

## VARIACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA POTENCIAL DEL INVASOR *LITHOBATES CATESBEIANUS* (RANIDAE) EN ECUADOR FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

### VARIATION OF THE POTENTIAL GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE INVASIVE *LITHOBATES CATESBEIANUS* (RANIDAE) IN ECUADOR IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE

Yarelys Ferrer-Sánchez<sup>1,\*</sup> , Anthony Michael Mendoza-Loor<sup>1</sup> , Alexis Herminio Plasencia-Vázquez<sup>2</sup> ,  
María del Cielo Macías-Cusme<sup>1</sup> , Kevin Fernando Loor-Lucero<sup>1</sup> , Rossana Lourdes Canales-Briones<sup>1</sup> ,  
Bryan Patricio Calle-Cedeño<sup>1</sup> 

<sup>1</sup> Carrera Ingeniería Ambiental, Facultad de Ciencias de la Ingeniería, Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Campus Central Av. Quito km. 11/2 vía a Santo Domingo de los Tsáchilas, Quevedo, Los Ríos, Ecuador

<sup>2</sup> Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, Universidad Autónoma de Campeche. Av. Agustín Melgar S/N entre calle 20 y Juan de la Barrera. Col. Buenavista, Campeche, 24039, México

\*Autor correspondencia: [yferrer@uteg.edu.ec](mailto:yferrer@uteg.edu.ec)

#### Resumen

Ecuador, con su amplia gama de climas y biodiversidad, enfrenta al desafío de la expansión de especies invasoras como *Lithobates catesbeianus* (rana toro), que pueden beneficiarse de futuras variaciones climáticas. Este estudio modeló la distribución potencial de *L. catesbeianus* en Ecuador bajo escenarios de cambio climático, utilizando registros de bases internacionales y literatura científica. Se descargaron variables bioclimáticas relevantes para la especie y se construyeron 1581 modelos candidatos con el paquete kuenm y el algoritmo de Máxima Entropía en R. La especie prevaleció principalmente en la región costera, especialmente en Guayas, Los Ríos, Manabí, Santa Elena y Esmeraldas, y en la parte oriental en Napo, Morona Santiago y Zamora Chinchipe, esta última siendo especialmente propicia para su hábitat. Sin embargo, en la Sierra la favorabilidad climática decreció. Para el futuro, en el escenario moderado (SSP2 4,5), se esperan cambios tolerables en las áreas donde la rana toro ya está presente. La diversidad climática de Ecuador podría incluso favorecer su expansión. Sin embargo, en el escenario extremo (SSP5 8,5), se prevé una pérdida considerable de áreas con condiciones climáticas favorables, pero aun así la especie podría mantener poblaciones, sobre todo hacia el interior de áreas protegidas. Se espera que el rango de expansión para la distribución de la rana toro aumente en áreas como la Reserva Ecológica Cayambe Coca, Cotacachi Cayapas, Manglares Churute y los Parques Nacionales Sangay y Llanganates. Esto resultará en una mayor prevalencia de la especie en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas, pero también causará la pérdida de biodiversidad y la fauna local.

**Palabras claves:** calentamiento de la tierra, especie exótica invasora, kuenm, modelo de simulación, rana toro.

#### Abstract

Ecuador, with its wide range of climates and biodiversity, faces the challenge of the expansion of invasive species such as *Lithobates catesbeianus* (bullfrog), which may benefit from future climate variations. This study modeled the potential distribution of *L. catesbeianus* in Ecuador, under climate change scenarios using international baseline records and scientific literature. Bioclimatic variables relevant to the species were downloaded and 1581 candidate models were constructed with the kuenm package and Maximum Entropy algorithm in R. The species prevailed mainly in the coastal region, especially in Guayas, Los Ríos, Manabí, Santa Elena and Esmeraldas, and in the eastern part in Napo, Morona Santiago and Zamora Chinchipe, the latter being especially conducive to its habitat. However, in the Sierra, climatic favorability decreased. For the future, in the moderate scenario (SSP2 4,5), tolerable changes are expected in the areas where the bullfrog is already present. Ecuador's climatic diversity could even favor its expansion. However, in the extreme scenario (SSP5 8,5), a considerable loss of areas with favorable climatic conditions is expected, but the species could still maintain populations, especially within protected areas. The range expansion for the distribution of the bullfrog is expected to increase in areas such as the Cayambe Coca Ecological Reserve, Cotacachi Cayapas, Churute Mangroves and Sangay and Llanganates National Parks. This will result in a higher prevalence of the species in the National System of Protected Areas but will also cause the loss of biodiversity and local fauna.

**Keywords:** bullfrog, global warming, invasive alien species, kuenm, simulation model.

Recibido: 2024-07-17 Aceptado: 2024-11-10 Publicado: 24-11-28

## 1. Introducción

Las especies exóticas invasoras pueden transformar la estructura de los ecosistemas y afectar a las especies nativas que los componen (Dueñas, 2021), restringiendo su distribución o excluyéndolas, ya sea compitiendo directamente con ellas por los recursos (Govindarajulu, 2004, Govindarajulu et al., 2005), o indirectamente cambiando la forma en que los nutrientes se reciclan (Prass et al., 2022). Además, tienen un elevado potencial para afectar negativamente a una serie de acciones de restauración ecológica, conservación y aprovechamiento sustentable de los recursos naturales en las áreas protegidas (Moodley, 2022). Estos efectos negativos de las especies exóticas invasoras sobre la diversidad biológica pueden intensificarse a causa del cambio climático, la destrucción de hábitats y la contaminación. En ecosistemas aislados, tales como las islas, estos efectos son particularmente graves.

Estos efectos de las especies exóticas invasoras se ven acentuados por otros factores de presión como el cambio climático (Hellmann et al., 2008), el cual provoca cambios en la fenología, abundancia y distribución de las especies y en la composición de las comunidades bióticas (Pyšek et al., 2020). Se estima que el cambio climático puede incrementar la probabilidad de expansión de poblaciones de muchas especies exóticas invasoras que compiten con o infectan a especies nativas (Yuan et al., 2021). Si estas especies invasoras ocupan actualmente climas que en el futuro serán más frecuentes, esto favorecería su propagación y potencial de invasión. Se espera que los dos principales impulsores del cambio ambiental global, la invasión biológica y el cambio climático, aceleren sinérgicamente la degradación de los ecosistemas, a menos que se promulguen intervenciones a gran escala (Ravi et al., 2022).

El esfuerzo y costo para controlar las especies invasoras puede ser exorbitante, especialmente para especies que se distribuyen en grandes áreas y se reintroducen continuamente (Haubrock et al.,

2022), como la rana toro norteamericana (*Lithobates catesbeianus*). Esta es una de las 100 peores especies invasoras a nivel mundial. Es originaria de la costa este de los Estados Unidos y en Sudamérica actúa como un voraz depredador de larvas y adultos de anfibios nativos como la rana criolla (*Leptodactylus latrans*) de Brasil, peces, invertebrados, pequeños mamíferos (Bissattini & Vignoli, 2017) y pichones de aves. Se informa que además de sus interacciones con presas, depredadores y competidores nativos, tiene un rol importante como vector en la dinámica de las enfermedades de otros anfibios (Daszak et al., 2004, Hanselmann et al., 2004, Urbina et al., 2018, Laufer et al., 2021.). Estas interacciones podrían ser graves en países megadiversos como Ecuador, donde existe una alta diversidad de anfibios producto de la heterogeneidad ambiental que caracteriza al país.

Muchos estudios han examinado la invasión de la rana toro en todo el mundo (Sales et al., 2021) y han documentado que este invasor puede tener un impacto significativo en la fauna nativa (Kumschick et al., 2017). La especie ha colonizado el 75% de Sudamérica (Nori et al., 2011) y fue introducida en Ecuador en 1985. Sin embargo, se desconocen los impactos potenciales y/o reales sobre la actividad y las preferencias de uso de hábitat de las especies nativas de la región ecuatoriana. De esta coexistencia invasor-nativo se podría esperar peores condiciones para las especies nativas en escenarios de cambio climático, donde se pronostica que estas podrían tener contracciones en su distribución. Con la modificación de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas, es probable que los cambios climáticos produzcan desplazamientos del área de distribución de las especies invasoras, empujando a algunas poblaciones hacia zonas protegidas (Nori et al., 2011).

En los últimos años, los modelos de distribución de especies se han utilizado considerablemente para predecir áreas ecológicamente adecuadas para el establecimiento de especies invasoras según las proyecciones climáticas actuales y futuras (Vargas et al., 2020). Estos modelos

combinan datos de presencia de individuos dentro de su rango de distribución conocido, con datos climáticos de esas mismas áreas para generar modelos que generalmente describen el nicho grinneliano del organismo (Vargas et al., 2020).

Para Ecuador, se han registrado dos estudios de la rana toro empleando las modelaciones (e.g. Iñiguez y Morejón 2012, Dueñas Tituaña 2020). El estudio de Iñiguez y Morejón (2012), identificó algunas zonas susceptibles en las que deberían centrarse los esfuerzos de conservación para evitar nuevos asentamientos y la cría incontrolada de esta especie. Específicamente, Dueñas Tituaña (2020) modeló la distribución bajo un escenario de cambio climático moderado (SSP2-4.5) e indica que las regiones Andina y Amazónica incrementarían el hábitat idóneo de la especie en 35,01% y 1,51%, respectivamente. Ambos estudios coinciden con la expansión de la distribución de la especie hacia la región Amazónica.

Otras investigaciones registraron la presencia de la rana toro en regiones como Napo y Manabí (Cisneros-Heredia 2004), Loja (Cobos et al., 2015), Zamora Chinchipe (Valarezo-Aguilar et al., 2016), Isla Santay (Cruz-Cordovez et al., 2020) y Guayas (Narváez et al., 2023). Sin embargo, aun teniendo estos estudios, los elementos no son suficientes para aplicar estrategias preventivas y/o de control en diferentes ecosistemas y áreas protegidas, previendo los escenarios cambiantes de cambio climático que podríamos enfrentar. Estos vacíos de información limitan la efectividad de los planes de erradicación y/o control que se intentan llevar a cabo, contribuyendo con el detrimento de la biodiversidad, dentro y fuera de áreas protegidas. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es predecir posibles cambios en la distribución geográfica de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental bajo diferentes escenarios de cambio climático.

Los resultados de este tipo de estudios son fundamentales para comprender cómo el cambio climático puede alterar la distribución de especies

invasoras como *Lithobates catesbeianus*, afectando los ecosistemas locales y la biodiversidad. Al predecir las áreas de expansión potencial de esta especie en Ecuador, se puede anticipar el impacto en las especies nativas y en los servicios ecosistémicos. Además, los datos resultantes permiten ajustar y mejorar las estrategias de conservación y manejo de la biodiversidad, enfocándose en áreas de alta vulnerabilidad por la presencia de este voraz invasor. Esta información es clave para diseñar planes de erradicación más eficaces, previniendo la propagación de esta especie invasora en nuevos hábitats. En última instancia, este estudio contribuye a una gestión más informada y adaptativa frente a los desafíos del cambio climático.

## 2. Materiales y Métodos

### 2.1 Compilación y validación de puntos de presencia

El estudio se llevó a cabo en Ecuador continental, siguiendo una secuencia de pasos que incluyó la obtención de datos biológicos y climáticos, y el preprocesamiento de estos antes de incluirlos en el algoritmo de modelación. Para ello, se recopilamos registros de presencia de la rana toro en la base de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (Chamberlain et al., 2022). Se consideraron registros de presencia de la especie en algunas regiones invadidas (Ecuador, Colombia, México) y en las regiones nativas (Estados Unidos y Canadá) para obtener una mejor representación del rango ambiental en el que aparece la especie. Algunos estudios sugieren que los modelos se calibren basándose en el área de distribución completa de la especie (datos del área de distribución nativa e invadida) para estimar las áreas de riesgo (Beaumont et al., 2009; Gallagher et al., 2010). Específicamente, Tingley et al. (2011) señalan que el éxito de establecimiento de los anfibios exóticos invasores es mayor en zonas con condiciones abióticas similares a las del área de distribución nativa.

Los registros sin información geográfica o con errores obvios, como coordenadas incompletas, ubicaciones en el océano y desajustes entre datos

administrativos y coordenadas y zonas donde no está presente la especie, se excluyeron del análisis. Además, se realizó un análisis de los registros de presencia mediante el software ArcGIS en la caja de herramientas SDM Tools v.2.4, utilizando la función "Spatially Rarefy Occurrence Data for SDMs". Esto permitió reducir la correlación espacial entre los puntos recopilados. Se eliminaron los duplicados al reducir los registros con una distancia de 5 km para la rana toro ( $N = 67$ ). Con este paso se reduce el sobreajuste y se aumenta el rendimiento del modelo (Boria et al., 2014). Se reservó un subconjunto de datos para pruebas de modelos independientes y se dividieron aleatoriamente las presencias restantes en subconjuntos de 75–25% para la calibración del modelo y las pruebas internas, respectivamente.

## 2.2 Datos climáticos

Se utilizaron predictores bioclimáticos de WorldClim v2.1 (Fick & Hijmans, 2017) con un período de referencia de 1970-2000 para el presente, a una resolución espacial de 2,5 minutos de arco (~5 km) como base de datos. De las 19 variables bioclimáticas disponibles, se excluyeron cuatro variables: temperatura promedio del trimestre más húmedo (bio8), temperatura promedio del trimestre más seco (bio9), precipitación en el trimestre más caliente (bio18) y precipitación en el trimestre más frío (bio19), ya que se consideran artificios espaciales y han sido eliminadas en otros trabajos con protocolos

similares (Datta et al., 2020); ya que no son útiles en la región Neotropical (Booth, 2022). Además, aunque en los animales ectotermos como los anfibios, la fisiología térmica depende de la interacción temperatura-precipitación, se consideraron otras variables directas y menos correlacionadas entre sí, como predictores del modelo, evitando de esta forma la multicolinealidad entre variables.

Se realizó un análisis con diferentes métodos para seleccionar las variables con las cuales se calibrarían los modelos candidatos de la especie. El primer método se basó en la revisión de literatura científica en la cual se ha modelado la distribución de la especie (Tabla 1). El segundo método consistió en una revisión de la ecología de la especie y con el tercer método se correlacionaron estadísticamente las variables, eliminando una variable por par con correlaciones de  $r \geq 0,8$ . De cada uno de los métodos se seleccionó un conjunto de variables para la calibración de los modelos candidatos (Tabla 1). Finalmente, las variables seleccionadas para la calibración del modelo conformaron tres subconjuntos (Tabla 1). Las capas de variables ambientales fueron recortadas a áreas de calibración del modelo definidas como áreas continentales incluidas dentro del rango nativo (Estados Unidos y Canadá) y parte del rango de invasión (Ecuador, México y Colombia) de la especie.

**Tabla 1.** Conjuntos candidatos de variables climáticas que se analizaron para incorporar a la calibración de los modelos de nicho ecológico de *Lithobates catesbeianus*. Bio1: Temp. promedio anual; Bio2: Rango medio diario; Bio3: Isotermalidad; Bio4: Estacionalidad en temperatura; Bio5: Temp. Máx. del trimestre más caliente; Bio6: Temp. Mín. del trimestre más frío; Bio7: Rango anual de temperatura; Bio10: Temp. promedio en el trimestre más caluroso; Bio11: Temp. promedio en el trimestre más frío; Bio12: Precipitación anual; Bio13: Precipitación en el período más lluvioso; Bio14: Precipitación en el período más seco; Bio15: Estacionalidad de la precipitación; Bio16: Precipitación del trimestre más lluvioso; Bio17: Precipitación del trimestre más seco.

Variables/Métodos de selección	Literatura científica		Ecología de la especie	Análisis de correlación
	Referencia/ Variables usadas	Variables de mayor aporte al modelo		
Variables analizadas en cada método	Bonilla (2019) Elevación, 19 variables bioclimáticas	Elevación Bio2, Bio5, Bio16	Elevación, Bio1, Bio10, Bio11, Bio13, Bio14	Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio5, Bio6, Bio7, Bio10, Bio11, Bio12, Bio13, Bio14, Bio15, Bio16, Bio17, Elevación
	Forti et al. (2017) Bio1, Bio2, Bio3, Bio8, Bio12, Bio15	Bio1, Bio12		
	Becerra-López et al. (2017) 19 variables bioclimáticas	Bio6, Bio9, Bio16, Bio19, Bio13		
Variables seleccionadas para calibrar modelo	<b>Conjunto 1:</b> Bio1, Bio12, Bio16, Elevación <b>Conjunto 2:</b> Bio1, Bio7, Bio10, Bio11, Bio12, Bio13, Bio14, Elevación <b>Conjunto 3:</b> Bio1, Bio5, Bio7, Bio12, Elevación			

Las proyecciones de distribución futura se basaron en los periodos 2021-2040, 2041-2060, 2061-2080, 2081-2100, en dos escenarios de rutas socioeconómicas compartidas (SSPs) del CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 6; Yang et al., 2021). Se eligió el escenario intermedio SSP2 4,5, que supone un aumento moderado de la globalización, lo que resulta en un aumento de la temperatura media global de 2,7 °C y una mayor intensidad de eventos climáticos extremos, considerando un posible resultado negativo para el medio ambiente y la sociedad, con impactos graves en la economía, la biodiversidad y la salud humana. El SSP5 8,5 supone un futuro con emisiones de gases de efecto invernadero que aumentan a un ritmo rápido y el calentamiento global supera los 4,4 °C para el 2100. Este escenario es considerado uno de los peores y más pesimistas, y se utiliza como un ejemplo extremo para evaluar los posibles impactos y consecuencias del cambio climático en la sociedad.

### 2.3 Procedimiento de modelación

La modelación de nicho ecológico de *Lithobates catesbeianus* fue realizada con el paquete kuenm (Cobos et al., 2019), en el software RStudio v2022.12.0. Este es un conjunto de herramientas

para realizar detalladamente los modelos de nichos ecológicos utilizando la plataforma MaxEnt. Este paquete aprovecha la versatilidad de R y MaxEnt para permitir la calibración y selección detallada del modelo, la creación y evaluación del modelo final y el análisis de riesgo de extrapolación. Los mejores parámetros para el modelado se seleccionan teniendo en cuenta (1) la importancia estadística, (2) el poder predictivo y (3) la complejidad del modelo (Cobos et al., 2019).

Los modelos candidatos se filtraron para detectar aquellos que fueron estadísticamente significativos; el criterio de tasa de omisión del 5 % se aplicó a este conjunto reducido de modelos. Finalmente, entre los modelos candidatos significativos y de baja omisión, se seleccionaron aquellos con los valores de delta AICc < 2. Las tasas de importancia y omisión se calcularon en los modelos creados con datos de entrenamiento, usando subconjuntos de datos de prueba separados. La complejidad del modelo se calculó en modelos creados con el conjunto completo de presencias. En total, se evaluaron 1581 modelos candidatos, con parámetros que reflejan todas las combinaciones de 17 configuraciones de multiplicadores de regularización (0,1-0,9; 1-6; 8;

10), 31 combinaciones de cinco clases de características (lineal = l, cuadrática = q, producto = p, umbral = t y bisagra = h) y tres conjuntos distintos de variables ambientales. El rendimiento del modelo se evaluó en función de la significación estadística (ROC parcial), las tasas de omisión (OR) y el criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AICc).

Los conjuntos de predictores ambientales incluyeron las variables seleccionadas y mencionadas en la tabla 1. Además, se realizaron interacciones entre ellos utilizando los valores de multiplicadores, las clases y los conjuntos. De estas interacciones se obtuvieron 1564 modelos estadísticamente significativos (Tabla 2). Sin embargo, solamente dos modelos fueron estadísticamente significativos y cumplieron con la tasa de omisión y los criterios AICc (Tabla 2).

**Tabla 2.** Número de modelos candidatos que cumplieron los criterios definidos para la obtención del modelo final de nicho ecológico de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental.

Criterios	Número de modelos
Todos los modelos candidatos	1581
Modelos estadísticamente significativos	1564
Modelos que cumplen con los criterios de tasa de omisión	664
Modelos que cumplen los criterios AICc	8
Modelos estadísticamente significativos que cumplen con los criterios de tasa de omisión	664
Modelos estadísticamente significativos que cumplen los criterios AICc	8
Modelos estadísticamente significativos que cumplen con la tasa de omisión y los criterios AICc	2

Una vez identificados los modelos que cumplían con todos los parámetros, se construyó el modelo final. Se corrieron 10 réplicas por *Bootstrap* para el modelo final, con salidas *cloglog*, y se transfirió el modelo a Ecuador continental para escenarios actuales y futuros. Los modelos finales y sus evaluaciones se realizaron con las funciones *kuenm\_mod* y *kuenm\_feval* respectivamente, del paquete *kuenm* en RStudio. El mejor modelo final fue el resultado del promedio de todas las réplicas para los modelos con extrapolación restringida.

Los resultados de MaxEnt fueron mapas continuos que permitían distinguir con precisión la idoneidad del territorio modelado en Ecuador continental. Se usó como umbral de corte el "*minimum training presence*" para diferenciar el hábitat adecuado del no adecuado, lo que disminuye las tasas de omisión, evitando también que el modelo fuese demasiado general. Este tipo de umbral de corte ha sido propuesto en trabajos para modelar el área de distribución de especies invasoras (e.g. Pyron et al., 2008; Rodda et al.,

2011) y de la rana toro en particular (Nori et al., 2011).

Se usaron varias métricas de rendimiento del modelo: ROCparcial como una medida de significación estadística, tasas de omisión y AICc. La significación estadística se determinó mediante un remuestreo *bootstrap* del 50% de los datos de las pruebas. Las probabilidades se evaluaron por recuento directo de la proporción de réplicas *bootstrap* para las que el AUCratio fue  $\leq 1,0$  (Abad & Casal, 200). El rendimiento se midió mediante los índices de omisión, que indican en la medida en que los modelos creados con los datos de entrenamiento predicen las ocurrencias de la prueba.

Para conocer las posibles expansiones, contracciones o estabilidad de la distribución potencial en el futuro, se realizaron comparaciones de los mapas binarios (hábitat adecuado/no adecuado) de cada escenario a través de la herramienta *Distribution Changes Between*

Binary SDMs, que aparece en la caja de herramientas SDMtoolbox 2.4 en ArcGis 10.8. Además, se usó el mapa del Sistema de Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Ecuador 2017 para extraer las zonas de distribución potencial mediante el programa ArcGIS 10.8 que estén contenidas en el SNAP. Con esta capa que

representa los límites de las áreas protegidas y el mapa de distribución potencial de *Lithobates catesbeianus* en el presente y en cada escenario futuro, se realizaron análisis espaciales para identificar las zonas de riesgo de expansión según los cambios del clima.

### 3. Resultados

Se encontró una gran variabilidad en los valores de las variables ambientales analizadas. La temperatura promedio anual osciló entre los 1.38 – 25.6 °C. El rango anual de temperatura se mantuvo entre los 10 – 47.68 °C, con una media 32.24 °C. Durante el trimestre más caluroso, la temperatura promedio máxima alcanzó los 34.22 °C (Tabla 3). En cuanto a las variables de

precipitación, la precipitación máxima anual presentó un valor mínimo de 62 mm, mientras que el máximo fue de 4374 mm. Durante el periodo más lluvioso, la precipitación máxima fue de 495 mm y la mínima de 10 mm, con un promedio de 124.12 mm. La elevación tuvo un máximo de 4112 msnm y un mínimo de -70 msnm (Tabla 3).

**Tabla 3.** Estadísticos descriptivos de las variables climáticas en las localidades con presencia de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental. DE: desviación estándar.

Variables	Mínimo	Máximo	Media ± DE
Temperatura promedio anual (Bio1)	1.39	25.61	14.52 ± 4.72
Rango medio diario (Bio 2)	7.22	20.86	12.71 ± 2.55
Isotermalidad (Bio 3)	23.36	92.29	42.67 ± 15.61
Estacionalidad en temperatura (Bio 4)	12.51	1278.77	723.68 ± 275.02
Temperatura máxima del trimestre más caliente (Bio 5)	10.82	44.42	30.89 ± 3.79
Temperatura mínima del trimestre más frío (Bio 6)	-21.84	19.90	-1.36 ± 7.77
Rango anual de temperatura (Bio 7)	10.01	47.68	32.25 ± 8.04
Temperatura promedio en el trimestre más caluroso (Bio 10)	5.65	34.22	23.30 ± 3.52
Temperatura promedio en el trimestre más frío (Bio 11)	-12.89	24.77	5.49 ± 7.52
Precipitación anual (Bio 12)	62.00	4374.00	946.32 ± 450.39
Precipitación en el período más lluvioso (Bio 13)	10.00	495.00	124.12 ± 58.68
Precipitación en el período más seco (Bio 14)	0.000	302.000	43.86 ± 31.89
Estacionalidad de la precipitación (Bio 15)	5.47	139.13	40.66 ± 28.75
Precipitación en el trimestre más lluvioso (Bio 16)	3.00	1287.00	241.62 ± 137.24
Precipitación en el trimestre más seco (Bio 17)	9.00	1234.00	230.06 ± 151.25
Elevación	-70.00	4112.00	458.47 ± 572.86

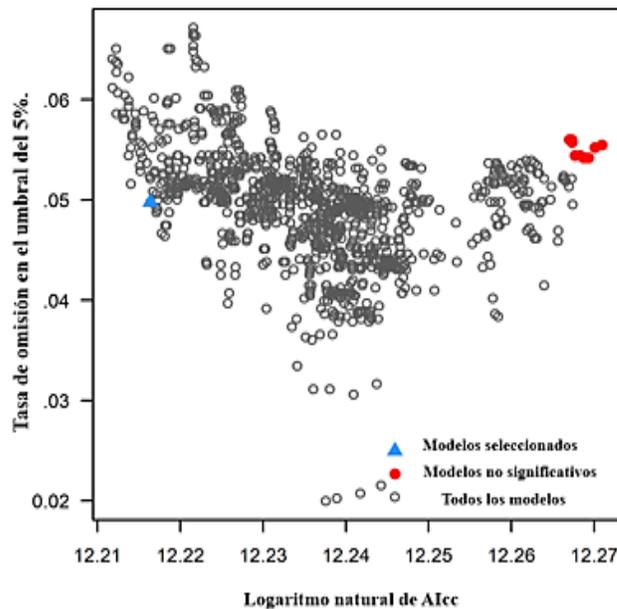
#### Rendimiento de los modelos seleccionados

Dentro de los 1581 modelos generados, los mejores candidatos fueron M\_0.6\_F\_pth\_Conjunto\_2 y M\_0.6\_F\_lpth\_Conjunto\_2, con tasas de omisión

del 5% y valores de AUC media > 1, relacionado esto con la capacidad predictiva diferente y superior a un modelo aleatorio (Figura 1). El 99% de los modelos candidatos fueron significativos, sin embargo, solo dos modelos cumplieron con

todos los requisitos previamente establecidos. En este sentido, el modelo con menor valor de AIC correspondió al que empleó el conjunto dos de variables, con un multiplicador de regularización de 0.6 y las funciones: lineal (l), producto (p), umbral (t) y bisagra (h).

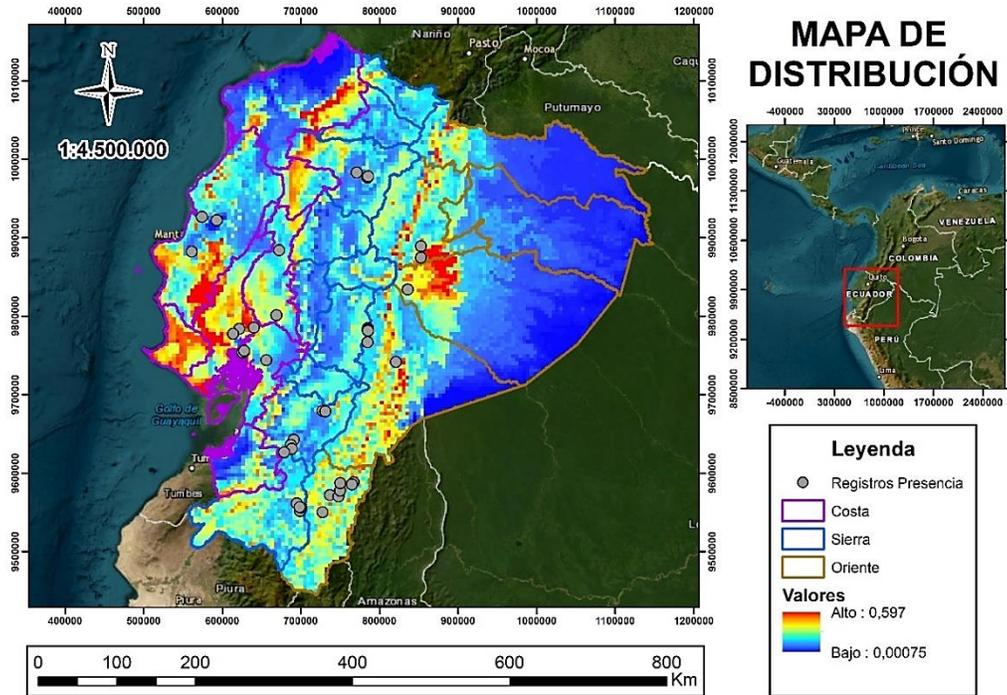
Modelo	Proporción AUC media	Tasa de omisión del 5%.	AICc	W AICc	N° Parámetros
M_0.6_F_pth_Set_2	1.421	0.05	202070.5	1.0	190
M_0.6_F_lpth_Set_2	1.420	0.05	202070.5	0.5	190



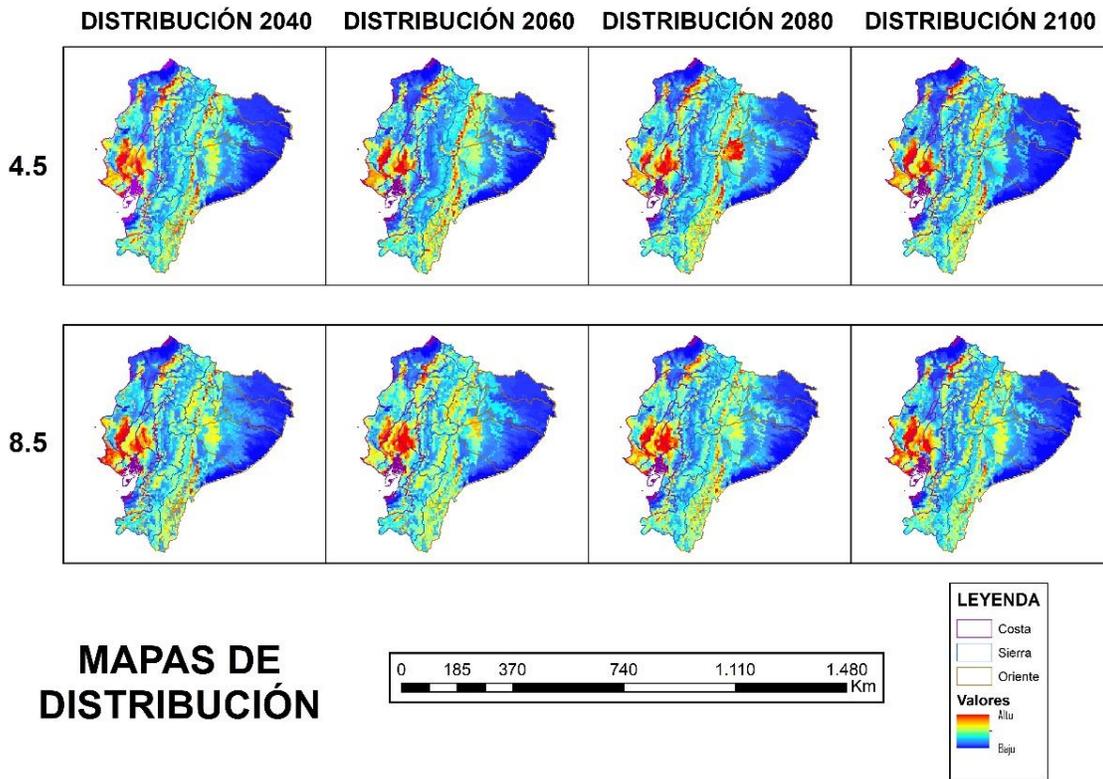
**Figura 1.** Dispersión de los modelos candidatos según los criterios de tasa de omisión, AIC y significación, para la construcción del modelo de nicho ecológico de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental.

La distribución geográfica potencial de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador para el presente, mostró los valores de idoneidad más altos (0.597) en la región Costa, en las provincias Esmeraldas, Manabí, Santa Elena, Santo Domingo y Guayas (Figura 2). En la región Amazónica (Oriente), la especie tuvo una mayor probabilidad de distribución en las áreas de Pastaza, Morona Santiago y en las partes intermedias de Napo y Sucumbíos (Figura 2). En la región Sierra, la especie tuvo mayor probabilidad de distribución en la provincia Pichincha, pero con proporciones más bajas en otras provincias como Tungurahua y Loja. Los modelos proyectados al futuro predicen que las provincias de la región Costa (Esmeraldas,

Guayas, Los Ríos, Santa Elena, Manabí) y ciertas zonas de Guayaquil, serían las más aptas para *Lithobates catesbeianus* en ambos escenarios (SSP2 4,5 y SSP5 8,5), para las proyecciones desde el 2021-2040 hasta el 2100 con una pequeña disminución en el segundo (Figura 3). Por otra parte, en la región Amazónica (Oriente) hubo favorabilidad con variaciones en las provincias Napo, Morona Santiago y Sucumbíos, aunque muestra una ligera disminución en el escenario SSP5 8,5 (Figura 3). La región Sierra tuvo un bajo nivel de adecuación de forma general, donde las provincias Imbabura y Pichincha podrían ser variables en el escenario SSP5 8,5 (Figura 3).

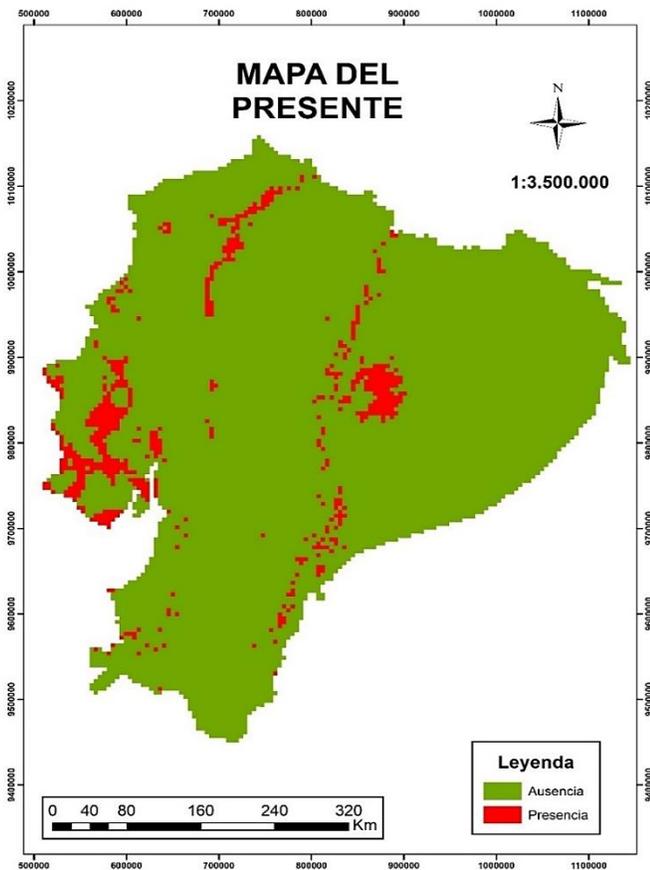


**Figura 2.** Favorabilidad climática para la distribución de la rana toro *Lithobates catesbeianus* en las diferentes regiones de Ecuador continental.



**Figura 3.** Favorabilidad climática para la distribución de la rana toro *Lithobates catesbeianus* para los periodos 2040, 2060, 2080 y 2100, escenarios SSP2 4,5 y SSP5 8,5, en las diferentes regiones de Ecuador continental.

Para el periodo presente, el invasor *Lithobates catesbeianus* tuvo condiciones climáticas adecuadas en un área de ~ 3310 km<sup>2</sup> en Ecuador continental, lo que corresponde al 5.79% del territorio total del país (Figura 4). Estas condiciones favorables se concentraron principalmente en regiones con climas cálidos, tropicales, semi húmedos y húmedos. A pesar de esto, su expansión aún no ha sido significativa, ya que todavía existen 53845 km<sup>2</sup> donde no se han encontrado evidencias de su presencia, lo que representa el 94.20% de la superficie total del país (Figura 4).



**Figura 4.** Distribución geográfica potencial de la rana toro *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental.

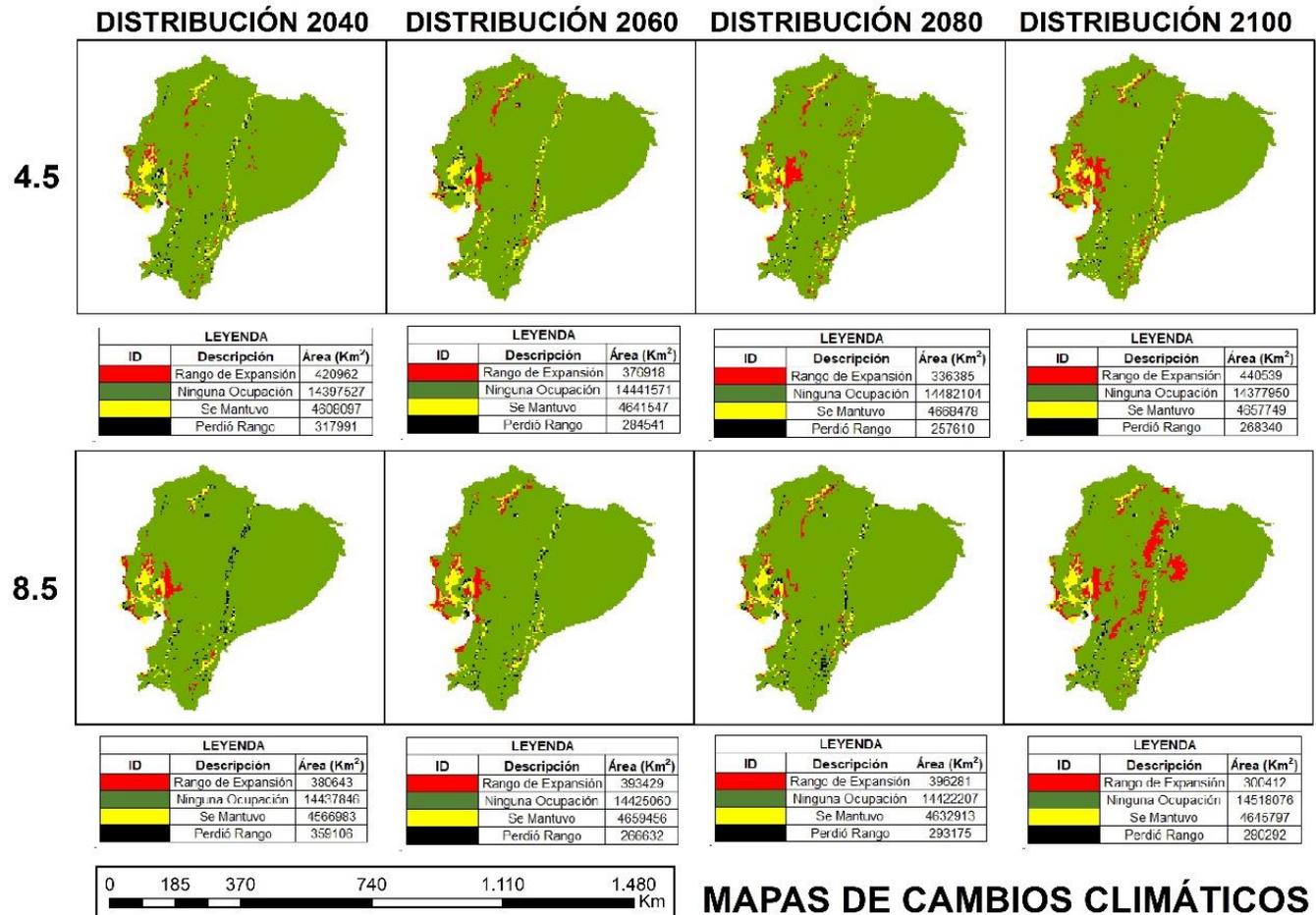
El área de distribución que se expande en el 2021-2040 tuvo un aumento del 4.16% (2625 km<sup>2</sup>) en el escenario SSP2 4,5, alcanzando una cobertura del 4% (solo esta expansión) del territorio total de Ecuador. No obstante, el escenario pesimista (SSP5 8,5) predice una expansión menor al

primer escenario (2.51%, 1585 km<sup>2</sup>) representando una diferencia de 1175 km<sup>2</sup> respecto al área de distribución actual (Figura 5). En el periodo 2041-2060, con los resultados del escenario SSP2 4,5, se espera que el rango de expansión de la especie aumente un 3.24% (2045 km<sup>2</sup>), y se estima una pérdida de su hábitat del 2.31% (1455 km<sup>2</sup>). Algunas zonas se convierten en hábitats favorables y otras zonas pasan a no favorables. El aumento real sería de ~ 875 km<sup>2</sup>. Por otro lado, en el escenario SSP5 8.5 se espera que el rango de expansión sea mayor, con un 3.94% (2485 km<sup>2</sup>), y que la pérdida de hábitat sea de ~ 2.73% (1720 km<sup>2</sup>), siendo el aumento en el área de distribución de 1050 km<sup>2</sup> (Figura 5).

Al comparar datos de la distribución potencial actual con la del futuro para el 2061-2080, en el escenario SSP2 4,5 se prevé un incremento del rango de expansión de 4.63% (2920 km<sup>2</sup>). Se mantendrá alrededor del 4.61% del área de distribución, que equivale a ~ 2905 km<sup>2</sup>. Por otro lado, en el escenario SSP5 8.5, el rango de expansión será del 3.36% (2120 km<sup>2</sup>), pero, se estima una pérdida de hábitat adecuado de ~ 2.34% (1475 km<sup>2</sup>) (Figura 5). Para el escenario SSP2 4,5 del 2081-20100, el rango de expansión será de un 4.24% (2675 km<sup>2</sup>) y se mantendrá alrededor del 4.03% (2540 km<sup>2</sup>). Sin embargo, se estima una pérdida de hábitat adecuado de 1.67% (1055 km<sup>2</sup>), por lo que el aumento en el rango de expansión será realmente de 1905 km<sup>2</sup>. En el escenario SSP5 8,5, el rango de expansión será menor, del 2.54% (1605 km<sup>2</sup>). Pero, habrá una pérdida del 1.85% (1165 km<sup>2</sup>), lo que resultará en un aumento en el rango de expansión de alrededor de 725 km<sup>2</sup> (Figura 5).

Es destacable que para el escenario SSP2 4,5, las zonas de expansión del rango se concentran mayormente en la región Costa, principalmente en la zona central desde el 2060 hasta el 2100 (Figura 5). En el escenario pesimista, se observa este patrón en los dos primeros periodos, sin embargo, disminuye significativamente hacia el 2061-2080 y reaparece en el 2081-2100. Específicamente, el 2061-2100 se proyecta como

el de mayor expansión o mayor cambio en las áreas favorables ya que aparecen numerosas zonas idóneas en la región Amazónica (Oriente), a lo largo de la Sierra y la zona central de la Costa (Figura 5). Esta sería la predicción más favorable para la especie.



**Figura 5.** Mapas binarios (presencia/ausencia) de comparación de la distribución de *Lithobates catesbeianus* en Ecuador continental entre el presente y el futuro para los periodos de 2021-2040, 2041-2060, 2061-2080 y 2081-2100.

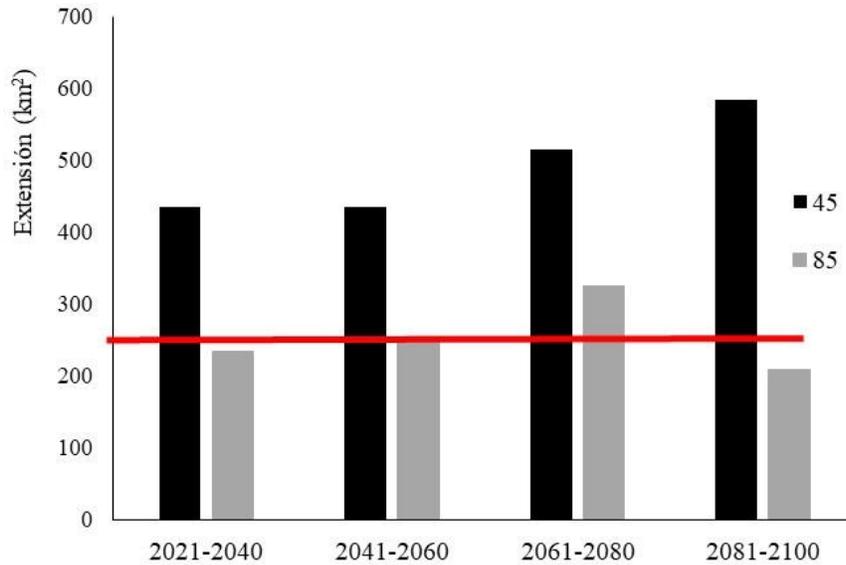
### Áreas favorables dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas

En el presente, *Lithobates catesbeianus* tuvo ~ 235 km<sup>2</sup> de área climáticamente favorable en el interior de las áreas protegidas de Ecuador continental (Figura 6). Específicamente, las áreas protegidas identificadas con condiciones favorables fueron Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas (~ 95 km<sup>2</sup>), Parque Nacional Llanganates (~ 45 km<sup>2</sup>), Reserva Ecológica

Cayambe Coca (~ 25 km<sup>2</sup>), Reserva Ecológica Antisana (~ 20 km<sup>2</sup>), Parque Nacional Sangay (~ 15 km<sup>2</sup>), Reserva Ecológica Mache-Chindul (~ 15 km<sup>2</sup>), Reserva Ecológica Manglares Churute (~ 10 km<sup>2</sup>) y los Refugios de Vida Silvestre El Morro y Marino Costera Pacoche.

Para el escenario SSP2 4,5, en todos los períodos analizados se observó un incremento de esta área favorable dentro del SNAP (Figura 6). El mayor incremento se dio en el periodo 2081-2100, con una extensión de ~ 585 km<sup>2</sup> (Figura 6), más del

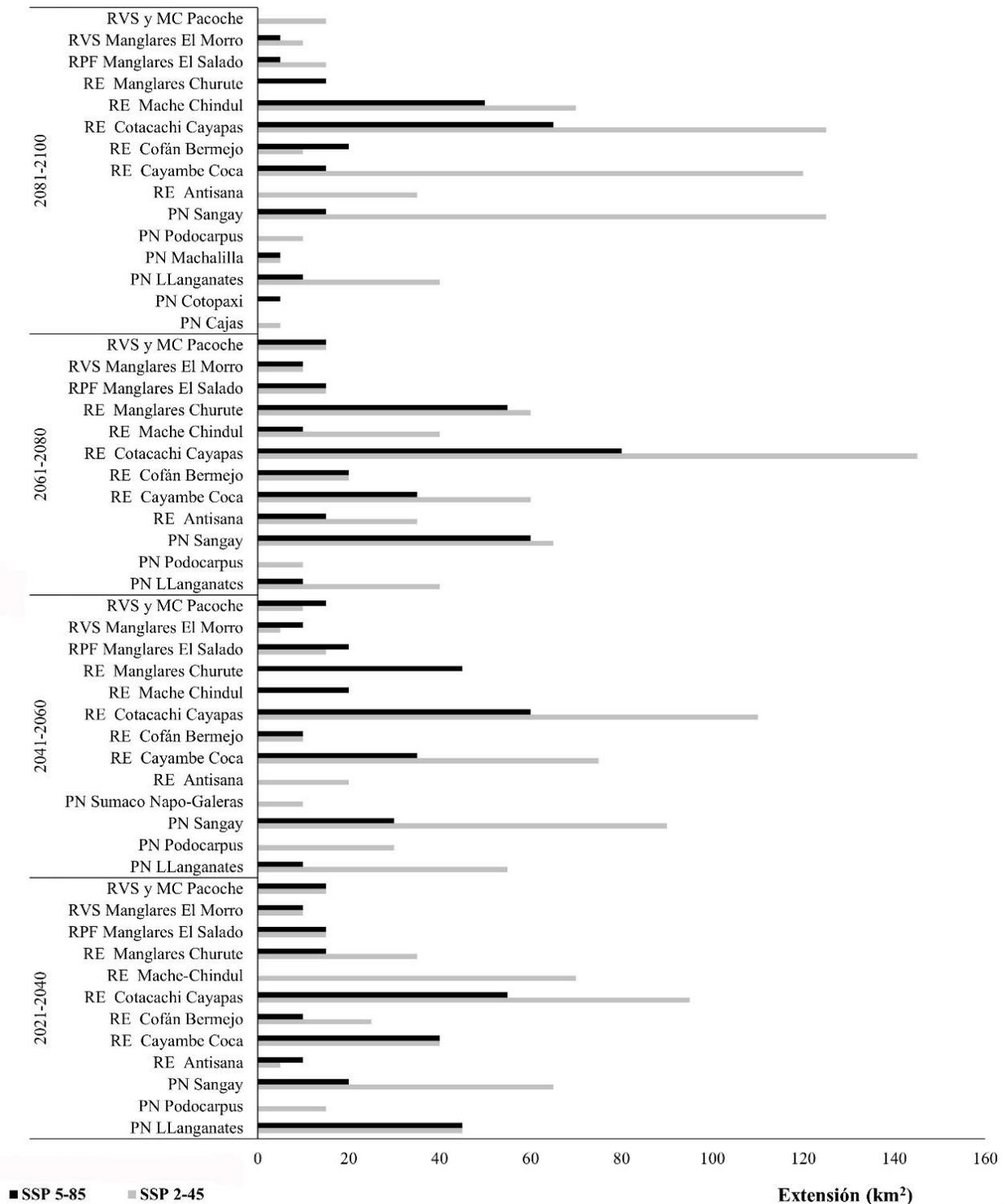
doble respecto al presente. Para el escenario SSP5 8,5, los resultados son un poco más alentadores, ya que solo se registra un incremento respecto al presente de ~ 100 km<sup>2</sup> durante el período 2061-2080 (Figura 6).



**Figura 6.** Extensión de área con condiciones climáticas favorables para la invasión de *Lithobates catesbeianus* dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Ecuador (SNAP) en Ecuador continental, en diferentes periodos futuros y escenarios de cambio climático (SSP2 4,5; SSP5 8,5). La línea roja corresponde a la extensión de área con condiciones favorables para el invasor dentro del SNAP en el presente.

Las áreas protegidas más propensas a ser invadidas por *Lithobates catesbeianus* en el escenario SSP2 4,5 fueron: las Reservas Ecológicas Cotacachi Cayapas, Mache-Chindul, Cayambe Coca, Manglares Churute y los Parques Nacionales Sangay, Llanganates y Podocarpus. Para el escenario SSP5 8,5 las áreas más afectadas serían las Reservas Ecológicas Manglares Churute, Mache-Chindul, Cofán Bermejo y el Parque Nacional Llanganates (Figura 7). Durante todos los periodos, la tendencia de invasión se favorece bajo las condiciones de emisiones de gases del escenario conservador SSP2 4,5 (Figura 7). Específicamente, en el periodo inmediato (2021-2040), la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas, Mache-Chindul y Manglares Churute, y el

Parque Nacional Llanganates, Sangay y Podocarpus deberían tomar medidas inmediatas para evitar los problemas ecológicos y ecosistémicos asociados a la invasión de la rana toro. Si durante este mismo periodo, el clima se comporta como lo sugerido en el escenario SSP5 8,5, la invasión de la rana toro sería más favorable en la Reserva Ecológica Antisana, y seguiría el mismo patrón del SSP2 4,5 en la Reserva Ecológica Cayambe Coca, Parque Nacional Llanganates y los Refugios Pácoche, Manglares El Morro, y Manglares El Salado (Figura 7). En el resto de los periodos, destacan la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas, Mache-Chindul, Cayambe Coca, y el Parque Nacional Sangay.



**Figura 7.** Áreas protegidas de Ecuador continental con condiciones favorables para la invasión de *Lithobates catesbeianus* en los escenarios de cambio climático SSP2 4,5 y SSP5 8,5 en diferentes períodos.

#### 4. Discusión

En Ecuador existen pocos registros y estudios que hayan modelado el nicho ecológico de especies invasoras (Dueñas Tituaña, 2020; Ferrer-Sánchez et al., 2021), especialmente para *Lithobates catesbeianus*, en comparación con otros países de América del Sur como Brasil, Argentina y Colombia (Akmentins et al., 2010; Both et al., 2011; Urbina-Cardona et al., 2011). En la actualidad, la rana toro está presente en territorio ecuatoriano y las zonas más propensas a la invasión son las que se concentran en las regiones costeras, como Guayas, Los Ríos, Manabí y Esmeraldas. Este resultado coincide con lo encontrado por Iñiguez & Morejón (2012), que identificaron el rango de distribución principal de la rana toro en Ecuador en tres áreas de la región costera, algunas de ellas cercanas a Guayaquil (Babahoyo). Estos autores encontraron que la región andina no contaba con áreas aptas para la especie, lo cual se justifica por las condiciones ambientales, que no son las adecuadas para su desarrollo y, además, carece de hábitats adecuados. Probablemente, esto se debe a las bajas temperaturas que son típicas de las altas elevaciones de este territorio. El presente estudio respalda en gran parte este resultado, aunque el algoritmo de modelado empleado y la mayor cantidad de registros de presencia que representan a la región nativa de la especie logró identificar pequeñas zonas dentro de la Sierra que potencialmente podrían albergar a *Lithobates catesbeianus*. Estas nuevas áreas favorables que se obtuvieron en este estudio en zonas climáticas menos cálidas muestran la gran plasticidad ecológica de la especie, y el riesgo de invasión que corren esos ecosistemas si llegan a establecerse exitosamente poblaciones de este invasor.

Según estos resultados, en la región Amazónica (Oriente) hay un grupo de áreas que cumplen con cierta idoneidad para el desarrollo de *Lithobates catesbeianus*, aunque Iñiguez & Morejón (2012) comentan que solo unas pocas zonas pequeñas parecen ser aptas para la especie en este territorio según el modelo calibrado con los registros del

área nativa, pero al incluir los registros de zonas de invasión obtuvieron mayor cantidad de área Amazónica con favorabilidad para la especie. A diferencia de Iñiguez & Morejón (2012), esta investigación no obtuvo zonas idóneas en el área de Joya de los Sachas (Oriente) para el presente, ni para los periodos futuros. Estas diferencias pueden estar asociadas a las variables ambientales empleadas como predictores de los modelos y la parametrización empleada para el algoritmo de modelación. En esta investigación se usaron solo variables climáticas probando diferentes configuraciones de los parámetros incluidos en MaxEnt, mientras que Iñiguez & Morejón (2012) emplean variables climáticas, hidrológicas y de modificación humana siguiendo una configuración de parámetros establecida por Phillips & Dudík (2008).

Sin embargo, la mayor parte de los registros de invasión de la especie que Iñiguez & Morejón (2012) utilizaron para sus modelos, se localizaban en la Amazonía, lo cual contrastó con sus resultados, ya que en la distribución potencial no resultó ser la región con mayor idoneidad para la rana toro. Estos individuos fuera de sus condiciones climáticas óptimas, como indican nuestros modelos para la época actual, podrían estar en proceso de invadir nuevos lugares, ya sea por expansiones del área de distribución o debido a translocaciones recientes, no correspondiendo necesariamente a poblaciones establecidas. Pero también podrían asociarse a falsos negativos de los modelos. Para investigar este caso, son necesarios seguimientos locales.

Algunos registros de presencia en el presente estudio quedaron fuera de las zonas de favorabilidad climática predicha, convirtiéndose en falsos negativos que entran en la tasa de omisión del 5%. Existen múltiples factores por los cuales los modelos no predicen zonas con presencia comprobada de las especies. Estos problemas pueden estar asociados a una inadecuada selección de variables ambientales, datos insuficientes o de baja calidad, escalas

temporales y espaciales inadecuadas, condiciones climáticas o cambios recientes o limitaciones en el algoritmo de modelación. En este estudio en particular, se considera que los falsos negativos pueden estar asociados a la dinámica climática o a las alteraciones recientes del hábitat que pueden hacer que el modelo no prediga de forma correcta las zonas que recientemente se han vuelto habitables para la especie, lo que resulta en omisión. Esto sería consecuencia a su vez de la temporalidad de los datos climáticos (1970-2000) del Worldclim utilizados para modelar la distribución en el presente (Fick & Hijmans, 2017), con una diferencia de 24 años. Además, el uso de los datos del área de invasión de la especie para calibrar el modelo supone implícitamente que todos los registros utilizados para la calibración del modelo representan poblaciones viables (que sobreviven y crecen) que han colonizado, se han establecido y se están extendiendo actualmente por el paisaje (Hellmann et al., 2008). En este caso, las poblaciones de la rana toro en Ecuador son ecológicamente desconocidas y la mayor parte de lo que se sabe hace referencia a reportes de presencia de la especie en diferentes localidades del país (e.g. Cisneros-Heredia, 2004; Cobos et al., 2015; Valarezo-Aguilar et al., 2016; Cruz-Cordovez et al., 2020; Narváez et al., 2023). Esto significa que no se puede asumir la viabilidad del 100% de las poblaciones del área de distribución en Ecuador, y específicamente esos falsos negativos podrían ser consecuencia a su vez de poblaciones no viables.

A través de esta investigación se demostró que nuevas áreas actualmente son propensas a invasión por la rana toro y cuáles se perfilan a futuro bajo diferentes escenarios de cambio climático. La región Costa aparece en todos los escenarios como la más vulnerable, por lo que en ella se deben enfocar las principales medidas de prevención. El haber utilizado los registros del rango nativo y de invasión resultó ser un gran acierto para este trabajo. Beaumont et al. (2009) afirman que las especies invasoras normalmente pueden ocupar diferentes nichos climáticos dentro

de su rango nativo y que es crucial incluir los datos del rango completo (nativo e invasivo), para de esta forma obtener modelos más útiles que representen de manera acertada el potencial de invasión de una especie. Además, las especies invasoras pueden responder al cambio climático de diferentes maneras, ya sea adaptándose a las condiciones ambientales cambiantes, desplazando su nicho o expandiéndose a nuevas zonas (Holt, 1990).

En este sentido, los modelos de nicho ecológico constituyen una herramienta muy útil para predecir la distribución presente y futura de las especies invasoras en relación con el cambio climático (Mainka & Howard, 2010). Además, los modelos pueden contribuir en la generación de medidas de gestión preventivas, con el fin de disminuir y controlar la propagación de especies exóticas invasoras en un futuro, priorizando las áreas de conservación. En el 2019, el Ministerio de Ambiente y Agua de Ecuador propuso un Plan de Acción decenal para la prevención, manejo y control de las especies exóticas, con la finalidad de aplicar estrategias que subsanen la problemática del país en un futuro. A través de este estudio, se está contribuyendo con este plan y los resultados son una opción válida para definir estas estrategias.

No obstante, todos los estudios citados que investigan la distribución potencial de la rana toro muestran una alta confianza estadística e indican patrones coincidentes. En el estudio actual, sólo los hábitats altamente favorables para la ocurrencia de la rana toro en términos de climas adecuados fueron proyectados en mapas binarios, ignorando hábitats poco adecuados que podrían ser usados como rutas para el establecimiento de poblaciones o migraciones (Forti et al., 2017). Además, cuando se trata de especies altamente vágiles como *Lithobates catesbeianus*, los modelos podrían no ser capaces de interpretar adecuadamente y de manera realista los hábitats potenciales sumidero (Phillips et al., 2006), sobre todo si solo asumen variables ambientales, excluyendo las interacciones bióticas (Soberón &

Peterson, 2005). Aunque estos resultados no suenan excesivamente pesimistas, sugerimos precaución a la hora de utilizar las distribuciones predichas de la rana toro.

La presencia de la rana toro en parte del territorio que ocupa el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) constituye una amenaza para estos espacios, especialmente en las Reservas Ecológicas y Parques Nacionales, donde se predicen condiciones adecuadas para su presencia en el presente y los próximos periodos. A futuro, esta situación puede ser más crítica, ya que se ha observado un aumento creciente en la expansión de territorio que ocupa la especie. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Dueñas Tituaña (2020), que también indicó que *Lithobates catesbeianus* se expandiría por diferentes áreas protegidas, tales como la Reserva Biológica Cerro Plateado, el Parque Nacional Podocarpus, la Reserva Ecológica Cofán Bermejo, el Parque Nacional Llanganates, el Parque Nacional Yacuri, el Parque Nacional Sangay y la Reserva Biológica Colonso.

El algoritmo empleado en este estudio fue útil porque permitió múltiples calibraciones detalladas de modelos de nicho ecológico en MaxEnt, lo que ayudó a seleccionar entre numerosos y complejos conjuntos de parámetros, aquellos que demostraron el mejor rendimiento en función de la importancia, la capacidad predictiva y el nivel de complejidad. Otros estudios de *Lithobates catesbeianus* han modelado la distribución; sin embargo, aquí se presentó una alternativa que permite la consideración de más configuraciones de parámetros (particularmente diferentes conjuntos de variables ambientales) y una métrica más robusta de significación estadística (ROC parcial). La consideración de variables predictoras ambientales alternativas durante la calibración ha sido previamente reconocida como de especial importancia (Peterson et al., 2018); sin embargo, no se ha incluido en otros esfuerzos de selección y calibración de modelos a nivel mundial y/o regional para el estudio de esta especie tan

agresiva en importante, además de la presente investigación.

El uso de esta metodología para la modelación con el paquete kuenm permitió administrar la complejidad del modelo en dimensiones más sencillas, ya que el algoritmo va más allá de la configuración del software para incluir diferentes conjuntos de predictores ambientales (Cobos et al., 2019). Dado que este paquete permite crear conjuntos de modelos con múltiples conjuntos de parámetros, considerarlos todos juntos mejoró la calidad y la solidez de las predicciones. En este estudio las características del paquete fueron una buena opción para crear un modelo más robusto usando MaxEnt, considerando importantes fuentes de variación e incertidumbre del modelo dadas por las múltiples opciones de configuración de software y datos de entrada.

## 5. Conclusiones

La combinación de las variables de temperatura, precipitación y elevación identificó a las regiones costeras y del oriente, y en una menor medida a las zonas limítrofes de las provincias situadas en la sierra, como zonas favorables para la presencia de la especie. Específicamente, la distribución de *Lithobates catesbeianus* es más probable en las provincias Guayas, Los Ríos, Manabí, Santa Elena y Esmeraldas. En la parte oriental de Ecuador se destacan las provincias Napo, Morona Santiago y Zamora Chinchipe como favorables climáticamente para la presencia de la especie, siendo esta última una de las más adecuadas. La favorabilidad en la Sierra es limitada, pero se mantiene en las zonas que colindan con las ciudades costeras y del oriente, permitiéndoles una distribución marginal.

En el escenario moderado (SSP2 4,5), se esperan cambios tolerables en las áreas donde la rana toro ya está presente. La diversidad climática de Ecuador podría incluso favorecer su expansión. Sin embargo, en el escenario extremo (SSP5 8,5), se prevé una pérdida considerable de áreas con condiciones climáticas favorables, pero aun así, la especie podría para mantener poblaciones, sobre

todo hacia el interior de áreas protegidas. Se espera que el rango de expansión para la distribución de la rana toro aumente en áreas como la Reserva Ecológica Cayambe Coca, Cotacachi Cayapas, Manglares Churute y los Parques Nacionales Sangay y Llanganates. Esto resultará en una mayor prevalencia de la especie en el SNAP, y también causará la pérdida de biodiversidad y la fauna local.

## 6. Referencias

- Abad, R. C., & Casal, R. F. (2020). Técnicas de Remuestreo. Madrid: [https://rubenfcasal.github.io/book\\_remuestreo](https://rubenfcasal.github.io/book_remuestreo)
- Akmentins, M. S., & Cardozo, D. E. (2010). American bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) invasion in Argentina. *Biological invasions*, 12, 735-737. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9515-3>
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409-420. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>
- Becerra-López, J. L., Esparza Estrada, C. E., Romero Méndez, U., Sigala Rodríguez, J. J., Mayer Goyenechea, I. G. & Castillo Cerón, J. M. (2017). Evidence of niche shift and invasion potential of *Lithobates catesbeianus* in the habitat of Mexican endemic frogs. *Plos One*, 12(9), e0185086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185086>
- Beaumont, L. J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P. O., Leishman, M. R., & Hughes, L. (2009). Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15(3), 409-420. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00547.x>
- Bissattini, A. M. & Vignoli, L. (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(9), 2633–2646. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1473-6>
- Bonilla, J. A. (2019). Distribución potencial de la especie *Lithobates catesbeianus* en la región continental de Colombia bajo iteraciones de cambio climático. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/10654/31932>.
- Booth, T. H. (2022). Checking bioclimatic variables that combine temperature and precipitation data before their use in species distribution models. *Austral Ecology* 47: 1506-1514. <https://doi.org/10.1111/aec.13234>
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman S. M. & Anderson, R. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73-77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Chamberlain, S., Oldoni, D. & Waller, J. (2022). rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6023735>
- Cobos, M. C., Penichet, C. N., & Valarezo-Aguilar, K. (2015). First record of an American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) population in Loja, Ecuador. *Reptiles & Amphibians*, 22(1), 46-48.
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Barve, N. & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cruz-Cordovez, C., Herrera, I., Espinoza, F., Rizzo, K., Sarmiento, M-B., Rodas, N., Coello, M-J., Bravo, W. & Lampo, M. (2020). New record of a feral population of *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802 in a protected area (Santay Island) in the Ecuadorian coast. *BioInvasions Records* 9(2): 421–433. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.2.28>
- Daszak, P., Strieby, A., Cunningham, A. A., Longcore, J. E., Brown, C. C., & Porter, D. (2004). Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential

- carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetological Journal*, 14, 201-208.
- Datta, A., Schweiger, O. & Kühn, I. (2020). Origin of climatic data can determine the transferability of species distribution models. *NeoBiota* 59: 61-76. <https://doi.org/10.3897/neobiota.59.36299>
- De Andrade, A. F. A., Velazco, S. J. E., & De Marco Júnior, P. (2020). ENMTML: An R package for a straightforward construction of complex ecological niche models. *Environmental Modelling and Software*, 125, 104615. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104615>
- Dueñas, M-A., Hemming, D., Roberts, A. & Diaz-Soltero, S. (2021). The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: a systematic review. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01476. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01476>
- Dueñas Tituaña, M. R. (2020). Efectos de la variabilidad climática en la distribución espacial de la rana invasora *Lithobates catesbeianus* (Shaw 1802) (Anura: Ranidae) en el Ecuador continental para evaluar su respuesta frente al cambio climático (Master's thesis, Quito: Universidad Tecnológica Indoamérica).
- Ferrer-Sánchez, Y., Jacho-Saa, W. R., Urdánigo Zambrano, J. P., Abasolo-Pacheco, F., Plasencia-Vázquez, A. H., Zambrano-Mero, G. J., ... & Estrella Bravo, G. V. (2021). Invasiones biológicas en agroecosistemas de Ecuador continental: nicho ecológico de especies exóticas y cultivos agrícolas bajo riesgo. *Acta Biológica Colombiana*, 26(3), 352-364.
- Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Forti, L. R., Becker, C. G., Tacioli, L., Pereira, V. R., Santos, A. C. F., Oliveira, I., ... & Toledo, L. F. (2017). Perspectives on invasive amphibians in Brazil. *Plos One*, 12(9), e0184703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184703>
- Gallagher, R. V., Beaumont, L. J., Hughes, L., & Leishman, M. R. (2010). Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of Ecology*, 98(4), 790-799. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01677.x>
- Govindarajulu, P. (2004). Introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in British Columbia: impacts on native Pacific treefrogs (*Hyla regilla*) and red-legged frogs (*Rana aurora*). Dissertation. University of Victoria, Victoria, British Columbia, Canada.
- Govindarajulu, P., Altwegg, R., & Anholt, B. R. (2005). Matrix model investigation of invasive species control: bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications*, 15(6), 2161-2170. <https://doi.org/10.1890/05-0486>
- Hanselmann, R., Rodriguez, A., Lampo, M., Fajardo-Ramos, L., Aguirre, A. A., Kilpatrick, A. M., ... & Daszak, P. (2004). Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation*, 120(1), 115-119. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.013>
- Haubrock, P. J., Cuthbert, R. N., Hudgins, E. J., Crystal-Ornelas, R., Kourantidou, M., Moodley, D., Liu, C., Turbelin, A. J., Leroy, B. & Courchamp, F. (2022). Geographic and taxonomic trends of rising biological invasion costs. *Science of the Total Environment*, 817, 152948. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.152948>
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., & Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, 22(3), 534-543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Holt, R. D. (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(9), 311-315.

- [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90088-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90088-U)
- Iñiguez, C. A., & Morejón, F. J. (2012). Potential distribution of the American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Ecuador. *South American Journal of Herpetology*, 7(2), 85-90. <https://doi.org/10.2994/057.007.0211>
- Kumschick, S., Measey, G. J., Vimercati, G., De Villiers, F. A., Mokhatla, M. M., Davies, S. J., ... & Kraus, F. (2017). How repeatable is the Environmental Impact Classification of Alien Taxa (EICAT)? Comparing independent global impact assessments of amphibians. *Ecology and Evolution*, 7(8), 2661-2670. <https://doi.org/10.1002/ece3.2877>
- Laufer, G., Kacevas, N. & Gobel, N. (2021). La rana toro (*Lithobates catesbeianus*): Estado de invasión, efectos y posibilidades de manejo en Uruguay. En A. Brazeiro, D. Bresciano, E. Brugnoli & M. Iturburu (Eds.), *Especies Exóticas Invasoras de Uruguay: Distribución, Impactos Socioambientales y Estrategias de Gestión* (1era ed., 175-189). RETEMA-UdelaR, CEEI-Ministerio de Ambiente. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/31864>
- Mainka, S. A., & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102-111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- Moodley, D., Angulo, E., Cuthbert, R. N., Leung, B., Turbelin, A. & Diagne, C. (2022). Surprisingly high economic costs of biological invasions in protected areas. *Biological Invasions*, 24, 5-6. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02732-7>
- Narváez, A. E., Barreno, M., Cuadrado, S., Vera, K., & Molina-Moreira, N. (2023). Updated distribution of an alien frog species, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802), in Ecuador: new records of Bullfrog in the semideciduous lowland forest of western Ecuador. *Check List*, 19(4), 533-539. <https://doi.org/10.15560/19.4.533>
- Nori, J., Urbina-Cardona, J. N., Loyola, R. D., Lescano, J. N., & Leynaud, G. C. (2011). Climate change and American bullfrog invasion: what could we expect in South America?. *PLoS One*, 6(10), e25718.
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V. & Barve, N. (2020). ntbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10), 1199-1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13452>
- Peterson, A. T., Cobos, M. E., & Jiménez-García, D. (2018). Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429(1), 66-77. <https://doi.org/10.1111/nyas.13873>
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Prass, M., Ramula, S., Jauni, M., Setälä, H. & Kotze, J. (2022). The invasive herb *Lupinus polyphyllus* can reduce plant species richness independently of local invasion age. *Biological Invasions*, 24, 425-436. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02652-y>
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Guéhenne, T. J. (2008). Claims of potential expansion throughout the US by invasive python species are contradicted by ecological niche models. *PLoS One*, 3(8), e2931. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002931>
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>

- Ravi, S., Law, D. J., Caplan, J. S., Barron-Gafford, G. A., Dontsova, K. M., Espeleta, J. F., ... & Huxman, T. E. (2022). Biological invasions and climate change amplify each other's effects on dryland degradation. *Global Change Biology*, 28(1), 285-295. <https://doi.org/10.1111/gcb.15919>
- Rodda, G. H., Jarnevich, C. S., & Reed, R. N. (2011). Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders. *PloS One*, 6(2), e14670. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014670>
- Sales, L., Rebouças, R. & Toledo, L. F. (2021). Native range climate is insufficient to predict anuran invasive potential. *Biological Invasions* 23, 2635–2647. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02528-1>
- Soberón, J., & Peterson, A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Urbina, J., Bredeweg, E. M., Garcia, T. S. & Blaustein, A. R. (2018). Host–pathogen dynamics among the invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) and chytrid fungus (*Batrachochytrium dendrobatidis*). *Hydrobiologia* 817(1), 267–277. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3614-z>
- Urbina-Cardona, J. N., Nori, J., & Castro, F. (2011). Áreas vulnerables a la invasión actual y futura de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*: Ranidae) en Colombia: estrategias propuestas para su manejo y control. *Biota Colombiana*, 12(2).
- Valarezo-Aguilar, K., Cisneros-Heredia, D. F., & Ordonez-Gutierrez, O. (2016). A new distribution record for the invasive American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802)(Anura: Ranidae), from eastern Ecuador. *Reptiles & Amphibians*, 23(2), 147-149.
- Vargas, C., Encarnación-Luévano, A., Ortega-Andrade, H.M., Prieto-Torres, D.A., Peña-Peniche, A., Rojas-Soto, O.R. (2020). Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno, C.E. (Ed.) La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio (39-63). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.
- Yang, X., Zhou, B., Xu, Y. & Han, Z. (2021). CMIP6 Evaluation and Projection of Temperature and Precipitation over China. *Advances in Atmospheric Sciences*, 38(5), 817-830. <https://doi.org/10.1007/s00376-021-0351-4>
- Yuan, L., Li, J. M., Yu, F. H., Oduor, A. M., & van Kleunen, M. (2021). Allelopathic and competitive interactions between native and alien plants. *Biological Invasions*, 23(10), 3077-3090. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02565-w>