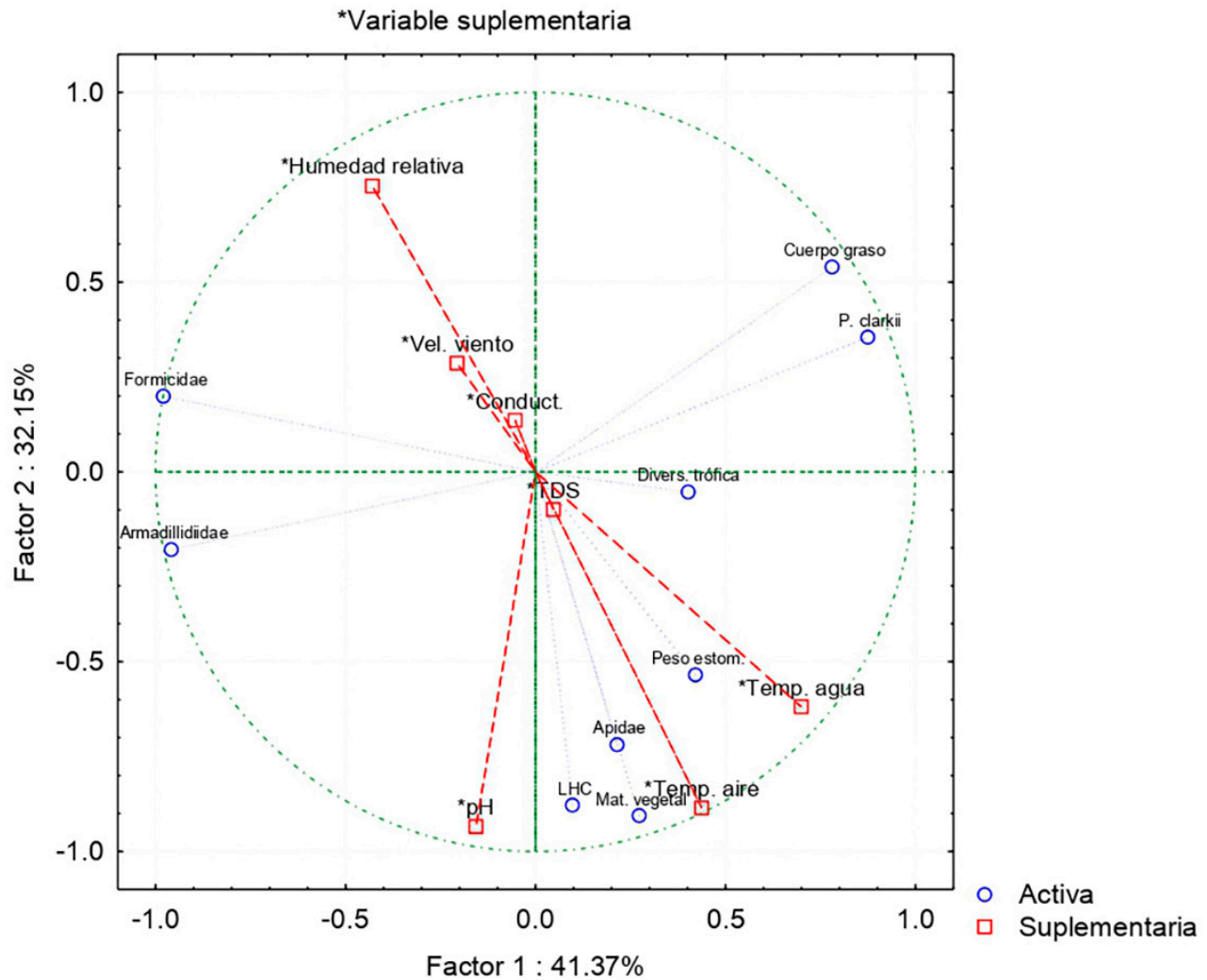


Figure 2. Projection of active and supplementary variables on the factor-plane 1 and 2, derived from principal component analysis for diet composition of the exotic American bullfrog (*Aquarana catesbeiana*) in Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, Mexico.

Figura 2. Proyección de variables activas y suplementarias sobre el plano factorial 1 y 2, derivado del análisis de componentes principales para la composición de la dieta de la rana toro exótica (*Aquarana catesbeiana*) en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, México.

mostró una relación inversa significativa con el consumo de Armadillidiidae ($r = -0.798$) y Formicidae ($r = -0.654$) (Tabla 4).

DISCUSIÓN

El principal componente alimenticio de la rana toro en la Ciénega Redonda fue el langostino rojo, siendo el rubro alimenticio más abundante en los estómagos analizados y que podría estar relacionado con la alta abundancia observada por este crustáceo

exótico en este humedal. Similar a lo reportado por otros autores (Hirai, 2004; Ortiz-Serrato et al., 2014; Quiroga et al., 2015; Bissattini & Vignoli, 2017; Bissattini et al., 2018), los adultos de la rana toro en el área de estudio mostraron un consumo preferencial por langostino rojo en situaciones de compartición de hábitat.

Los resultados de la comparación en la composición de la dieta por mes demostraron diferencias significativas, lo que

concuera con Hirai (2004) y Jancowsky & Orchard (2013), quienes afirman que la dieta en adultos de rana toro cambia con la estacionalidad climática y la disposición del alimento. En este sentido, el mayor consumo de langostino rojo se debe a su mayor disponibilidad en el cuerpo de agua durante los meses de marzo, mayo y septiembre, excepto en julio cuando la dieta fue más diversa (especialmente en juveniles) y sesgada hacia presas de origen terrestre (63%) como Armadillidiidae y Formicidae.

La rana toro es conocida por una dieta de tipo oportunista (Toledo et al., 2007; Leivas et al., 2012; Jancowski & Orchard, 2013) o generalista (Leivas et al., 2012; Quiroga et al., 2015) y que es dependiente de la disponibilidad de presas en el ambiente (Werner et al., 1995). Por ello, los adultos al ser territoriales tienden a consumir a los langostinos rojos en el ambiente acuático, mientras que los juveniles tienden a consumir las presas terrestres en el hábitat ribereño (Gahl et al., 2009; Ortiz-Serrato et al., 2014; Laufer et al., 2021).

Referente a la depredación sobre especies de anuros nativos, al igual que Smith (1977) y Ortiz-Serrato et al., (2014), no se registró en los análisis de la dieta la presencia de anuros nativos, lo cual posiblemente se debe a que el langostino rojo es abundante en este sitio, o bien a la baja abundancia de anuros nativos. En este sentido, ha sido documentado para otras regiones geográficas que la presencia del langostino rojo exótico podría estar mitigando el impacto de depredación de la rana toro sobre los anfibios nativos (Bissattini et al., 2018).

En cuanto a sexos, las hembras de rana toro consumieron una mayor riqueza de presas de origen terrestre en comparación con los machos, una tendencia que ha sido también reportada para esta especie en otros sitios de su distribución no nativa (Wu et al., 2005; Ortiz-Serrato et al., 2014), lo cual podría indicar un mayor uso del hábitat ribereño por las hembras para el forrajeo (Gahl et al., 2009), en comparación con los machos territoriales que muestran una marcada preferencia por el consumo de langostino rojo (%IIR= 67) en el espejo de agua (Wu et al., 2005).

Los adultos de rana toro mantienen mayor preferencia por el consumo del langostino rojo (85%) especializando más su dieta, en comparación con los juveniles que prefieren el consumo de otros grupos como insectos, arácnidos y crustáceos (Ortiz-Serrato et al., 2014). Es importante destacar la dominancia de isópodos terrestres Armadillidiidae y hormigas Formicidae en la dieta de los juveniles de rana toro, un resultado que ha sido también reportado en los juveniles de rana toro en una localidad cercana a la costa del noroeste de Baja California (Ortiz-Serrato et al., 2014).

Contrario a lo reportado por Ortiz-Serrato et al. (2014) sobre la similitud significativa de la dieta entre sexos de la rana toro, determinamos que la dieta de esta especie sí exhibe diferencias significativas entre meses de muestreo y sexos. Lo anterior es consistente con cambios en el consumo y repertorio de los tipos de presa en función de su disponibilidad en el ambiente (Ortiz-Serrato et al., 2014; Leivas et al., 2012; Quiroga et al., 2015; Jancowski & Orchard, 2013).

Los juveniles de rana toro exhiben una diversidad trófica más alta en contraste con los adultos, dado que incluyen una mayor variedad de presas de origen terrestre que las obtienen del hábitat ribereño. Este resultado difiere al reportado por Quiroga et al. (2015) y Laufer et al. (2021), quienes detectaron una mayor riqueza de presas consumidas en adultos en comparación con los juveniles.

En lo que respecta a la relación del tamaño de presa consumida y el tamaño de la rana toro, se muestra una relación positiva no significativa, lo cual indica que el tamaño promedio de presa consumida es independiente del tamaño del depredador, contrario a lo reportado para esta misma especie por Wu et al. (2005) y Ortiz-Serrato et al. (2014). Un resultado similar de independencia del tamaño de presa consumida y la talla de la rana toro fue reportada también por Liu et al. (2015) en el suroeste de China. Este efecto de independencia entre el tamaño de presa consumida y la talla de la rana toro podría ser explicado por el amplio nicho alimentario que posee esta especie invasora (Peterson et al., 2013; Toledo et al., 2007; Jancowski & Orchard, 2013) que le confiere una estrategia generalista u oportunista para aprovechar los recursos tróficos más disponibles en el ambiente (Ortiz-Serrato et al., 2014; Leivas et al., 2012; Jancowski & Orchard, 2013; Quiroga et al., 2015).

A pesar de que la rana toro es conocida a tener una considerable amplitud de nicho trófico (Peterson et al., 2013; Toledo et al., 2007; Ruibal & Laufer, 2012; Jancowski & Orchard, 2013; Laufer et al., 2023), nuestros resultados demuestran la preferencia por dos rubros alimenticios que incluyen al langostino rojo (*P. clarkii*), y los isópodos terrestres (familia Armadillidiidae). Werner et al. (1995), demostraron que, aunque la rana toro consume una amplia variedad de presas, algunas presas tienden a dominar su dieta, lo que se encuentra directamente relacionado con su disponibilidad en relación con la presencia de otras presas. El consumo de isópodos terrestres (Armadillidiidae) ocurre principalmente por los juveniles en el hábitat ribereño, durante los meses de secas (julio y septiembre). En este sentido, Bissattini & Vignoli (2017), demostraron que en los sitios en los que se encuentra presente el langostino rojo la

rana toro tiende a disminuir el consumo generalista de presas, incrementando su grado de especialización alimenticia.

Otro aspecto importante a resaltar es la influencia de factores ambientales sobre la composición alimentaria de la rana toro en el sitio de estudio, manifestándose que el incremento de la temperatura del aire y del agua disminuyen el consumo de material vegetal e insectos de la familia Apidae, mientras que el peso del cuerpo graso se incrementa con el mayor consumo de langostino rojo antes del periodo de brumación (Wright, 2011), pero disminuye cuando aumenta el consumo de Armadillidiidae y Formicidae.

En suma, la composición de la dieta de rana toro en Ciénega Redonda, Tecate, Baja California, está representada principalmente por la especie introducida del langostino rojo (*P. clarkii*), y los isópodos terrestres (familia Armadillidiidae), demostrando cambios entre los sexos, edades y épocas del año, como resultado de la amplia plasticidad trófica de este anfibio invasor en el uso de recursos presa disponibles en este humedal de montaña.

Agradecimientos.– Esta investigación fue apoyada por Jiji Foundation, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca número 629090 al primer autor) y el Laboratorio de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Agradecemos a I.A. Meza-Matty, U.J. Balderas-Mancilla, Liliana Ortiz-Serrato y N. González-Morales por su apoyo en el trabajo de campo. A Ivonne Diego del Rancho Ciénega Redonda por permitir el acceso al sitio de estudio. Finalmente agradecemos a Gabriel Barrios-Quiroz y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Romero, J., R.A. Medellín, H. Gómez de Silva & A. Oliveras de Ita. 2005. Ficha técnica de *Rana catesbeiana*. Vertebrados Superiores Exóticos en México: Diversidad, Distribución y Efectos potenciales. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto Uo20. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bailey, R.G. 1998. Ecoregions Map of North America: Explanatory Note. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Miscellaneous Publication 1548. Washington, D. C., USA.
- Barbosa F.G., C. Both, M.B. Araujo. 2017. Invasive American bullfrogs and African clawed frogs in South America: high suitability of occurrence in biodiversity hotspots. *Zoological Studies* 56:e28.
- Batista, M., M. Silva & C. Barreto. 2015. Effects of introduction and decline of a Bullfrog population (*Lithobates catesbeianus*) in a community of amphibians in the Cerrado from Central Brazil. *Herpetology Notes* 8:263-265.
- Bissattini, A.M. & L. Vignoli. 2017. Let's eat out, there's crayfish for dinner: American bullfrog niche shifts inside and outside native ranges and the effect of introduced crayfish. *Biological Invasions* 19:2633-2646.
- Bissattini, A.M., V. Buono & L. Vignoli. 2018. Field data and worldwide literature review reveal that alien crayfish mitigate the predation impact of the American bullfrog on native amphibians. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 28:1465-1475.
- Both, C. & T. Grant. 2012. Biological invasions and the acoustic niche: the effect of bullfrog calls on acoustic signals of Whitebanded tree frogs. *Biology Letters* 8:714-716.
- Chang, B., I. Kim, K. Choi, W. Cho & D.W. Ko. 2022. Population dynamics of American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) and implications for control. *Animals* 12:2827.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2015. Sistema de Información Geográfica del Agua Subterránea. Actualización de la Disponibilidad Media Anual de Agua en el Acuífero Tecate (0202), Estado de Baja California, Subdirección General Técnica, Gerencia de Aguas Subterráneas. Diario Oficial de la Federación 20 de abril de 2015, México, D.F.
- Delgadillo, J. 1997. Florística y Ecología del Norte de Baja California, 2da edición. Universidad Autónoma de Baja California, Mexicali, México.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. Mc Graw-Hill Books Co., New York, New York, USA.
- Dumas, P.C. 1966. Studies of the *Rana* species complex in the Pacific Northwest. *Copeia* 1966:60-74.
- Ficetola, G.F., W. Thuiller & C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species—the American bullfrog. *Diversity and Distribution* 13:476-485.
- Gahl, M.K., A.J. Calhoun, R. Graves. 2009. Facultative use of seasonal pools by American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Wetlands* 29:697-703.



- Gatica-Colima, A. & S. Ramos-Guerra. 2014. Ecología alimentaria de la rana toro *L. catesbeianus* (Shaw, 1802) en el noroeste de Chihuahua, México. Pp. 411-429. En A.M. Low, P.A. Quijón & E. Peters (Eds.), *Especies Invasoras Acuáticas. Casos de Estudio en Ecosistemas de México*. SEMARNAT, INECC-SEMARNAT y UPEI, México.
- Hall, E.R. 1962. Collecting and preparing study specimens of vertebrates. *Miscellaneous publication, University of Kansas, Museum of Natural History* 30:1-46.
- Hammerson, G.A. 1982. Bullfrog eliminating leopard frogs in Colorado? *Herpetological Review* 13:115-116.
- Hirai, T. 2004. Diet composition of introduced bullfrog, *Rana catesbeiana*, in the Mizorogaike pond of Kyoto. *Japan. Ecological Research* 19:375-380.
- Jancowski, K. & S.A. Orchard. 2013. Stomach contents from invasive American bullfrogs (*Lithobates catesbeianus*) on southern Vancouver Island, British Columbia, Canada. *NeoBiota* 16:17-37.
- Kraus, F. 2009. *Alien Reptiles and Amphibians: a Scientific Compendium and Analysis. Invading nature: Springer series in invasion ecology*, Vol. 4. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Kupferberg, S.J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: The role of larval competition. *Ecology* 78:1736-1751.
- Laufer, G. & N. Gobel. 2017. Habitat degradation and biological invasions as a cause of amphibian richness loss: a case report in Acajuá, Cerro Largo, Uruguay. *Phyllomedusa* 16:289-293.
- Laufer, G., N. Gobel, M. Berazategui, M. Zarucki, S. Cortizas, A. Soutullo, C. Martinez-Debat & R.O. De Sá. 2021. American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) diet in Uruguay compared with other invasive populations in Southern South America. *North-Western Journal of Zoology* 17: e211502.
- Laufer, G., N. Gobel, N. Kacevas & I. Lado. 2023. American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) distribution, impact on native amphibians and management priorities in San Carlos, Uruguay. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 424:20.
- Lawler, S.P., D. Dritz, T. Strange & M. Holyoak. 1999. Effects of introduced mosquitofish and bullfrogs on the threatened California Red-Legged Frog. *Conservation Biology* 13:613-622.
- Lavin, P.A., D. Lazcano & H. Gadsden. 2014. Anfibios y reptiles exóticos y traslocados invasores. Pp. 435-441. En: R. Mendoza & P. Koleff (Coords) *Especies Acuáticas Invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- Lee, D.S. 1969. Notes on the feeding behavior of cave-dwelling bullfrogs. *Herpetologica* 25:211-212.
- Leivas, P.T., F.W.T. Leivas & M.O. Moura. 2012. Diet and trophic niche of *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura). *Zoologia* 29:405-412.
- Lever, C. 2003. *Naturalized Reptiles and Amphibians of the World*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Liu, X, Y. Luo, J. Chen, Y. Guo, C. Bai & Y. Li. 2015. Diet and prey selection of the invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Southwestern China. *Asian Herpetological Research* 6:34-44.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas & M. De Poorter. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a Selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), 11.
- McCafferty, W.P. 1981. *Aquatic Entomology. The Fisherman's and Ecologists Illustrated Guide to Insects and Their Relatives*. Jones and Bartlett Publishers, Boston, Massachusetts, USA.
- Merritt, R.W., K.W. Cummins & M.B. Berg. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4th Edition. Kendall Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa, USA.
- Moyle, P.B. 1973. Effects of introduced bullfrogs, "*Rana catesbeiana*", on the native frogs of the San Joaquin Valley, California. *Copeia* 1973:18-22.
- Ortiz-Serrato, L., G. Ruiz-Campos & J.H. Valdez-Villavicencio. 2014. Diet of the exotic American bullfrog, *Lithobates catesbeianus*, in a stream of Northwestern Baja California, Mexico. *Western North American Naturalist* 74:116-122.
- Pearl, C.A.; M.J. Adams; R.B. Bury & B. McCreary. 2004. Asymmetrical effects of introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native ranid frogs in Oregon. *Copeia* 2004:11-20.
- Peterson, A.C., K.L.D. Richgels, P.T. Johnson & V.J. McKenzie. 2013. Investigating the dispersal routes used by an invasive amphibian, *Lithobates catesbeianus*, in human-dominated landscapes. *Biological Invasions* 15:2179-2191.



- Pielou, E.C. 1975. Ecological Diversity. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. State of California, Department of Fish and Game, Fish Bulletin 152:11-105.
- Pisani, G.R. 1973. A Guide to Preservation Techniques for Amphibians and Reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Miscellaneous Publications, Herpetological Circular No. 1:1-22.
- Quiroga, L.B., M.D. Moreno, A.A. Cataldo, J.H. Aragón-Traverso, M.V. Pantano, J.P. Segundo-Olivares & E.A. Sanabria. 2015. Diet composition of an invasive population of *Lithobates catesbeianus* (American Bullfrog) from Argentina. Journal of Natural History 49:1703-1716.
- Ruibal, M. & G. Laufer. 2012. Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Ranidae) tadpole diet: description and analysis for three invasive populations in Uruguay. Amphibia-Reptilia 33:355-363.
- Schloegel, L.M., A.M. Picco, A.M. Kilpatrick, J. Davies, A.D. Hyatt & P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). Biological Conservation 142:1420-1426.
- Schoener, T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51:408-418.
- Shaw, G. 1802. General Zoology or Systematic Natural History. Volume III, Part 1. Amphibia. Thomas Davison, London, UK.
- Smith, A.K. 1977. Attraction of bullfrogs (Amphibia, Anura, Ranidae) to distress calls of immature frogs. Journal of Herpetology 11:234-235.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry, the Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 2nd Edition. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California, USA.
- StatSoft. 2008. Statistica for Windows (Data Analysis Software System), Version 8.0. 298 p. Computer Program Manual, Quick Reference. Statsoft. Inc., Tulsa, Oklahoma, USA.
- Toledo, L.F., R.S. Ribeiro & C.F.B. Haddad. 2007. Anurans as prey: An exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. Journal of Zoology 271:170-177.
- Usinger, R.L. (Ed.). 1968. Aquatic Insects of California: with Keys to North American Genera and California Species. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Wallace, R.K. Jr. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. Transactions of the American Fisheries Society 110:72-76.
- Werner, E.E., G.A. Wellborn & M.A. McPeck. 1995. Diet composition in postmetamorphic bullfrogs and green frogs: implications for interspecific predation and competition. Journal of Herpetology 29:600-607.
- Wright, M.L., S.E. Richardson & J.M. Bigos. 2011. The fat body of bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) tadpoles during metamorphosis: Changes in mass, histology, and melatonin content and effect of food deprivation. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 160:498-503.
- Wu, Z., Y. Li, Y. Wang & M.J. Adams. 2005. Diet in introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. Journal of Herpetology 39:668-674.
- Xuan L., Y. Luo, J. Chen., Y. Guo, C. Bai & L. Yiming. 2015. Diet and prey selection of the invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Southwestern China. Asian Herpetological Research 6:34-44.
- Zaret, T.M. & A.S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology 52:336-342.

