

**ANTECEDENTES
SOBRE LA BIOLOGIA DE
Xenopus laevis
Y SU INTRODUCCION
EN CHILE**



EDITORES:

**RIGOBERTO SOLÍS MUÑOZ
GABRIEL LOBOS VILLALOBOS
AGUSTIN IRIARTE WALTON**



**GOBIERNO DE CHILE
MINISTERIO DE AGRICULTURA
SAG**



**UNIVERSIDAD DE CHILE
DID
Programa Interdisciplinario de Estudios
en Biodiversidad**

**Antecedentes sobre la biología de
Xenopus laevis y su introducción en Chile.**

*Rigoberto Solís M., Gabriel Lobos V.
y Agustín Irirarte W., Editores.*

Registro Propiedad Intelectual.

Inscripción N°144.000

© Universidad de Chile / Servicio Agrícola y Ganadero

I.S.B.N. 956-299-473-2

Derechos reservados.

Primera Edición: diciembre de 2004

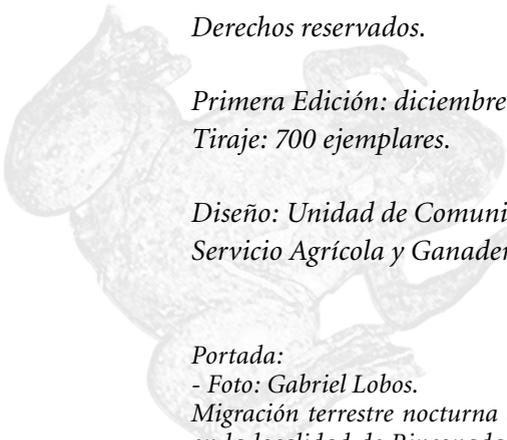
Tiraje: 700 ejemplares.

*Diseño: Unidad de Comunicaciones,
Servicio Agrícola y Ganadero.*

Portada:

- Foto: Gabriel Lobos.

*Migración terrestre nocturna de *Xenopus laevis* registrada
en la localidad de Rinconada de Maipú, Región Metro-
politana, Chile.*



INDICE

Prefacio	1
<i>Xenopus laevis</i>: una perspectiva sobre invasiones globales <i>G. John Measey</i>	3
Primeros antecedentes cromosómicos y moleculares del anuro <i>Xenopus laevis</i> introducido en Chile. <i>Alberto Veloso, Eduardo Soto, Claudio Correa, Pamela Bachmann, Marcela Torres y Marco Méndez</i>	9
Antecedentes sobre la biología de <i>Xenopus laevis</i> <i>Rigoberto Solís M.</i>	21
Comunicación acústica y conducta de apareamiento en <i>Xenopus laevis</i>. <i>Mario Penna</i>	37
Historia Natural del sapo africano <i>Xenopus laevis</i> en Chile <i>Gabriel Lobos V.</i>	49
Consecuencias ecológicas de la introducción de especies: el caso de <i>Xenopus laevis</i> en Chile <i>Pedro E. Cattán</i>	67
Regulaciones legales relativas al ingreso y control de sapo africano (<i>Xenopus laevis</i>) a Chile <i>Agustín Iriarte W.</i>	73
Perspectivas de la presencia de <i>Xenopus laevis</i> en Chile <i>Gabriel Lobos V. y Rigoberto Solís M.</i>	85



*Dedicamos este libro a nuestro maestro, colega
y amigo MARIO ROSENMANN ABRAMOVICH,
quien en su fecunda vida académica contribuyó
de manera muy significativa a la formación de
numerosos investigadores y al conocimiento de
la ecofisiología de nuestra fauna.*





PREFACIO

En la década del setenta fue introducida en Chile la especie *Xenopus laevis* (Pipidae: Anura). Desde entonces, son frecuentes los reportes de su presencia en la zona central de nuestro país y la información disponible actualmente, basada fundamentalmente en observaciones ocasionales y un escaso número de investigaciones formales, indica que las poblaciones de este anuro han incrementado y ampliado su distribución.

Aún cuando han sido estudiados diversos aspectos de la biología de este animal, existe escasa información con respecto a las interacciones y efectos que se producen en las comunidades en que ha sido incorporado. En este sentido, la introducción de *X. laevis* en California, Estados Unidos, parece ser la mejor documentada. Sin embargo, los resultados de estas investigaciones no permiten establecer conclusiones definitivas respecto a los efectos de este anuro en esos ecosistemas, ni menos extrapolarlos a nuestra realidad. No obstante, las características ecofisiológicas de *X. laevis* y las favorables condiciones bióticas y abióticas que presenta nuestro país para su desarrollo, sindicán al sapo africano como un factor de riesgo potencial para nuestros ecosistemas y biodiversidad.

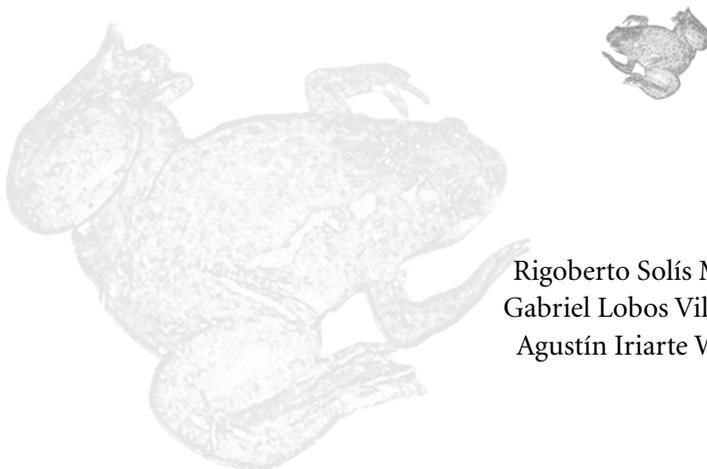
En la actualidad, la creciente pérdida de biodiversidad se ha convertido en un problema global, de relevancia mayor. En este contexto, las invasiones biológicas son consideradas como uno de los elementos clave, no siendo extraño que el éxito invasor de *X. laevis* en otras latitudes (ej: Estados Unidos, Reino Unido, Francia), y actualmente en Chile, cause profunda preocupación por sus potenciales impactos en los ecosistemas acuáticos. El problema se agudiza aún más cuando las opiniones de los especialistas se encuentran divididas y en muchos casos se carece de la información suficiente para definir medidas adecuadas de control y conservación. En Chile, los primeros ecos de esta preocupación se manifestaron en 1983 con ocasión de la reunión de herpetólogos para la elaboración del Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres de Chile. Desde entonces los avances en el conocimiento de los efectos de la introducción

de *X. laevis* han sido exigüos. Esta situación motivó a un grupo de académicos de la Universidad de Chile a reunirse, en una instancia que permitiera reunir la información disponible, discutir e intercambiar ideas respecto a este problema y la forma de abordarlo en el futuro.

En octubre de 2003 se realizó el taller “*Introducción de Xenopus laevis en Chile: perspectivas para la investigación y educación*”, en el marco de las actividades que financia y patrocina el Programa de Estudios Interdisciplinarios en Biodiversidad, que mantiene el Departamento de Investigación y Desarrollo de la Universidad de Chile. Esta actividad se llevó a cabo en la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile y convocó a investigadores y estudiantes, quienes tuvieron la oportunidad de interactuar y debatir en torno a la información presentada.

Como resultado concreto de este evento surgió la idea de publicar este libro, que tiene como objetivos principales la recopilación y difusión de los antecedentes expuestos en ese taller sobre diversos aspectos de la biología de *Xenopus laevis* y del estado actual de conocimiento sobre este anuro invasor en Chile.

Los editores de este libro desean expresar su agradecimiento al Departamento de Investigación y Desarrollo y a la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile, por el financiamiento y facilidades brindadas para la realización del taller. De igual modo, agradecemos muy especialmente al Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), que ha hecho posible la impresión y difusión de la información contenida en este libro.



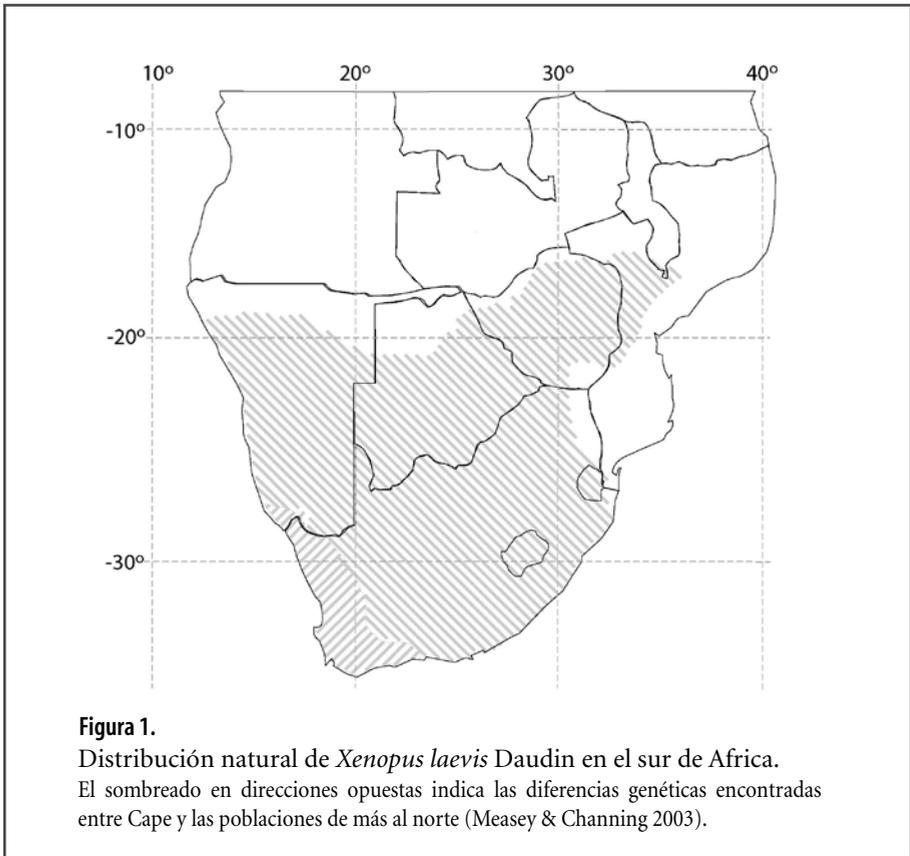
Rigoberto Solís Muñoz
Gabriel Lobos Villalobos
Agustín Iriarte Walton

Xenopus laevis: UNA PERSPECTIVA SOBRE INVASIONES GLOBALES

G. John Measey

Dos procesos son las principales causas de la pérdida de biodiversidad a nivel global. La primera, es la creciente pérdida de hábitat, como consecuencia del incremento de la población humana y el consumo *per capita* (Pletscher & Schwartz 2000). La segunda, es la introducción de especies y sus consecuentes efectos negativos sobre la biota nativa. El impacto de especies invasoras de anfibios ha sido mencionado como una amenaza para las poblaciones nativas de anfibios (ver más adelante), pero los efectos de la mayoría de estas introducciones permanecen pobremente documentadas.

La rana de garras africana, *Xenopus laevis*, es reconocida como un organismo modelo para estudios en biología molecular y del desarrollo (Gurdon 1996). El rango natural de *X. laevis* comprende la mayor parte del sur de África, ocupando biomas templados, subtropicales y tropicales (Fig. 1) (Measey & Channing 2003; Measey en prensa). Previo al advenimiento de la agricultura moderna, *X. laevis* probablemente se presentaba en bajas densidades en las regiones en que existían aguas continentales de origen natural, tales como: ríos, esteros, lagunas y charcas. Sin embargo, actualmente, esta especie también se encuentra en una variedad de medios acuáticos de origen antrópico, como: tranques, estanques, desagües de plantas de tratamiento de aguas residuales e instalaciones para la acuicultura. Las aguas eutrofizadas parecen producir las más altas densidades de individuos. Un reciente estudio a nivel molecular, sugiere que los animales ahora son capaces de viajar dentro y a través de áreas previamente áridas e inaccesibles, gracias a redes de irrigación de la vitivinicultura (Measey & Channing 2003). Tales canales de irrigación pueden aumentar el desplazamiento de poblaciones naturales hacia nuevas áreas, previamente inhabitables.



Existen algunos estudios ecológicos de poblaciones nativas (e.g. Schoonbee et al. 1992), sin embargo, las mejores descripciones de hábitat provienen de poblaciones asilvestradas (Tinsley & McCoid 1996; Measey 2001; Measey 1998). Los hábitats reproductivo y no reproductivo parecen ser similares. No obstante, no hay reportes de actividad reproductiva en aguas corrientes.

La historia de invasiones de esta especie está unida a su uso predilecto como prueba de embarazo desde la década de 1930, debido a su naturaleza acuática y facilidad comparativa de mantenimiento en laboratorio. Tinsley y McCoid (1996) revisaron las invasiones conocidas, principalmente de California y Arizona, en los Estados Unidos, Gales del Sur y la Isla de Wight, en el Reino Unido. Ellos resaltan la falta de información respecto a la distribución en la mayoría de los sitios y mencionan otras localidades en que se ha informado de la existencia de la especie, en Europa y otros lugares, incluido Chile. Desde entonces, la existencia de nuevas poblaciones está siendo notificada constantemente, por ejemplo en Humberside (noreste del Reino Unido, G. Woodcock pers. comm.), Deux-Sèvres y Maine et Loire (oeste de Francia, C. Eggert pers. comm.).

Crayon (en prensa) da una detallada explicación para la expansión e impacto de esta especie invasora a lo largo de USA, pero en particular en California, donde las poblaciones son mayores. Los informes iniciales datan de fines de la década de 1960 (St. Amant & Hoover 1969). Actualmente, las poblaciones se han propagado a lo largo de la mayoría de los drenajes existentes en los sitios originales de liberación. Crayon (en prensa) reconoce cinco puntos comunes en la propagación de *X. laevis* en California:

- 1) la mayoría de las poblaciones derivan de eventos de introducción independientes,
- 2) los ríos y riachuelos son propensos a una completa colonización, incluyendo agua salobres,
- 3) algunos factores climáticos y biológicos retardan la expansión de rana de garras (ej: áreas extremadamente áridas y peces como *Micropterus salmoides*),
- 4) las poblaciones son capaces de sobrevivir en aislamiento y
- 5) las introducciones mediadas por el hombre favorecen la propagación de *X. laevis* a lo largo de todos los hábitat de agua dulce en California.

Un único intento de erradicación culminó con éxito en una pequeña población de California (Tinsley & McCoid 1996), pero la mayoría de los esfuerzos en este sentido han fracasado (St. Amant 1975; Zacuto 1975; Crayon en prensa). Así, por ejemplo, las ranas de garra adultas abandonaron el agua durante infructuosos intentos de envenenamiento, usando el agente químico rotenona. Otras estrategias, tales como: eliminación mediante desecación, captura con redes, pesca eléctrica y trampeo, han resultado del todo inútiles.

A diferencia de otros conspicuos y ruidosos anuros, las poblaciones de *X. laevis* generalmente pasan inadvertidas y es probable que existan muchas poblaciones foráneas en otras regiones. Por ejemplo, a pesar de su casi cierta ocurrencia (debido a la unión de drenajes compartidos, que se sabe infectados en USA), actualmente no hay adecuados informes de la ocurrencia de invasiones de *X. laevis* en México. Además, debido a su naturaleza acuática, grandes poblaciones pueden estar confinadas dentro de pequeñas áreas, produciendo altas densidades y subsecuentemente serios impactos.

Con el fin de comenzar a estimar y comparar los impactos de una especie invasora individual, se requiere establecer tres factores independientes: el área total ocupada, su abundancia y alguna medida del impacto por individuo (Parker et al. 1999). De estos tres factores, la medida del impacto es probablemente el más difícil y subjetivo. Para otras especies de anuros invasores, detallados estudios han ejemplificado un amplio rango de mecanismos de

impacto, que incluyen: competencia, enfermedades, toxicidad y predación (e.g.: Crossland 2000; Cunningham & Langton 1997; Kupferburg 1997; Lafferty & Page 1996). Los resultados sugieren una relación positiva entre densidad e impacto y en algunos estudios se señala que altas densidades son un factor significativo en relación con la declinación global de anfibios. Sin embargo, estimaciones del impacto total (sensu Parker et al. 1999) aún están ausentes en la literatura.

Lobos y Measey (2002) convocaron a una urgente y detallada revisión de la distribución y efectos de la invasión de *X. laevis* en Chile. Este desafío surgió de un estudio que reveló poblaciones muy numerosas de *Xenopus laevis* adultos, en tranques de regadío ubicados en la Región Metropolitana de Chile. Ellos dieron un primer paso tendiente a la evaluación del primer factor antes señalado, consistente en estimar las áreas afectadas por la invasión de *X. laevis* en Chile, aunque la constatación de la presencia de este anuro en la VIII región parece ser erróneo (Lobos & Jaksic en prensa). Las estimaciones de la abundancia e impacto son aún necesarias, con el objeto de tener una visión completa del estado actual de la invasión de *X. laevis* en Chile.

Los estudios de invasiones ocurridas en California y el Reino Unido, indican que el control del traslado de esta rana, mediado por el hombre, es crucial para prevenir su expansión. Entre tanto, los estudios realizados en su nativa Sudáfrica, revelan el peligro de animales propagándose a través de canales de regadío, hacia áreas previamente no colonizadas.



REFERENCIAS

CRAYON JJ (en prensa) Species account: *Xenopus laevis*. En: Lannoo MJ (ed) Status and Conservation of U. S. Amphibians. Smithsonian Institute Press, Washington DC, EE.UU.

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

CUNNINGHAM AA & TES LANGTON (1997) Disease risks associated with translocations of amphibians into, out of and within Europe - a UK perspective. *The Journal of The British Veterinary Zoological Society* 3: 37-41

GURDON JB (1996) Introductory comments: *Xenopus* as a laboratory animal. En: Tinsley RC and HR Kobel (eds) *The Biology of Xenopus*, pp 3-6. Clarendon Press, Oxford, UK.

KUPFERBERG SJ (1997) Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California River: The role of larval competition. *Ecology* 78: 1736-1751

LAFFERTY KD & CJ PAGE (1997) Predation on the endangered tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi*, by the introduced African clawed frog, *Xenopus laevis*, with notes on the frog's parasites. *Copeia* 1997:589-592

LOBOS G & GJ MEASEY (2002) Impact of invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. *Herpetological Journal* 12:163-168.

LOBOS G & F JAKSIC (en prensa) The ongoing invasions of African clawed frogs (*Xenopus laevis*) in Chile: causes of concern. *Biodiversity and Conservation*.

MEASEY GJ (1998) Diet of feral *Xenopus laevis* in South Wales, UK. *Journal of Zoology*. 246:287-298.

MEASEY GJ (2001) Growth and ageing of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *Journal of Zoology* 254:547-555.

MEASEY GJ & A CHANNING (2003) Phylogeography of the genus *Xenopus* in southern Africa. *Amphibia-Reptilia* 24:321-330.

MEASEY GJ (en prensa). Species account: *Xenopus laevis* (Daudin 1802) En: Atlas and Red Data Book of the Frogs of South Africa, Lesotho and Swaziland. (eds.) Minter, L.R., M Burger, JA Harrison, PJ Bishop & H Braack. Smithsonian Institution Press.

PARKER IM, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, K GOODELL, M WONHAM, PM KAREIVA, MH WILLIAMSON, B VON HOLLE, PB MOYLE, JE BYERS & L GOLDWASSER (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19

PLETSCHER DH & MK SCHWARTZ (2000) The tyranny of population growth. *Conservation Biology*. 14: 1918-1919

PRINSLOO JF, HJ SCHOONBEE & JG NXIWENI (1981) Some observations on biological and other control measures of the African clawed frog, *Xenopus laevis* (Daudin) (Pipidae, Amphibia) in fish ponds in Transkei. *Water South Africa*. 7:88-96.

ST AMANT JA (1975) Exotic visitor becomes permanent resident. *Terra, Los Angeles County Museum of Natural History Quarterly*. 13:22-23.

ST AMANT JA & FG HOOVER (1969) Addition of *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor) to the California fauna. *California Fish and Game*. 55: 330-331.

TINSLEY RC & MJ McCOID (1996) Feral populations of *Xenopus* outside Africa. En: Tinsley RC and HR Kobel (eds) *The Biology of Xenopus*, pp 81-94. Clarendon Press, Oxford, UK.

ZACUTO BJ (1975) The status of the African clawed frog (*Xenopus laevis*) in Agua Dulce and Soledad Canyons. Unpublished report to California Department of Fish and Game. 36 pp.

PRIMEROS ANTECEDENTES CROMOSÓMICOS Y MOLECULARES DEL ANURO *Xenopus laevis* INTRODUCIDO EN CHILE.

Alberto Veloso¹, Eduardo Soto¹, Claudio Correa²,
Pamela Bachmann¹, Marcela Torres¹ y Marco Méndez²

RESUMEN

La identificación de especies en el género *Xenopus*, se ve facilitada por la utilización de estudios comparativos de cariotipos. La existencia de linajes entre las poblaciones nativas de *Xenopus laevis*, es posible de abordar utilizando marcadores moleculares obtenidos mediante secuenciación de DNAm. La introducción de ejemplares de *Xenopus cf. laevis* (Amphibia, Pipidae), presenta interrogantes relacionadas con la identificación del origen de los ejemplares introducidos. La utilización de métodos de análisis cromosómico (cariotipos) y marcadores moleculares (secuencias de DNAm), contribuye a determinar la presencia de *Xenopus laevis* en tres localidades de Chile central y deja planteada la posibilidad de extender estos análisis a otras localidades donde se ha reportado la presencia de esta especie.

INTRODUCCIÓN

El género *Xenopus* pertenece a la familia Pipidae (Amphibia, Anura) y está constituido por 14 especies (Kaplan, 1995). Es nativo de África y su especie más conocida es *Xenopus laevis*. Esta especie extiende su distribución geográfica en África, desde el Sur de Angola y la Región del Cabo en la República de Sud África hacia el Norte hasta Kenia, Uganda y el Nor-este de Zaire. Hacia el Oeste se extiende hasta Camerún, distribuyéndose en un amplio rango de condiciones ecológicas, desde las regiones frías y húmedas del Oeste hasta las regiones áridas y de elevadas temperaturas del este y el norte.

La mayor cantidad de información disponible en la literatura relacionada con *Xenopus laevis*, proviene de *X. l. laevis*, que se distribuye en Sud África al sur

1 Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
E-mail: aveloso@uchile.cl

2 Laboratorio de Bioinformática y Expresión Génica (INTA), Universidad de Chile

de Zambezi, con excepción de las regiones calientes de la costa Atlántica. En el Africa sub Sahárica se reconocen otras cinco subespecies geográficas (*petersii*, *poweri*, *victorianus*, *sudanensis*, *bunyonensis*) (Frost 2002). Tymowska (1977), en un estudio cariológico comparativo encontró que los cariotipos de *Xenopus* son de similar morfología pero, se diferencian por el tipo y localización de las constricciones secundarias (Zonas NOR). En el cariotipo de *X. laevis* se observa un par cromosómico con una constricción secundaria intercalar en el brazo corto de ambos homólogos (par N 12), lo que constituye un carácter diagnóstico. Evidencias moleculares muestran a *X. l. laevis* genéticamente divergente (Evans et al. 1997; Kobel et al. 1998). El número cromosómico básico (haploide) del género es $n=18$ con numerosas evidencias de procesos de poliploidización reiterados. La mayoría de las especies poseen 36 cromosomas ($2n=36$), existiendo especies poliploides (e.g. *X. vestitus* $4n=72$, *X. ruwenzorensis* $6n=108$) (Tymowska & Fischberg 1973). *X. laevis* presenta $2n = 36$ y posee un sistema cromosómico de determinación del sexo ZZ/ZW. Las hembras son el sexo heterogamético.

Existen antecedentes que muestran que esta especie ha sido introducida en las regiones mediterráneas del Sur de California, EE.UU. y en Chile. En EE.UU. tiene en la actualidad una amplia distribución: Arizona, California, Colorado, Florida, Luisiana, Nevada, Nuevo México, Carolina del Norte, Virginia, Wisconsin y Wyoming. También hay poblaciones señaladas para el Reino Unido, Holanda y la Isla Ascensión (Willigan 2001).

En Chile, la introducción accidental o intencional de ejemplares de *Xenopus* no ha sido precisada en sus aspectos temporales y espaciales. Con la evidencia disponible, no es posible descartar que puedan haber existido diversos episodios de introducción de ejemplares provenientes del extranjero, dado que la especie es requerida tanto por diversos laboratorios de investigación como por comerciantes de fauna.

El objetivo de este trabajo es aportar antecedentes cromosómicos y moleculares que contribuyan a precisar la identificación taxonómica de la especie de *Xenopus* introducida en Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis Cromosómicos.

Una muestra de ocho ejemplares adultos de Leyda ($33^{\circ} 37' S$, $71^{\circ} 28' W$), ocho ejemplares juveniles procedentes del Tranque Santa Juana de la localidad de Huelquén, Comuna de Paine ($33 48'S$, $70 44'W$) y cinco ejemplares adul-

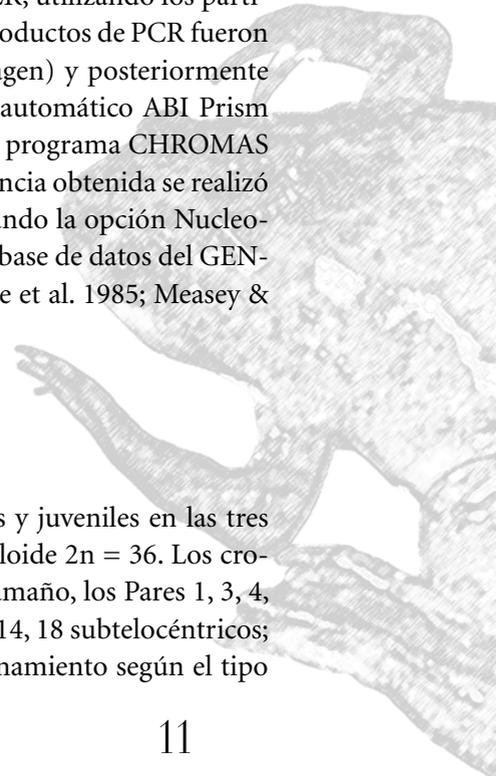
tos del Tranque Caren (Región Metropolitana) de *Xenopus cf. laevis*, fueron inyectados intraperitonealmente con colchicina 0,75%. Las preparaciones de cromosomas fueron obtenidas mediante la técnica de “*aplastado*”, a partir de epitelio intestinal y el epitelio de corneal (Hillis et al. 1996; Bogart 1972). Las placas cromosómicas fueron observadas en un microscopio Nikon Labophot -2, directamente en preparaciones semipermanentes teñidas con Orceina acética observadas con contraste de fases, o en preparaciones permanentes teñidas con Giemsa. Las metafases de mayor calidad observadas al microscopio a 1000X, fueron capturadas mediante una cámara de video-color JVC TK-10850 incorporada al microscopio y conectada a un PC provisto con una tarjeta de captura de imágenes. Las imágenes fueron almacenadas en formato JPG. Los cromosomas de cada placa fueron contados y medidos con el programa MicroMeasure 3.3 (Tear 2000). Para establecer el cariotipo, los cromosomas se recortaron utilizando el programa Paint para Windows y fueron ordenados. Los tipos cromosómicos se establecieron según Levan et al. (1964). La localización de las constricciones secundarias en los cromosomas fue confirmada mediante la técnica AgAsNOR (Quack & Noel 1977).

Análisis de DNA mitocondrial.

En un ejemplar proveniente del Tranque Rapel, se extrajo DNA total de tejido de hígado con el método estándar de fenol-cloroformo (Sambrook et al. 1989). Se amplificó parcialmente el citocromo b vía PCR, utilizando los primarios MVZ15-L, Cytb Ar-H (Goebel et al. 1999). Los productos de PCR fueron purificados utilizando el kit comercial QIAquick (Qiagen) y posteriormente secuenciados en ambos sentidos en un secuenciador automático ABI Prism 3100. Las secuencias fueron revisadas y editadas con el programa CHROMAS (McCarthy 1998) y BIOEDIT (Hall 1999). Con la secuencia obtenida se realizó una búsqueda por homología mediante BLAST, utilizando la opción Nucleotide-nucleotide contra las secuencias depositadas en la base de datos del GENBANK (Altschul et al. 1997; Dunon -Bluteau 1985; Roe et al. 1985; Measey & Channing 2003).

Resultados

El cariotipo de los ejemplares machos, hembras y juveniles en las tres poblaciones estudiadas, corresponde a un número diploide $2n = 36$. Los cromosomas se agrupan en 18 pares homólogos. Según tamaño, los Pares 1, 3, 4, 6, 9, 11, 12, 15, 16 son submetacéntricos, los pares 7, 8, 14, 18 subtlococéntricos; pares 2, 5, 13, 17 metacéntricos (Tabla 1). En un ordenamiento según el tipo



cromosómico, la constricción secundaria está localizada en la región pericentromérica del brazo corto de ambos homólogos, en el cromosoma subtelocéntrico de mayor tamaño de este cariotipo (Fig. 1).

Tabla 1.

Tipos cromosómicos representados en el cariotipo de *Xenopus laevis*.

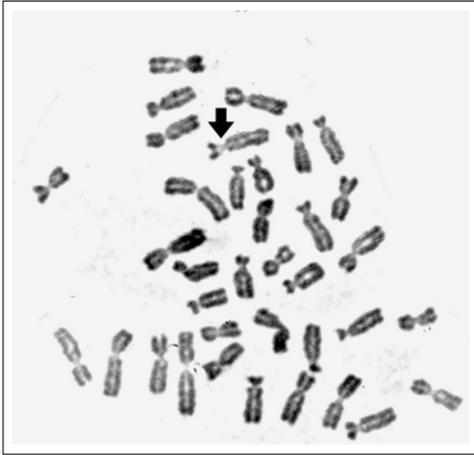
PAR N°	TIPO	INDICE CENTROMÉRICO
1	sm	0.356±0.009
2	m	0.445±0.058
3	sm	0.321±0.040
4	sm	0.346±0.027
5	m	0.445±0.036
6	sm	0.295±0.039
7	st	0.168±0.024
8	st	0.162±0.020
9	sm	0.348±0.033
10	st	0.180±0.015
11	sm	0.330±0.029
12	sm	0.351±0.068
13	m	0.433±0.018
14	st	0.171±0.023
15	sm	0.288±0.027
16	sm	0.291±0.022
17	m	0.408±0.008
18	st	0.205±0.030

Al comparar el segmento el gen Citocromo b secuenciado con las secuencia depositadas en Gen Bank, este mostró un 99 % de similitud con *Xenopus l. laevis*. Un valor de similitud menor se establece con la subespecie *X. l. borealis* y bastante mas distanciado está en su valor de similitud con la especie congénérica *Xenopus gilli* (Anexo 1).

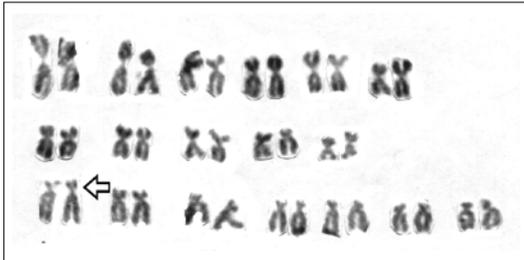
Discusión

El estudio de poblaciones de *X. laevis* introducida en localidades fuera de Africa, ha sido objeto de numerosos estudios orientados a recabar información sobre sus características ecológicas, principalmente relacionadas a su

Figura 1



(A) Placa metafásica de *Xenopus laevis* de la localidad de Leyda. La flecha muestra la localización de la Constricción secundaria en uno de los homólogos del par 12.



(B) Cariotipo de *Xenopus laevis* de la localidad de Huelquén. Se señala el par portador de la Constricción secundaria (Zona NOR).

actividad y potencial reproductivo y aspectos vinculados a actividad predatora. La proyección de estos estudios es que se cuenta con información para poder precisar el impacto sobre la biota, de la introducción de esta especie en diversos ecosistemas (McCoid & Fritts 1995; Measey & Tinsley 1998; Measey 2001; Measey 1998). Por sus características biológicas y ecológicas, *X. laevis* está incluida en la Base de Datos de las Especies Invasoras (Amphibia Web: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2003. Berkeley, California).

En diversas localidades de Chile central se han establecido poblaciones de *Xenopus cf. laevis* (Veloso & Navarro 1988; Lobos et al. 1999; Lobos & Measey 2002; Lobos & Garín 2002) de las cuales se desconoce su procedencia. Los estudios en estas poblaciones inciden en aspectos de su distribución geográfica y ecología trófica. Estas poblaciones se localizan tanto en cursos lóticos como lénticos, tanto naturales como artificiales. La modalidad de dispersión de la especie se produce posiblemente a través de los ríos existentes y a través de canales de regadío.

El cariotipo de los ejemplares estudiados en este trabajo, permite confirmar la presencia de *Xenopus laevis* en Chile, en las localidades de Leyda, Huelquén y Carén, lo que deja una vez más en evidencia la importancia de poder contar con antecedentes cromosómicos para ser incorporados en la diagnosis de especies cuya taxonomía es difícil de resolver a través de estudios morfológicos. Los ejemplares estudiados presentan un cariotipo similar al descrito por Tymowska (1977) para las subespecies de *X. laevis*, y podrían corresponder a *X. l. laevis*, *X. l. petersi* o *X. l. victorianus*. Este diagnóstico citogenético está basado principalmente por la localización de la constricción secundaria en el par homólogo portador de la zona organizadora del nucléolo (NOR). Si bien, esta constricción secundaria también se encuentra localizada en el mismo par de homólogos en *X. gilli*, el diagnóstico cromosómico diferencial entre ambas especies es posible de establecer, ya que en esta última se agregan otros dos pares cromosómicos portadores de constricciones secundarias (Tymowska op. Cit).

La existencia de cambios evolutivos, como son las mutaciones en loci particulares o múltiples loci, no pueden ser detectados por mediciones de longitud relativa o localización de los centrómeros en los diferentes homólogos. Para responder de manera más adecuada la pregunta de cual es o cuales son las subespecies de *X. laevis* introducidas a Chile, es necesario contar con otras evidencias citogenéticas, producto de la aplicación de técnicas de bandeo cromosómico o de hibridización in situ, ya que estas últimas permiten localizar genes en los cromosomas.

Los resultados del análisis de Blast con las secuencias de Citocromo b, confirman la homología entre la secuencia del ejemplar de Leyda y la de *X. laevis*, es interesante consignar que las secuencias de comparación contenidas en el Gen Bank corresponden a ejemplares nativos de Sudáfrica.

Los antecedentes presentados en este trabajo confirmarían la presencia de *X. laevis* en Chile. Sin embargo, quedan interrogantes por evaluar en relación a la presencia del género *Xenopus* en nuestro país:

- a) desconocemos si en las otras localidades de Chile descritas en la literatura, puedan encontrarse otras especie de este género y
- b) no sabemos si la presencia *X. laevis* puede deberse a un evento de invasión único o varios eventos producto de distintos episodios de escape o liberación intencional de esta especie. La aplicación de metodologías de análisis citotaxonomico y molecular en las poblaciones de *X. laevis* consideradas en este estudio, son un paso necesario para poder responder a estas interrogantes, generando el conocimiento para diseñar un programa de monitoreo poblacional y establecer el impacto de esta especie en los ambientes que ha invadido.

REFERENCIAS

ALTSCHUL SF, TL MADDEN, AA SCHÄFFER, J ZHANG, Z ZHANG, W MILLER & DJ LIPMAN (1997) Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research*. 25: 3389-3402.

BOGART J (1972) Karyotypes. En: Blair WF (ed) *Evolution in the genus Bufo*: 171-195 University of Texas Press, Austin, E.E.U.U.

DEUCHAR EM (1975) *Xenopus*: the South African Clawed Frog. Interscience Publication, John Wiley & Sons, London, New York, Sidney, Toronto. 256 pp.

DUNON-BLUTEAU D, M VOLOVITCH & G BRUN (1985) Nucleotide sequence of a *Xenopus laevis* DNA fragment containing the D-loop flanking t-RNA sequences and the apocytochrome b gene. *Gene* 36(1-2):65-78.

EVANS BJ, JC MORALES, MD PICKER, DB KELLY & DJ MELNICK (1997) Comparative molecular phylogeography of two *Xenopus* species, *X. gilli* and *X. laevis*, in the south-western Cape province, South Africa. *Molecular Ecology* 6:333-343.

FROST DR (2002) *Amphibian Species of the World*: an online reference. V2.21 (15 July 2002). [enlínea]<<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>[consulta 05-03-2004].

GOEBEL AM, JM DONNELLY & ME ATZ (1999) PCR primers and amplification methods for 12s ribosomal DNA, the control region, cytochrome oxidase I, and cytochrome b in bufonids and other frogs, and an overview of PCR primers which have amplified DNA in amphibians successfully. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11:163-199.

HALL TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleid Acids Symposium Series* 41:95-98.

HILLIS D, C MORITZ & B MABLE (1996) Molecular Systematics 2da ed. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA. E.E.U.U. 655 pp.

KAPLAN M (1995) Natural History of the Upland Clawed Frog. [en línea] <(http://www.sonic.net/~melissk/xenopus.html)>. [consulta 07-03-2004].

KOBEL HR, B BARANDUN & CH THIEBAUD (1998) Mitochondrial rDNA phylogeny in *Xenopus*. Herpetological Journal 8:13-17.

LEVAN A, K FREDGA & A SANDBERG (1964) Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52:201-220.

LOBOS G & C GARÍN (2002) Behavior, *Xenopus laevis*. Herpetological Review 33: 132.

LOBOS G & GJ MEASEY (2002) Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. Herpetological Journal 12: 163-168.

LOBOS G, P CATTAN & M LÓPEZ (1999) Antecedentes de la ecología trófica del sapo Africano *Xenopus laevis* en la zona central de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile. 48:7-18.

MCCARTHY C (1998) Chromas 1.45. School of Health Science, Griffith University, Queensland, Australia.

MCCOID MJ & TH FRITTS (1995) Female reproductive potential and winter growth of African clawed frogs (Pipidae: *Xenopus laevis*) in California. California Fish and Game 81:39-42.

MEASEY GJ (1998) Diet of feral *Xenopus laevis* in South Wales, UK. Journal of Zoology 246:287-298.

MEASEY GJ (2001) Growth and ageing of *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. Journal of Zoology 254:547-555.

MEASEY GJ & RC TINSLEY (1998) Feral *Xenopus laevis* in South Wales. Herpetological Journal 8:23- 27.

MEASEY GJ & A CHANNING (2003) Phylogeography of genus *Xenopus* in Southern Africa. Amphibia-Reptilia 24:321-330.

QUACK B & B NOEL (1977) The XY chromosome pair in man and human spermatocytes visualized by silver staining. *Nature* 267:431-433.

ROE BA, MA DP, RK WILSON & JF WONG (1985) The complete nucleotide sequence of the *Xenopus laevis* mitochondrial genome. *Journal of Biological Chemistry*. 260(17):9759-9774.

SAMBROOCK J, E FRISCH & T MANIATIS (1989) *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2da ed. Cold Spring Harbour Laboratory Press, New York, E.E.U.U.

TEAR J (2000) *MicroMeasure for Windows*, version 3.3. Free program distributed by the authors over the Internet from <http://www.colostate.edu/Depts/Biology/MiroMeasure>.

TYMOWSKA J (1977) A comparative study of the karyotypes of eight *Xenopus* species and subspecies possessing a 36-chromosome complement. *Cytogenetic and Cellular Genetic*. 18: 165-181.

TYMOWSKA J & M FISHBERG (1973). Chromosome complement of the *Xenopus*. *Chromosoma* 44: 335-342.

VELOSO A & J NAVARRO (1988) Systematic list and geographic distribution of amphibians and reptiles from Chile. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 6: 481-540.

WILLIGAN E (2001). Introduced species summary project. African clawed frog (*Xenopus laevis*). [en línea] <http://www.columbia.edu/itc/cerc/danoff-burg/invasion_bio/inv_spp_summ/xenopus_laevis.htm > [consulta 06-03-2004].



ANEXO 1

Secuencia Citocromo b *Xenopus cf laevis* de la Laguna Carén, Editada con BIOEDIT, Archivo FASTA

>Xenopus3274Cytb

```
CGGAATATAAGGCTTCGTTGTTTTGATGTGTGGAGTAATGGTATGAGGGC
TAAGATTAGGATGGATAGGACTAGGGCTAACACTCCGCTAGTTTGTTTG
GGATGGATCGAAGGATAGCGTAGGCCGAATAGGAAGTATCATTCTGGTTA
ATATGTGGAGGGGTGACTAGAGGATTAGCTGGGGTAAAATTGTCTGGGTC
TCCTAAAAGGTTTGGGGAAAATATGGCTAGGAGAGTAAGTGCTGTAAGTA
TAATAAGGAAGCCTAAAAGGTCTTTGTAAGAGAAGTATGGGTGGAAAGGT
ACTTTATCTGGGTCTGAGTTTAATCCAGTTGGGTTTGTGATCCAGTTTC
GTGGAGAAATAAAAGATGGAGAATGCTAGCTCCGGCAATAATAAAAGGAA
GGAGGAAGTGAAATGCGAAGAATCGGGTTAAAGTGGCGTTATCTACAGAG
AAACCTCCTCAAATTCATTGGACTAGTACGTTTCCGATGTACGGAATAGC
AGAAAGAAGATTAGTAATTAAGTGTAGCCCCTCAAAAAGATATTTGTCCTC
ATGGTAGAACATATCCTACAAATGCTGTAGCTATAACTAAAAATAGGAGG
ATCACACCAATATTTTCATGTTTCTTTATATAAGAAAGAGCCGTAGTACAA
CCCTCGTCCGATGTGAAGGTAGATGCAAATGAAGAAGAATGAGGCTCCAT
TGGCATGGAGATTGCGAATTAATCATCCATAGTTAACGTCACGGCAAATA
TGGGCTACTGATGAGAAGGCTATAGATGTGTCTGCTGTGTAATGTATAGC
TAAGAATAATCCTGTAATGATTTGGGCAATTAACAGACCCCTAGAAGAG
AGCCGAAGTTTCATCC
```



Resultados BLAST con secuencias del Gen Bank.

BLAST

Query= *Xenopus3274Cytb*
(866 letters)

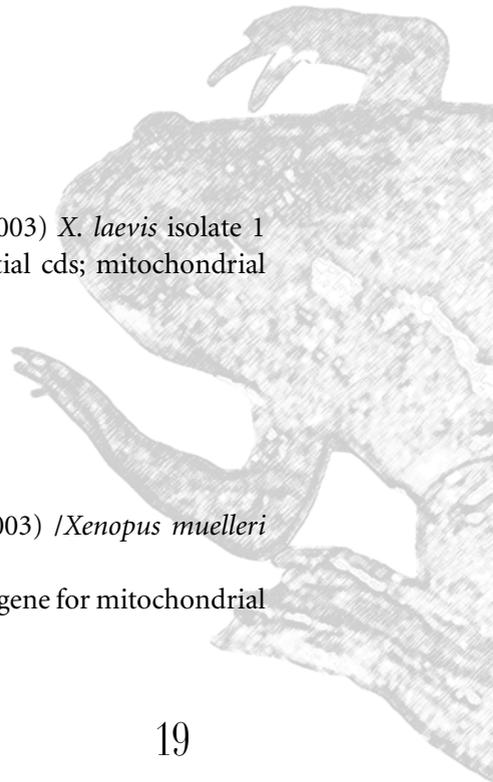
Database: All GenBank+EMBL+DDBJ+PDB sequences (but no EST, STS, GSS, or phase 0, 1 or 2 HTGS sequences)
1,999,128 sequences; 9,637,049,331 total letters

[gi|343731|gb|M10188.1|XELMTDTG](#) (Dunon - Bluteau D, Volovitch M and Brun G. 1985) *X.laevis* mitochondrial DNA containing the D-loop, and the 12S rRNA, apocytocrome b, Glu-tRNA, Thr-tRNA, Pro-tRNA and Phe-tRNA genes
Length = 3995
Score = 1681 bits (848), Expect = 0.0
identities = 860/864 (99%)
Strand = Plus / Minus

[gi|343717|gb|M10217.1|XELMTCG](#) (Roe,B.A., Ma, D.P., Wilson, R.K. and Wong, J.F 1985) *Xenopus laevis* mitochondrial DNA, complete genome
Length = 17553
Score = 1582 bits (798), Expect = 0.0
Identities = 848/864 (98%)
Gaps = 3/864 (0%)1985
Strand = Plus / Minus

[gi/31322397/gb/AY 217694.1/](#) (Measey & Channing 2003) *X. laevis* isolate 1 from South Africa cytochrome b (cyt b). mRNA partial cds; mitochondrial gene for mitochondrial product
Length = 290
Score = 559 hits (282), Expect e-156
Identities = 282/290 (99%)
Strand = Plus / Minus

[gi/31322417/gb/AY 217704.1](#) (Measey & Channing 2003) *Xenopus muelleri* isolate from South Africa
Cytochrome b (cyt b) mRNA partial cds; mitochondrial gene for mitochondrial product.



Length = 290

Score = 353 hits (178), Expect 3e-94

Identities = 262/290 (90%).

Strand = Plus/Minus.

AY/217678 *Xenopus gilli* (gi : 31322365) (Measey & Channing 2003)

Identities = < 85%.



ANTECEDENTES SOBRE LA BIOLOGÍA DE *Xenopus laevis*

Rigoberto Solís M.

INTRODUCCIÓN

La rana africana de garras, *Xenopus laevis*, ha sido introducida en diversas partes del mundo y actualmente, poblaciones asilvestradas de este anuro florecen en diversas latitudes y ambientes. Aparentemente, cuerpos de agua construidos por el hombre, han facilitado su propagación y establecimiento en lugares que, en muchos casos, difieren significativamente en sus características bióticas y abióticas de las encontradas en su lugar de origen.

En Chile, como en Estados Unidos y otros países de Europa, se ha reportado la presencia y actividad reproductiva de este animal en cuerpos de agua artificiales, principalmente asociados a la actividad agrícola, muchas veces altamente eutrofizados y contaminados, en los cuales estos anuros deben afrontar bruscas variaciones en el nivel de las aguas, sequías, fluctuaciones térmicas, disponibilidad de recursos alimenticios, etc. No obstante, las condiciones ambientales que *X. laevis* a debido enfrentar en los lugares en que ha sido introducido, en la mayor parte de los casos sus poblaciones se han desarrollado y expandido, haciendo evidente que este anuro presenta características fisiológicas y conductuales peculiares, que han permitido su establecimiento y éxito colonizador.

En este capítulo se analizan algunos antecedentes de la ecología y fisiología de *X. laevis*. Esta tarea no resulta fácil, ya que a pesar del extenso conocimiento que se tiene de diversos aspectos de su biología a nivel molecular, embriológico y genético, la información sobre datos básicos de su ecofisiología es restringida y deriva fundamentalmente de estudios realizados en su lugar de origen y experiencias de laboratorio.

La mayor parte de lo aquí presentado tiene como fuente la publicación de Tynsley & Kobel (1996), que compendia la información disponible sobre las especies de *Xenopus* publicada hasta el año 1994. Una revisión realizada por este autor ha constatado que desde esa fecha han sido escasos los aportes al conocimiento ecológico de las poblaciones asilvestradas de *X. laevis*. Sigue existiendo escasez de datos básicos de campo, que permitan visualizar o establecer inequívocamente las relaciones ecológicas establecidas en los hábitat que ha colonizado este anuro. En lo que sigue, se ha intentado incorporar los nuevos antecedentes disponibles en la literatura y contrastar esta información con el incipiente conocimiento sobre la ecología de *X. laevis* en Chile.

ACTIVIDAD CIRCADIANA

Xenopus laevis es una de las pocas especies de anfibios cuyo ritmo de actividad circadiana ha sido estudiada. En condiciones de laboratorio y bajo un régimen de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad (LO 12:12) este anuro presenta un claro patrón de actividad nocturna, cuyo inicio aparece más precisamente asociado con la transición luz-oscuridad que el término de la actividad, con la transición oscuridad-luz (Harada et al. 1998).

En condiciones naturales, también se observa una actividad predominantemente nocturna, hecho reflejado en el éxito de captura durante este periodo (Lobos, comunicación personal). Sin embargo, con frecuencia es posible observarlo durante breves y frecuentes excursiones a la superficie durante el día, probablemente para respirar. Esta actividad diurna, puede estar asociada a la estructura de los cuerpos de agua, con márgenes de marcada pendiente y aguas profundas e hipóxicas.

TOLERANCIA TÉRMICA

El amplio rango geográfico y ecológico ocupado por de *X. laevis* sugiere una gran habilidad para tolerar un considerable rango de temperaturas ambientales. En la literatura se reportan valores de temperatura entre 15,5 °C y 26,6 °C, en las cuales los individuos viven y se reproducen exitosamente (Harvey 2000). Sin embargo, estos valores deben ser considerados con cautela, ya que existe poca información sobre la preferencia térmica de este anuro y los mecanismos fisiológicos y conductuales con que enfrenta condiciones térmicamente adversas. Así, por ejemplo, cuando la temperatura del agua supera los 30 °C, se ha observado que *X. laevis* excava hoyos de 30-40 cm de profundidad en el fondo lodoso, en los cuales la temperatura no supera los 20 °C (McCoid & Fritts 1980a). Por otra

parte, la habilidad de los adultos para tolerar bajas temperaturas queda demostrada por las observaciones realizadas en una población de Virginia (EE.UU.), en donde se han capturado animales durante el invierno, en pozas cuya superficie permanece congelada (Tinsley & McCoid 1996).

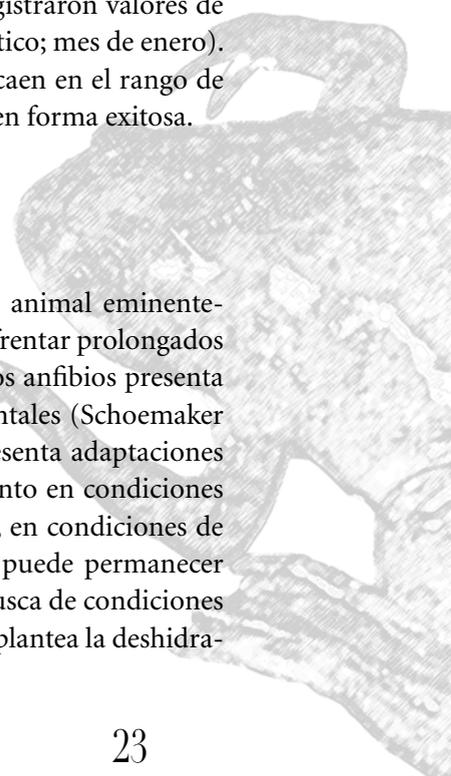
En cuanto a los primeros estados ontogenéticos, varios estudios han reportado cambios en la tolerancia térmica, de acuerdo a un patrón que parece ser común para los anuros (Cupp 1980; Sherman 1980). Balinski (1969) cita como temperaturas críticas superior e inferior para los embriones de *X. laevis* 35 ° y 10 °C, respectivamente. En estado larval, *X. laevis* experimenta una disminución entre 0,9 – 2,1 °C en la temperatura máxima crítica (TMC) entre los estados 42 y 45 (Gosner 1960), observándose un incremento posterior de la TMC luego de completada la metamorfosis (estado 46, Gosner 1960) y en individuos juveniles, pero inferior a los valores detectados en individuos pre-metamórficos, cuyo promedio de TCM fluctúa entre 37 – 37,6 °C (Sherman & Levitis 2003).

El ambiente térmico es importante para el desarrollo de las poblaciones de *X. laevis*, ya que embriones, larvas y adultos coexisten en las mismas pozas. Sin embargo, para efectos reproductivos la tolerancia térmica de embriones y larvas es probablemente el factor limitante (Tinsley et al. 1996).

En Chile, Lobos (2002) ha reportado la presencia de *X. laevis* en cuerpos de agua, cuya temperatura al momento de las capturas registraron valores de 11 °C (tranque artificial; mes de abril) y 27 °C (sistema léntico; mes de enero). De acuerdo a lo establecido en la literatura, estos valores caen en el rango de temperaturas en el cual *X. laevis* se reproduce y sobrevive en forma exitosa.

TOLERANCIA HÍDRICA

Contrasta la caracterización de *X. laevis* como un animal eminentemente acuático, con su notable capacidad para estivar y enfrentar prolongados períodos de sequía. De hecho, comparativamente con otros anfibios presenta una alta tasa de deshidratación, en condiciones experimentales (Schoemaker et al. 1992). Sin embargo, junto a otros pocos anuros, presenta adaptaciones fisiológicas y conductuales que explican su desenvolvimiento en condiciones adversas. Así, por ejemplo, como se señaló anteriormente, en condiciones de sequía este animal cava hoyos en el fango, en los cuales puede permanecer durante meses, o bien, realizar migraciones terrestres en busca de condiciones hídricas favorables. Sin embargo, persiste el problema que plantea la deshidra-



tación y acumulación de desechos tóxicos durante la estivación prolongada. En tales circunstancias, *X. laevis* de su condición normal de animal amoniotélico se comporta como uno ureotélico, es decir, incrementando la producción de urea y previniendo de esta forma la intoxicación por amonio. Este cambio, mediado por un aumento en la síntesis de la enzima carbamilo fosforotransferasa que cataliza la introducción de amonio en el ciclo de la ornitina-urea en el hígado, también jugaría un importante rol osmorregulatorio, ya que al incrementar la concentración de urea el animal se hace hiperosmótico respecto al medio, disminuyendo la pérdida y aumentando la captación de agua a través de la piel (Jorgensen 1997).

El mecanismo descrito no sólo operaría en condiciones de escasez de agua, sino también conferiría a estos animales una gran tolerancia a aguas con alta concentración de sales, que los capacitaría para sobrevivir en el agua salobre de los estuarios y también en pozas sujetas a intensa evaporación.

DIETA

La alimentación de *X. laevis* comprende un amplio rango taxonómico de ítems de presas, con predominio de invertebrados acuáticos, que lo sindicaron como un depredador no selectivo. Pequeños crustáceos predominan en la dieta de individuos recientemente metamorfoseados y en los adultos, que tienen acceso a un más amplio rango de organismos, son los insectos las presas más comunes. No obstante, hay reportes de consumo de vertebrados (peces, aves y anfibios), pero aparentemente sólo bajo circunstancias excepcionales. Además, se suma a la obtención de alimento en los adultos, su hábito carroñero mediado por un agudo sentido del olfato (Tinsley & McCoid 1996; Tinsley et al. 1996).

La descendencia de *X. laevis* puede hacer una significativa contribución a la nutrición de la población parental (McCoid & Fritts 1980b). Aunque los renacuajos y estados postmetamórficos de este anuro coexisten en el mismo ambiente, explotan recursos fundamentalmente diferentes. Sin embargo, en situaciones de escasez de alimento, los individuos postmetamórficos se alimentan de renacuajos, lo cual les permite aprovechar muy efectivamente la energía derivada de la producción primaria de algas y microorganismos. Así, el canibalismo capacita a la población adulta para explotar recursos a los cuales no puede acceder directamente y constituye un importante atributo para el éxito de poblaciones asilvestradas, ya que permitiría la colonización de hábitats creados recientemente, en ausencia de una base de presas bien establecida (Tinsley & McCoid 1996).

La captura de presas emplea una combinación de mandíbulas dentadas, que mejoran la sujeción, extremidades anteriores que son usadas para apresar y acercar la presa en la boca y fuertes extremidades traseras, que son usadas para desgarrarla con las garras de sus dedos (Tinsley & McCoid 1996).

Dos aspectos de la captura de presas por *X. laevis* son controversiales y permanecen incompletamente resueltos: el grado en el cual puede depredar sobre peces y su habilidad para alimentarse en tierra. En este sentido, se ha sugerido que en aguas abiertas no sería lo suficientemente rápido para capturar peces (McCoid & Fritts 1980b). Por otra parte, sus adaptaciones para la vida acuática parecen particularmente inapropiadas para la captura de presas en la tierra: sistema sensorial, posición de los ojos, modo de locomoción, método de ingestión, etc.

TOLERANCIA A LA INANICIÓN

Xenopus presenta una notable habilidad para tolerar la inanición. Existen registros experimentales que reportan hasta 8 meses de sobrevivencia en contenedores con barro, sin alimento y agua (Tinsley et al. 1996). Otros experimentos de laboratorio han monitoreado los efectos fisiológicos de la inanición por períodos de hasta 12 meses en *X. laevis*, observándose distintas fases de adaptación a estas condiciones. Durante los primeros 4-6 meses, la energía necesaria es tomada de las reservas de carbohidratos y lípidos, sin un cambio en la glucosa plasmática. Posteriormente, la energía es obtenida del catabolismo de proteínas, registrándose pérdida de peso y una continua disminución de la glucosa plasmática (Merkle & Hanke 1988).

La capacidad de este anuro para sobrevivir privado de alimento durante largos períodos resulta notable, si se considera la demanda metabólica que implica permanecer en pozas expuestas a temperaturas moderadamente altas, durante gran parte del año. En tales circunstancias, *X. laevis* ahorra energía reduciendo su tasa de consumo de oxígeno en un 30% (Merkle & Hanke 1988). Conjuntamente con su resistencia a la inanición, este animal también es capaz de ganar rápidamente el peso corporal perdido, una vez que retornan las condiciones favorables (Tinsley et al. 1996).

SISTEMA SENSORIAL

Como se señaló anteriormente, *X. laevis* es un animal eminentemente acuático, de actividad predominantemente nocturna, carroñero y depredador

activo, que habita en aguas estancadas y turbias. Consecuentemente, la estructura, disposición y capacidades de sus órganos sensoriales, reflejan su ecología y modo de vida y lo diferencian del común de los anuros terrestres.

SISTEMA DE LA LÍNEA LATERAL

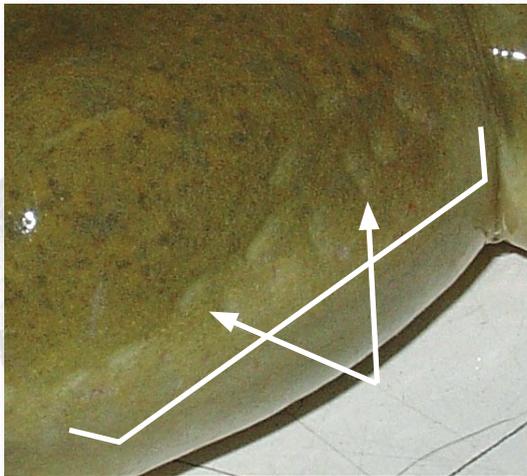
El sistema de la línea lateral está presente en peces y renacuajos, pero persiste en la vida adulta de sólo unas pocas familias de anuros, entre ellas Pipidae, que se caracterizan por su estilo de vida acuático. En estos anuros, este



A: vista dorsal



B: vista ventral



C: vista lateral.



D: porción caudal.

Figura 1.
Distribución de los órganos de la línea lateral en el cuerpo de *Xenopus laevis*.

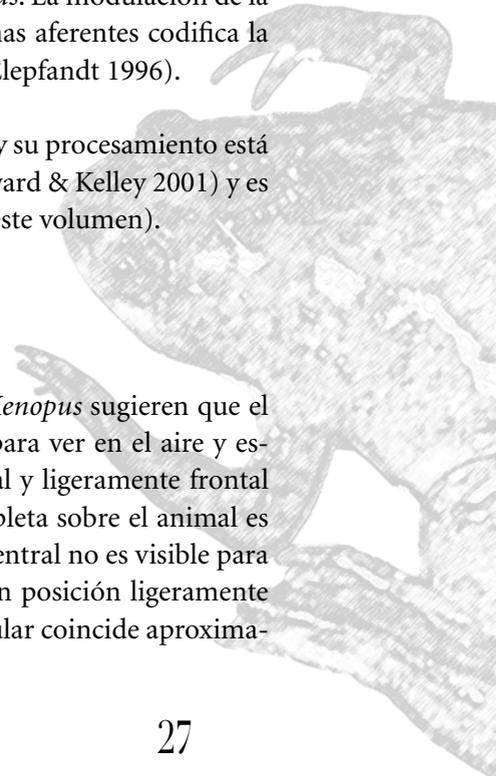
sistema sirve para la detección y análisis de los movimientos del agua alrededor del cuerpo del animal, convirtiéndose en un sistema sensorial central para la orientación del animal (Elepfandt 1996; Traub & Elepfandt 1990).

En *Xenopus*, el sistema de la línea lateral está constituido por unas 180 unidades, denominadas “*órganos de la línea lateral*”, que se distribuyen en la cabeza y tronco (Figura 1). Se aprecian externamente como filas de pequeñas hendiduras que alcanzan unos 0,5 mm de longitud cada una, en individuos de talla adulta. La distribución y localización es variable entre individuos y especies. Sin embargo, normalmente se ubican en los costados del tronco (líneas dorsal, media y ventral) y en la cabeza (en posición dorsal, ventral y alrededor de los ojos) del animal. Cada órgano de la línea lateral está conformado por 4 a 12 cúpulas, que sobresalen una fracción de milímetro en el agua. De esta forma, los movimientos del agua o del propio animal, producen deflexiones de estas estructuras que activan un sistema de pelos sensoriales en la base de cada cúpula, que recuerdan la morfología y fisiología de las células ciliadas del oído interno. Las células ciliadas de cada órgano están dispuestas en dos grupos de polaridad opuesta. Así, la deflexión de la cúpula en una dirección produce la depolarización de un grupo e hiperpolariza el otro. Cada grupo de células ciliadas hace sinapsis con una o dos fibras nerviosas aferentes del órgano, que transmiten la información al *torus semicircularis*. Este núcleo, ubicado en el mesencéfalo, es la principal estación de procesamiento de la información proveniente del sistema de la línea lateral y comparativamente con otros anuros, presenta un significativo agrandamiento en *Xenopus*. La modulación de la frecuencia e intensidad de la descarga de estas neuronas aferentes codifica la frecuencia y amplitud de la onda que llega al animal (Elepfandt 1996).

El sistema de percepción de las señales acústicas y su procesamiento está íntimamente relacionado con el de la línea lateral (Edward & Kelley 2001) y es discutido en detalle en otro capítulo (véase Penna, en este volumen).

VISIÓN

La ecología y estructura anatómica del ojo de *Xenopus* sugieren que el sistema visual de los animales adultos está diseñado para ver en el aire y especializado para la visión nocturna. La posición dorsal y ligeramente frontal de los ojos, tiene como consecuencia que el área completa sobre el animal es vista binocularmente, en tanto que, una extensa área ventral no es visible para él (Figura 2). De esta forma, cuando el animal flota en posición ligeramente vertical a la superficie del agua, su campo visual binocular coincide aproxima-



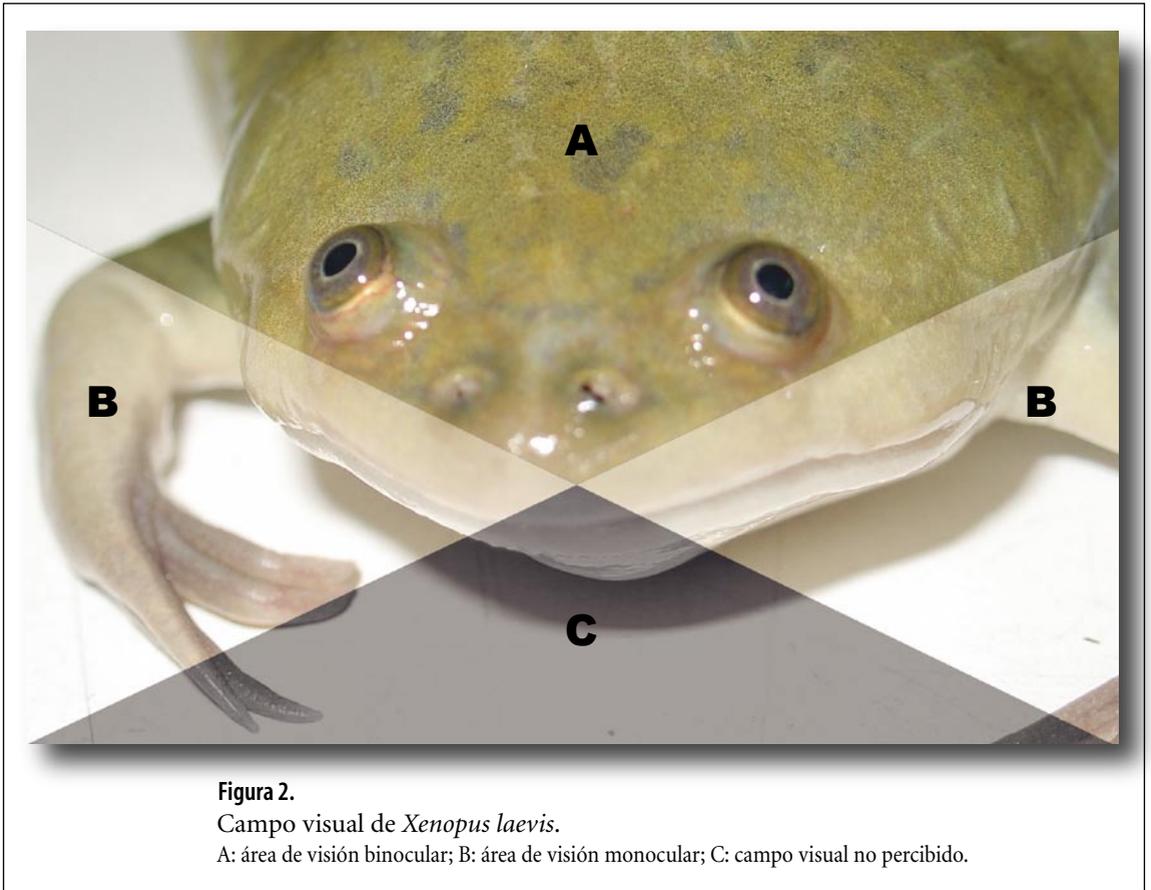


Figura 2.
Campo visual de *Xenopus laevis*.
A: área de visión binocular; B: área de visión monocular; C: campo visual no percibido.

damente con el paisaje expuesto sobre el agua, el cual es enfocado exactamente en la retina. Cuando el animal esta sumergido la imagen se distorsiona, ya que se proyecta más allá de la retina (hiperopia), debido a la ausencia de refracción de la luz en la córnea bajo el agua (Elepfandt 1996).

De noche y en aguas turbias, como son las condiciones habituales en que este animal desarrolla mayor actividad, su capacidad visual parece asociarse principalmente con la detección de predadores aéreos y objetos que se desplazan sobre el animal.

OLFATO Y GUSTO

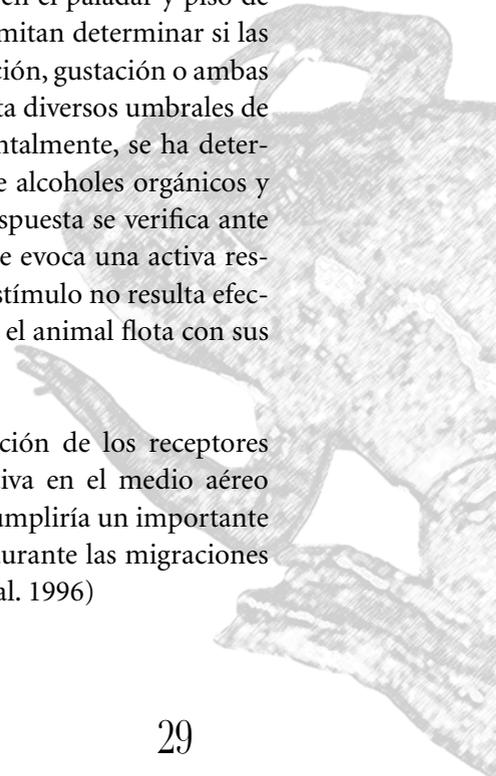
En ausencia de un agudo sistema visual, la olfacción, adquiere gran importancia en *Xenopus* para la detección de estímulos a distancia, en distintos ámbitos: apareamiento, detección de presas, búsqueda de charcas y pozas, etc.

Los pípidos son los únicos vertebrados que poseen tres epitelios olfatorios. Al igual que los anuros terrestres, los individuos adultos de *Xenopus* presentan una cavidad principal que está conectada a una más pequeña, localizada más centralmente, el órgano vomeronasal o de Jacobson. Ambos epitelios sensoriales están separados por un epitelio indiferenciado y están especializados en la detección de odorantes en el aire. Además de estas cavidades, en *Xenopus* se desarrolla una tercera cavidad en posición rostralateral a la cavidad principal, con su propio epitelio sensorial. Esta cavidad está llena de agua y su epitelio tiene la estructura característica para la detección de odorantes en el agua. (Elepfandt 1996).

Se ha establecido que *X. laevis* posee un repertorio de genes que codifica dos clases distintas de proteínas receptoras olfativas y que son expresadas diferencialmente en las neuronas quimiosensoriales de los epitelios sensoriales. Mediante análisis de secuencia, se determinó que una clase de receptores es similar a los presentes en peces y son expresados exclusivamente en el epitelio de la cavidad rostralateral. La otra clase de receptores, semejantes a los presentes en mamíferos, son expresados en las neuronas sensoriales de la cavidad principal. Ambas clases de receptores serían empleados en el reconocimiento selectivo de odorantes disueltos en el agua y en el aire, respectivamente (Freitag et al. 1995; Freitag et al. 1998).

En *Xenopus*, que carece de lengua, las papilas gustativas son de menor tamaño que las presentes en otros anuros y se ubican en el paladar y piso de la boca. Sin embargo, no existen antecedentes que permitan determinar si las sustancias disueltas en el agua son detectadas por olfacción, gustación o ambas modalidades. En el medio acuático, este animal presenta diversos umbrales de sensibilidad a distintos tipos de sustancias. Experimentalmente, se ha determinado que responde a muy bajas concentraciones de alcoholes orgánicos y aminoácidos. Sin embargo, la mayor efectividad de respuesta se verifica ante jugo de carne (una combinación de aminoácidos), que evoca una activa respuesta de alimentación. Paradojalmente, este mismo estímulo no resulta efectivo cuando es presentado en el medio aéreo, mientras el animal flota con sus narinas fuera de la superficie del agua (Elepfandt 1996).

Aún cuando se ha avanzado en la caracterización de los receptores sensoriales presentes en *X. laevis*, su capacidad olfativa en el medio aéreo permanece desconocida. No obstante, se sugiere que cumpliría un importante rol en la orientación y localización de nuevas pozas, durante las migraciones terrestres que realiza (Lobos & Garín 2002; Tinsley et al. 1996)



REPRODUCCIÓN

Bajo condiciones ambientales favorables y temperaturas adecuadas, es posible observar la presencia de ovas maduras en las hembras y callos nupciales bien desarrollados en los machos durante casi todo el año. Sin embargo, la postura de huevos generalmente es más restringida, coincidiendo la estación reproductiva con el comienzo de la época lluviosa y el concomitante aumento de los recursos. En condiciones de escasez de alimentos, sobrepoblación y/o insuficiente agua, los ovarios de *X. laevis* regresionan (Tinsley et al. 1996).

Estas observaciones sugieren que los ciclos estacionales de abundancia de presas, regulan el ciclo reproductivo estacional de *Xenopus* y también explican porqué algunos individuos pueden tener ovarios bien desarrollados en casi cualquier momento del año, siguiendo variaciones locales en la disponibilidad de presas. Además, concuerdan con datos experimentales que correlacionan la reproducción con la producción de metabolitos específicos de las algas, que constituirían un estímulo hormonal natural para el apareamiento en *X. laevis* (Savage 1971).

Además de la disponibilidad de recursos, la temperatura parece ser un factor determinante para el proceso reproductivo. Dado que la postura de huevos ocurre en forma intermitente durante una estación reproductiva y que una hembra puede desovar más de una vez durante este periodo, los estímulos que gatillan el desove probablemente están determinados por las condiciones ambientales durante el o los días precedentes (Tinsley et al. 1996). En California, en donde la reproducción es asincrónica y oportunista, las claves para el desove están asociadas con temperaturas del agua de al menos 20 °C, las cuales ocurren durante gran parte del año. No obstante, se ha reportado la ocurrencia de apareamientos y postura de huevos a una temperatura bastante menor (14 °C), en una población asilvestrada en el sur de Gales, en Gran Bretaña (Measey 2001).

Los estudios más documentados realizados en California, indican que el potencial reproductivo de *X. laevis* es alto. Las hembras de mayor talla (longitud hocico-cloaca (SVL) > 104 mm) pueden contener alrededor de 17.000 folículos secundarios y las más pequeñas (SVL ~ 65 mm) en la primera ovulación, pueden contener 1000 folículos secundarios (McCoid & Fritts 1989). No obstante, una hembra grande puede liberar sólo unos pocos miles de huevos por evento reproductivo (~ 2.000; Gampper 2002), la ocurrencia de múltiples apareamientos durante una estación reproductiva puede conducir a un gran número de larvas, de varios estados en la misma poza (Tinsley & McCoid 1996).

EDAD Y CRECIMIENTO

Estimaciones de la edad y talla de los especímenes al alcanzar la madurez sexual, indican que ésta ocurre luego de transcurridos unos seis meses desde la metamorfosis, cuando los individuos obtienen una longitud hocico-cloaca de 65 mm SVL, valores que serían similares para ambos sexos (Mc Coid & Fritts 1989). Sin embargo, este estudio fue realizado en California, en donde las condiciones ambientales son particularmente favorables para el desarrollo de *X. laevis*. En condiciones menos favorables, este anuro presenta una menor tasa de crecimiento (Measey 2001) y probablemente alcance la madurez sexual en un tiempo ligeramente mayor.

Un aspecto destacable del desarrollo de *X. laevis* es que no se ajusta al patrón de crecimiento generalmente aceptado para anfibios, en el cual un periodo de crecimiento inicial precede a la madurez sexual (Hota 1994; Reading 1991). Mediante un estudio de cronología ósea y medidas morfométricas, Measey (2001) determinó que todos los individuos de una cohorte, capturada durante este periodo inicial de crecimiento, eran reproductivamente activos. El mismo autor, siguiendo a di Castri (1990), señala que esta característica de historia de vida ha sido considerada de importancia crucial para el éxito de las especies invasoras.

En condiciones naturales, esta rana presenta una gran longevidad, no siendo extraño encontrar animales de más de cinco años e incluso de hasta nueve años de edad (Measey 2001; Tinsley & McCoid 1996). Los machos adultos pueden alcanzar una talla de 80 mm (logitud hocico-cloaca) entre los dos y cuatro años y las hembras 119 mm a los cinco años de edad, aproximadamente (McCoid & Fritts 1989).

PREDADORES Y MECANISMOS ANTIDEPREDATORIOS

Se puede asumir que fuera de su rango natural, la presión de predación es menor que en su rango nativo y esto puede haber contribuido al éxito de *X. laevis* en los distintos lugares en que ha sido introducido. Sin embargo, aún en Africa son escasos los estudios que han aportado evidencia directa sobre los depredadores de las distintas especies de *Xenopus* y la información disponible indica que algunas aves (ej.: cormoranes) serían los principales (Tinsley et al. 1996). Esta apreciación concuerda con lo reportado en Chile para los depredadores de este anuro (véase Lobos, en este volumen), aún cuando queda por

investigar la evidencia indirecta aportada por los ciclos de vida parasitarios, en los cuales *X. laevis* podría estar participando como huésped intermediario

La piel de *Xenopus* incluye poderosas toxinas que podrían disuadir a sus predadores (Kreil 1996), pero no hay información sobre la efectividad de esta protección, ni cuales predadores naturales serían afectados. Entre los mecanismos antidepredatorios se ha descrito: respiración aerea sincronizada en los adultos, respuestas de escape con rápidos movimientos reversos, selección de sitios reproductivos y producción de secreciones resbalosas de la piel, que dificultan la captura (McCoid & Fritts 1993). En forma complementaria, se han descrito secreciones como las magaininas, que tienen propiedades antibióticas de amplio espectro (Berkowitz et al. 1990) y que confieren a *Xenopus* una excelente defensa antimicrobiana en los ambientes corrientemente sépticos en que habita.

INTERACCIONES CON OTRAS ESPECIES

Tal vez uno de los aspectos más importantes a considerar en una especie invasora como *X. laevis*, son las interacciones ecológicas que se establecen con especies nativas. En nuestro país, este aspecto no ha sido abordado a través de estudios sistemáticos hasta el momento. La información disponible es restringida (Lobos et al. 1999; Lobos en este volumen), e indica que su dieta está basada predominantemente en invertebrados, no detectándose restos de anfibios, peces u otros vertebrados. No obstante, esto puede ser sólo el reflejo de su ausencia en los lugares prospectados, pudiendo constituir un potencial predador de etapas larvales o adultas de anfibios y peces autóctonos, como se ha constatado en California (McCoid & Fritts 1980 a y b; Tinsley et al. 1996).

Además de interacciones directas con especies de nuestra fauna, existen interacciones indirectas que pueden producir un efecto igualmente significativo. Recientemente, se ha reportado que la presencia de un predador puede hacer susceptible a larvas y anuros adultos a concentraciones de pesticidas, que normalmente son inocuos para estos animales (Relyea 2003). Este tipo de interacción debe ser investigado en Chile, considerando el intenso uso de estos químicos en la actividad agrícola en la zona central de nuestro país y su previsible presencia en los correspondientes sistemas lénticos.

REFERENCIAS

BALINSKY BI (1969) The reproductive ecology of amphibians of the Transvaal higheld. Zool. Afr. 4:37-93.

BERKOWITZ BA, CL BEVINS & MA ZASLOFF (1990) Magainins: a new family of membrane-active host defense peptides. Biochemical Pharmacology 39(4):625-629.

CUPP JR PV (1980) Termal tolerante of five salientian amphibians during development and metamorphosis. Herpetologica 36:234-244.

DI CASTRI F (1990) On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. En: di Castri F, AJ Hansen & M Debussche (eds) Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin: 3-16. Kluwer Academia, Dordrecht, Deutchland.

EDWARDS CJ & DB KELLEY (2001) Auditory and lateral line inputs to the midbrain of an aquatic anuran; neuroanatomic studies in *Xenopus laevis*. The Journal of Comparative Neurology 438:148-162.

ELEPFANDT A (1996) Sensory perception and the lateral line system in the clawed frog, *Xenopus*. En: Tinsley RC & Kobel HR (eds) The Biology of *Xenopus*, 97-120. Clarendon Press, Oxford, UK.

FREITAG J, J KRIEGER, J STROTMAN & H BREER (1995) Two classes of olfactory receptors in *Xenopus laevis*. Neuron 15:1383-1392.

FREITAG J, G LUDWIG, I ANDREINI, P RÖSSLER & H BREER (1998) Olfactory receptors in aquatic and terrestrial vertebrates. Journal of Comparative Physiology A 183:635-650.

GAMPPER T (2002) Natural history of the upland clawed frog *Xenopus laevis* (Daudin 1802) [en línea] <<http://www.anapsid.org/xenopus.html>> [consulta:29-09-03].

GARVEY N (2000) Species account. *Xenopus laevis* African clawed frog. [en línea] <[http://www.animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/xenopus/x._laevis\\$narrative.htm](http://www.animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/xenopus/x._laevis$narrative.htm)> [consulta:29-09-03].

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

HARADA Y, M GOTO, S EBIHARA, H FUJISAWA, K KEGASAWA & T OISHI (1998) Circadian locomotor activity rhythms in the african clawed frog, *Xenopus laevis*: the role of the eye and the hypothalamus. *Biological Rhythm Research* 29(1):30-48.

HOTA AK (1994) Growth in amphibians. *Gerontology* 40:147-160.

JORGENSEN CB (1997) Urea and amphibian water economy. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 117(2):161-170.

KREIL G (1996) Skin secretions of *Xenopus laevis*. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds) *The Biology of Xenopus*, 263-277. Clarendon Press, Oxford, UK.

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

LOBOS G, P CATTAN & M LÓPEZ (1999) Antecedentes de la ecología trófica del sapo Africano *Xenopus laevis* en la zona central de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 48, 7-18.

LOBOS G & C GARÍN (2002) Behavior, *Xenopus laevis*. *Herpetological Review* 33 (2): 132.

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

McCROID MJ & TH FRITTS (1980a) Observations of feral populations of *Xenopus laevis* (Pipidae) in Southern California. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 79, 82-86.

McCROID MJ & TH FRITTS (1980b) Notes on the diet of a feral population of *Xenopus laevis* (Pipidae) in California. *Southwestern Nat.*, 25: 272-275.

McCOID MJ & TH FRITTS (1989) Growth and fatbody cycles in feral populations of the African clawed frog, *Xenopus laevis* (Pipidae), in California with comments on reproduction. *S. West. Nat.* 34:499-505.

McCOID MJ & TH FRITTS (1993) Speculations on colonizing success of the African clawed frog, *Xenopus laevis* (Pipidae), in California. *South African Journal of Zoology* 28:59-61.

MERKLE S & W HANKE (1988) Long-term starvation in *Xenopus laevis* Daudin I. Effects on general metabolism. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 89(4):719-730.

MEASEY GJ (2001) Growth and ageing of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *Journal of Zoology of London* 254:547-555.

MEASEY GJ & RC TINSLEY (1998) Feral *Xenopus laevis* in South Wales. *Herpetological Journal* 8, 23-27.

READING CJ (1991) The relationship between body length, age and sexual maturity in the common toad, *B. bufo*. *Holarctic Ecology* 14:245-249.

RELYEA RA (2003) Predator cues and pesticides: a double dose of danger for amphibians. *Ecological Applications* 13(6):1515-1521.

SAVAGE RM (1971) The natural stimulus for spawning in *Xenopus laevis* (Amphibia). *Journal of Zoology of London* 165:245-260.

SHERMAN E (1980) Ontogenetic change in the thermal tolerance of the toad *Bufo woodhousii fowleri*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 65:227-230.

SHERMAN E & D LEVITIS (2003) Heat hardening as a function of developmental stage in larval and juvenile *Bufo americanus* and *Xenopus laevis*. *Journal of Thermal Biology* 28:373-380.

SHOEMAKER VH, SS HILLMAN, SD HILLYARD, CD JACKSON, LL McCLANAHAN, PC WITHERS & ML WYGODA (1992) Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. En: Feder ME & WW Burggren (eds) *Environmental Physiology of the Amphibians*: 125-150. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

TINSLEY RC & HR KOBEL (ed) (1996) *The Biology of Xenopus*. Clarendon Press, Oxford, UK. xxii+440 pp.

TINSLEY RC & MJ McCOID (1996) Feral populations of *Xenopus* outside Africa. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds) *The Biology of Xenopus*, 81-94. Clarendon Press, Oxford, UK.

TINSLEY RC, LOUMONT C & HR KOBEL (1996) Geographical distribution and ecology. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds) *The Biology of Xenopus*, 35-59. Clarendon Press, Oxford, UK.

TRAUB B & A ELEPFANDT (1990) Sensory neglect in a frog: evidence for early evolution of attentional processes in vertebrates. *Brain Research* 530: 105-107.



COMUNICACIÓN ACÚSTICA Y CONDUCTA DE APAREAMIENTO EN *XENOPUS LAEVIS*.

Mario Penna

RESUMEN

Xenopus laevis ha sido un importante modelo en estudios neuroendocrinológicos que han mostrado la influencia de hormonas esteroidales en el sistema vocal. Testosterona, estrógeno y esteroides relacionados, tienen importantes acciones tanto a nivel de núcleos del sistema nervioso central que controlan la producción de vocalizaciones como a nivel de la laringe y vías motoras que controlan la motilidad de este órgano. Estos estudios han sido liderados desde fines de la década del 70 por Darcy Kelley, de la Universidad de Columbia, Estados Unidos.

En contraste con el aporte en esta área, los estudios sobre la utilización de vocalizaciones por especies de *Xenopus* en sus habitats naturales han sido muy escasos y sólo han comenzado a desarrollarse en la última década. Machos y hembras de esta especie producen distintas vocalizaciones en relación al apareamiento. Estos sonidos consisten en breves pulsos que, dependiendo de las circunstancias en que son emitidos difieren en su ritmo de producción y en su contenido de frecuencias.

La comunicación por sonido es muy importante para la reproducción de las especies de *Xenopus*, ya que en general estos anuros se aparean en lagunas de aguas turbias, en que la orientación visual está severamente restringida. Sin embargo, los cuerpos de agua de poca profundidad en que estas especies se reproducen presentan desventajas importantes para la propagación de frecuencias inferiores a 1 kHz, debido a las reflexiones que se producen en la superficie y fondo.

Las vocalizaciones de *Xenopus* presentan adaptaciones importantes para la comunicación en estos ambientes, ya que las frecuencias de estos sonidos son en su mayoría alrededor de 2 kHz y su estructura de pulsos breves contribuyen a facilitar su localización.

La comunicación por sonido en ambientes de aguas someras ha sido muy poco estudiada en relación a los ambientes marinos y terrestres. *Xenopus* puede aportar interesantes vías para avanzar en el conocimiento de la bioacústica de estos ecosistemas.

INTRODUCCIÓN

En esta revisión se describen las vocalizaciones de *Xenopus laevis* y se informan estudios neuroendocrinológicos que han mostrado la influencia de hormonas esteroidales en el sistema vocal de este anuro. Estos estudios constituyen un importante aporte a la comprensión de las interrelaciones entre hormonas, sistema nervioso y conducta en vertebrados. Además, se revisan trabajos acerca del sistema auditivo de *X. laevis*, que han descrito las peculiaridades de su oído, función auditiva y que analizan adaptaciones del sistema de comunicación sonora a los habitats naturales de la especie.

REPERTORIO VOCAL

Machos y hembras de *X. laevis* producen distintas vocalizaciones en relación al apareamiento. Estos sonidos consisten en breves pulsos que, dependiendo de las circunstancias en que son emitidos, difieren en su ritmo de producción y en su contenido de frecuencias. Los machos producen un canto de advertencia que consiste en pulsos breves, de alrededor de 5 milisegundos, con una frecuencia dominante de alrededor de 2 kHz. Estos pulsos son repetidos en secuencias en que se alternan ritmos rápidos y lentos. En la fase rápida los pulsos se repiten con una frecuencia de alrededor de 70 pulsos/segundo, en tanto que en la fase lenta su frecuencia desciende a alrededor de la mitad (Picker 1983; Wetzel & Kelley 1983). En otras especies del género, los machos emiten pulsos con un ritmo uniforme (Yager 1982).

Los machos producen estos cantos de advertencia por espacio de horas y las hembras son atraídas hacia la fuente de sonido. Los machos además interactúan entre sí vocalmente. Dos machos en proximidad pueden producir una vocalización compuesta por pulsos de frecuencia inferior a 1 kHz, producidos con una periodicidad relativamente alta. Esta vocalización es aparentemente producida cuando

un macho intenta coger a otro en amplexo, constituyendo una señal de rechazo sexual. Los machos además producen una vocalización que consiste en secuencias breves de pulsos de frecuencia de alrededor de 2 kHz, cuando se encuentran en proximidad, pero sin contacto físico. Sin embargo, las interacciones conductuales en que ambas señales son producidas no están claras, ya que estos registros han sido obtenidos en los habitats naturales de lagunas de agua turbia en que *Xenopus laevis* realiza su reproducción. En ocasiones, ambos tipos de vocalizaciones se alternan en prolongados dúos (Kelley et al. 2001). Las vocalizaciones de los machos de *X. laevis* se presentan en la Figura 1.

Las hembras de *X. laevis* también producen vocalizaciones que indican su estado de receptividad sexual. Las hembras que están próximas a la ovipostura producen una serie de pulsos rápidos, repetidos con periodicidades de alrededor de 12 pulsos/segundo en respuesta al canto de advertencia de un macho. El canto de la hembra estimula a su vez la aproximación de macho y la producción de vocalizaciones por parte de éste, de modo que machos y hembras vocalizan juntos en prolongados dúos antes de iniciar el amplexo. Las hembras no receptivas producen una vocalización distinta, que se caracteriza por su ritmo lento (inferior a 6 pulsos/segundo). Los machos responden inicialmente a la presentación de esta vocalización, pero cesan de producir sonidos al cabo de algunos segundos (Tobias et al. 1998). Las vocalizaciones las hembras de *X. laevis* se presentan en la Figura 1.

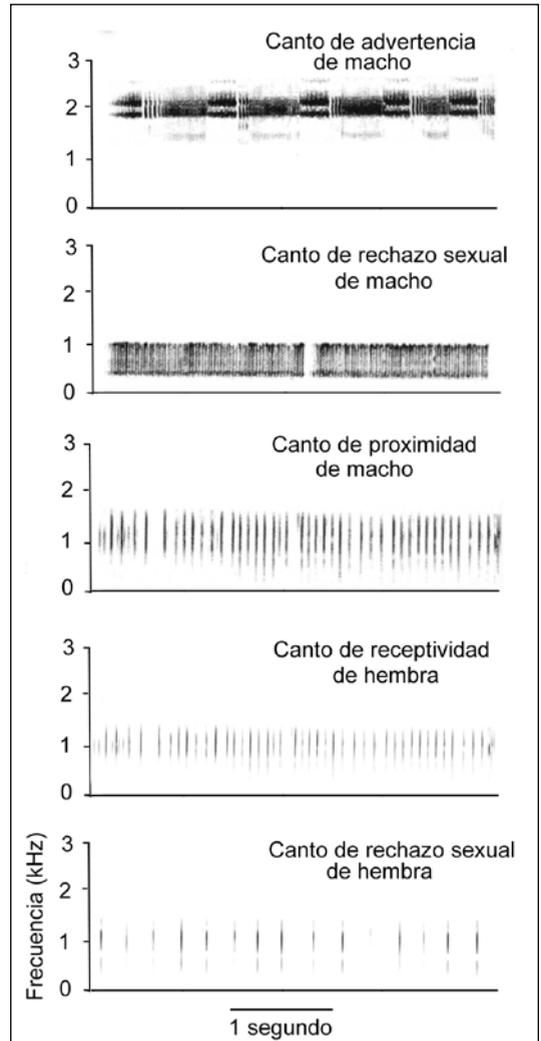


Figura 1

Sonogramas de vocalizaciones de machos y hembras de *Xenopus laevis*.

El canto de advertencia de los machos muestra una frecuencia dominante de alrededor de 2 kHz, y secuencias lentas y rápidas de pulsos. El canto de rechazo sexual y el de proximidad de machos tienen una frecuencia dominante de alrededor de 600 y 1000 Hz, respectivamente. La segunda de estas vocalizaciones tiene un ritmo considerablemente más lento que la primera. Los cantos de receptividad y de rechazo sexual de las hembras tienen frecuencias dominantes de alrededor de 1 kHz, y la segunda vocalización tiene un ritmo más lento (modificado de Kelley et al. 2001)

CONTROL HORMONAL DE LA VOCALIZACIÓN

La emisión de las vocalizaciones en *X. laevis* está bajo control hormonal. Machos adultos castrados dejan de producir el canto, pero si son tratados con testosterona o dihidrotestosterona, comienzan a cantar de nuevo. Sin embargo, las hembras al ser tratadas de la misma manera, no producen canto. La receptividad sexual de las hembras es inducida mediante inyecciones de gonadotropina, pero este estado se pierde si las hembras son ovariectomizadas. La receptividad se recupera con inyecciones combinadas de estradiol y progesterona. La hormona liberadora de hormona luteinizante también contribuye a aumentar la receptividad de las hembras, sin embargo, este aumento se observa en hembras ovariectomizadas, de modo que la acción de este factor liberador no se ejerce exclusivamente a través de su acción en la estimulación ovárica, sino probablemente por acción directa sobre el sistema nervioso central. La vocalización que indica ausencia de receptividad en las hembras, no es suprimida por estradiol y progesterona, pero sí con la administración de andrógenos (Kelley 1996).

Las hembras adultas pueden ser inducidas a producir cantos similares a los de los machos, con un apropiado tratamiento androgénico. No obstante, esta masculinización es incompleta, ya que las vocalizaciones producidas difieren en diversas características de las de los machos adultos (Hannigan & Kelley 1986). Sin embargo, hembras juveniles tratadas con androgenos producen vocalizaciones con características enteramente masculinas (Watson & Kelley 1992).

En los machos, la castración elimina el abrazo sexual y esta conducta se recupera parcialmente al administrarse testosterona o dihidrotestosterona exógenas. En hembras ovariectomizadas, la administración de estas dos hormonas induce conductas masculinas de abrazo sexual (Kelley 1996).

Mediante estudios de autorradiografía se ha demostrado que las hormonas esteroidales se concentran en distintas áreas del sistema nervioso central. Los andrógenos testosterona y dihidrotestosterona se concentran en la médula espinal anterior, en motoneuronas que inervan la musculatura que participa en el abrazo sexual y también en el núcleo de los nervios craneanos IX y X, que contienen neuronas que inervan la laringe. También estas hormonas se concentran en el núcleo pretrigeminal del área dorsal tegmental, un centro del mesencéfalo que controla la vocalización y que está conectado con los núcleos motores de la laringe. Además, los andrógenos se concentran en el centro auditivo del mesencéfalo, el *torus semicircularis* (Kelley 1980 y 1996).

El estradiol se concentra en áreas telencefálicas que se conectan con el núcleo pretrigeminal del área dorsal tegmental. También el estradiol se concentra, como los andrógenos, en el *torus semicircularis*. Estos sitios de concentración de estradiol son similares en machos y hembras (Kelley 1980 y 1996). Sin embargo, existen diferencias neuroanatómicas importantes entre sexos, ya que las proyecciones de las áreas telencefálicas al núcleo pretrigeminal del área dorsal tegmental y conexiones de neuronas motoras laríngicas a este centro están considerablemente reducidas en hembras con respecto a machos. La localización y conexiones de los centros que concentran hormonas esteroidales en *X. laevis* se presentan en la Figura 2.

Las influencias hormonales en la vocalización también han sido estudiadas en preparaciones de laringe de *X. laevis* aisladas. Laringes de machos, cuyos

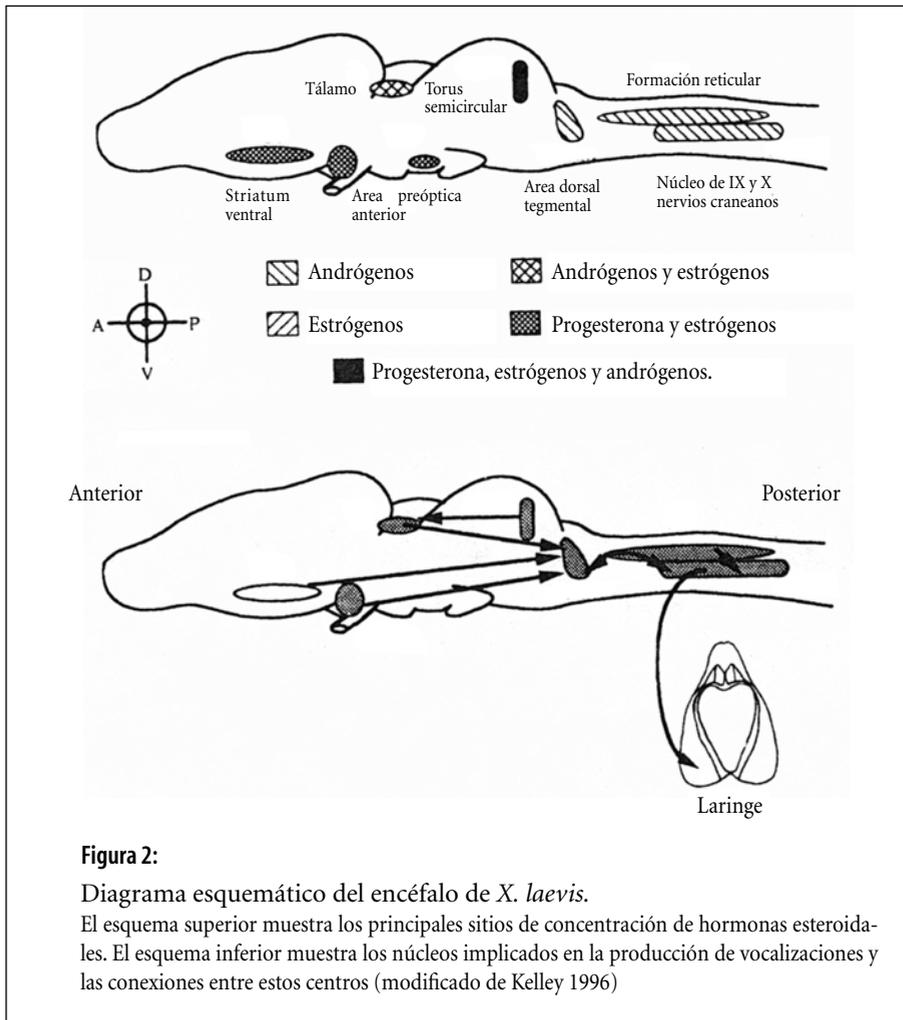


Figura 2:

Diagrama esquemático del encéfalo de *X. laevis*.

El esquema superior muestra los principales sitios de concentración de hormonas esteroidales. El esquema inferior muestra los núcleos implicados en la producción de vocalizaciones y las conexiones entre estos centros (modificado de Kelley 1996)

nervios motores son estimulados con pulsos eléctricos que siguen un patrón temporal similar al de la llamada de advertencia del macho, producen sonidos muy similares a los que producen los machos intactos. Sin embargo, si se aplican estímulos similares a laringes aisladas de hembras, no se obtienen sonidos similares al canto de advertencia, ya que las fibras musculares no son capaces de contraerse y relajarse al mismo ritmo.

Las laringes de machos y hembras difieren en su estructura e inervación. Las laringes de los machos poseen alrededor de 32.000 fibras musculares, en cambio las hembras sólo alrededor de 4.000. Además, una gran proporción de las fibras musculares de los machos pueden contraerse y relajarse con gran velocidad, pudiendo seguir periodicidades de hasta 100 veces por segundo. Las fibras de la laringe de las hembras se contraen y relajan más lentamente, hasta un máximo de 40 veces por segundo. Las diferencias estructurales y funcionales de la musculatura laríngea dependen de la secreción de hormonas esteroidales, en particular de andrógenos. Al final de la metamorfosis los machos y las hembras poseen similares números de fibras musculares, la mayoría de las cuales son de tipo lento. Sin embargo, a partir de este estado del desarrollo, las fibras de los machos comienzan a incrementar en número a razón de 150 por día hasta alcanzar los valores de los adultos 6 meses después (Marin et al. 1990). A partir de este momento, las fibras lentas comienzan a adquirir características de contracción rápidas. Este proceso es completado al cabo de 12 meses después de la metamorfosis y hace posible que los machos empiecen a producir las secuencias de pulsos rápidos que caracterizan al canto de advertencia. Las laringes de individuos juveniles de ambos sexos pueden adquirir proporciones importantes de fibras de contracción rápida si se administran andrógenos a una edad temprana (Tobias et al. 1991). Además, los músculos laríngeos de los machos expresan una miosina de cadena pesada en proporción mayor que las hembras. La expresión de esta molécula es aumentada por la administración de andrógenos a individuos de ambos sexos (Kelley et al. 2001).

Además de estas diferencias en la periferia del sistema vocal, el sistema nervioso central produce patrones de descargas de las fibras nerviosas que comandan la laringe que son distintas en machos y hembras, de modo que las diferencias en la producción de sonidos no depende exclusivamente de la estructura y funcionalidad del músculo laríngeo

En el sistema nervioso central, los machos tienen un mayor número de motoneuronas que inervan la laringe en relación a las hembras (alrededor de 1.200 y 750 motoneuronas, respectivamente). También el tamaño de estas neuronas es mayor en machos en comparación con las hembras (Kelley 1996).

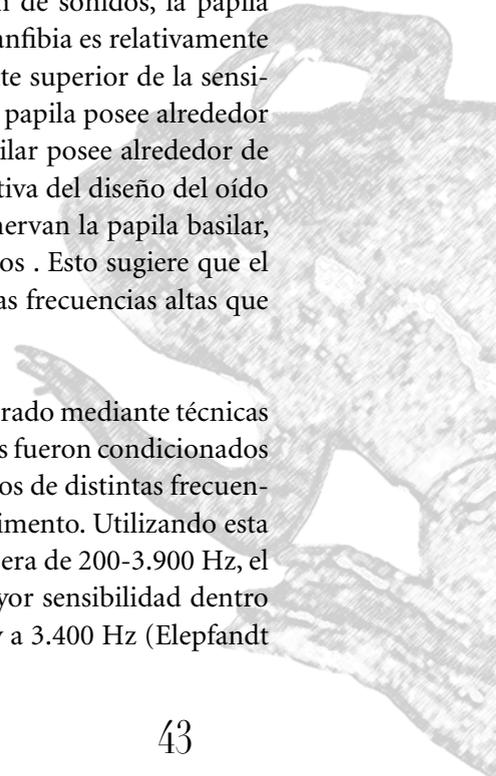
SISTEMA AUDITIVO

El oído de *Xenopus* difiere de los anuros terrestres en que carece de un tímpano visible externamente. En la posición que ocupa esta estructura en anuros se encuentra en este género un disco timpánico cartilaginoso. El disco timpánico está en contacto con una estructura ósea y cartilaginosa, la columela, que a su vez se conecta con el opérculo, estructura que cierra la ventana oval del oído interno. Estas estructuras están también presentes en anuros terrestres y conducen sonidos hacia el oído interno. Sin embargo, en *Xenopus* el opérculo está unido con la pared ósea del oído interno, de modo que no tiene utilidad funcional en la transmisión de vibraciones desde el tímpano. El sonido en estos anuros debe ser transmitido al oído interno a través de todos los tejidos del animal (Elepfandt 1996).

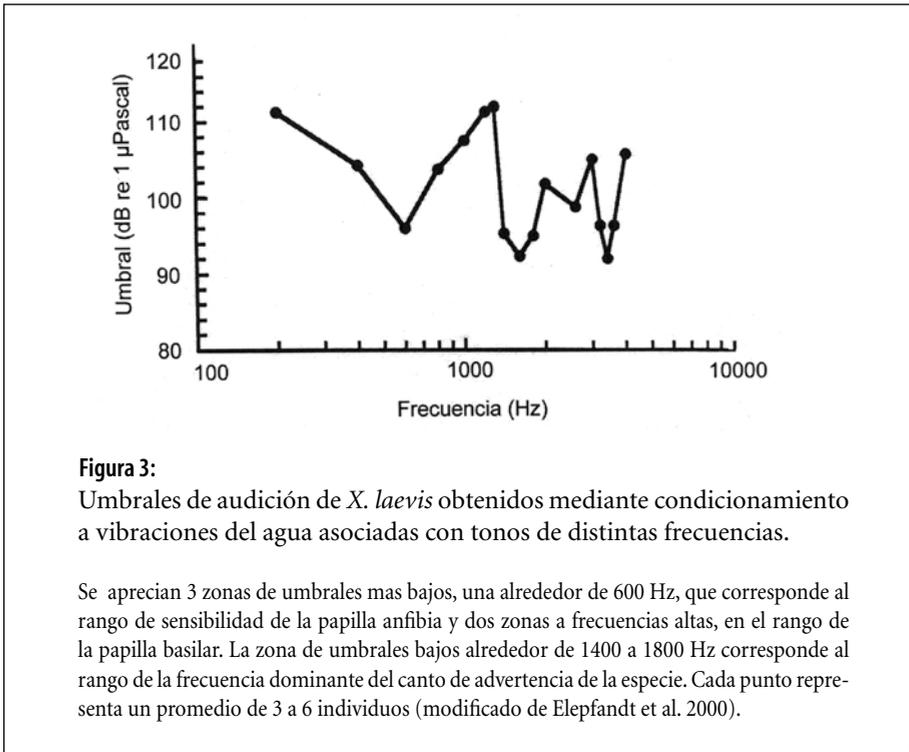
La trompa de Eustaquio está también modificada en *Xenopus*. En los anfibios terrestres estos conductos, que comunican la faringe con el oído medio, son cortos y existe uno para cada oído. En *Xenopus* las trompas de Eustaquio de ambos lados se dirigen hacia la línea media, donde se unen dando origen a una comunicación única con la faringe. El significado funcional de esta modificación en la anatomía del oído medio no es clara, pero parece corresponder a un diseño general de adaptación a la vida acuática (Elepfandt 1996).

El oído interno posee las características generales de los anuros, con dos órganos sensoriales especializados en la detección de sonidos, la papila anfibia y la papila basilar. En el oído interno, la papila anfibia es relativamente corta (Lewis & Lombard 1988), sugiriendo que el límite superior de la sensibilidad de este órgano es de alrededor de 900 Hz. Esta papila posee alrededor de 400-500 células ciliadas, en tanto que la papila basilar posee alrededor de 60 de estas células receptoras. Una característica distintiva del diseño del oído interno en *Xenopus* es el gran número de fibras que inervan la papila basilar, alrededor de 300, una cifra muy superior a otros anuros. Esto sugiere que el oído de *Xenopus* tiene una especial sensibilidad para las frecuencias altas que éste órgano detecta.

El rango auditivo de *Xenopus laevis* ha sido explorado mediante técnicas de condicionamiento. En estos experimentos, los sujetos fueron condicionados a responder a vibraciones del agua acompañada de tonos de distintas frecuencias e intensidades que era seguida por la entrega de alimento. Utilizando esta técnica se determinó que el rango auditivo de *X. laevis* era de 200-3.900 Hz, el cual es similar al de otros anuros. Las regiones de mayor sensibilidad dentro de este rango están localizadas a 600, 1.400-1.800 Hz y a 3.400 Hz (Elepfandt



et al. 2000). Los audiogramas obtenidos se muestran en la Figura 3. Los niveles mínimos para evocar respuestas corresponden a alrededor de 30 dB SPL en aire, lo cual es similar a la sensibilidad de otras especies de anuros.



AMBIENTE SONORO

Los ambientes de lagunas poco profundas en que habita *Xenopus* tienen propiedades acústicas complejas, debido a la reflexión de las ondas sonoras en la superficie y el fondo. Esto determina que los sonidos de frecuencias inferiores a 1 kHz resulten atenuados. Los cantos de advertencia de *Xenopus*, con frecuencias alrededor de 2 kHz resultan apropiados para la comunicación en estos ambientes (Elefandt 1996). Por otra parte, el ruido ambiente que se genera en cuerpos de aguas someras es de frecuencias de alrededor de 0.5 kHz (Lugli & Fine 2003), sin componentes en el rango de frecuencias de los cantos de advertencia de *Xenopus*, lo que también contribuye a facilitar la detección de las señales acústicas de estos anuros.

Las aguas en que se encuentra *Xenopus* son turbias, por lo que las claves visuales no operan en la orientación de las hembras hacia los machos. La estructura de los cantos de advertencia de *Xenopus*, compuestos de pulsos cortos contribuye a facilitar la localización de la fuente sonora en estos ambientes. Las hembras localizan estos sonidos con una precisión similar a la de anuros terrestres, a pesar de la complejidad acústica del ambiente acuático (Schanz & Elepfandt 1988).

CONCLUSIONES

Xenopus laevis ha aportado un fructífero modelo para estudios de las determinantes hormonales de la conducta vocal y para estudios de la comunicación sonora en el medio acuático, en condiciones de laboratorio. Sin embargo, han sido escasos los estudios de la utilización de señales en condiciones naturales. Esta es una interesante vía de exploración que se ve favorecida por la colonización de nuevos ambientes por parte de esta especie



Agradecimientos

Este manuscrito fue preparado durante el período de ejecución del Proyecto FONDECYT 1010569.

REFERENCIAS

ELEPFANDT A (1996) Underwater acoustics and hearing in the clawed frog, *Xenopus*. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds). *The Biology of Xenopus*: 177-193. Clarendon Press, Oxford, UK.

ELEPFANDT A, I EISTETTER, A FLEIG, E GUNTHER, M HAINICH, S HEPPERLE & B TRAUB (2000) Hearing threshold and frequency discrimination in the purely aquatic frog *Xenopus laevis* (Pipidae): Measurement by means of conditioning. *Journal of Experimental Biology*. 203: 3621-3629.

HANNIGAN P & DB KELLEY (1986) Androgen-induced alterations in vocalizations of female *Xenopus laevis*: modifiability and constraints. *Journal of Comparative Physiology A*. 158: 517-527

KELLEY DB (1980) Auditory and vocal nuclei in the frog brain concentrate sex hormones. *Science* 207: 553-555.

KELLEY DB (1996) Sexual differentiation in *Xenopus laevis*. Oxford: In: *The Biology of Xenopus*. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds). *The Biology of Xenopus*: 143-176. Clarendon Press, Oxford, UK.

KELLEY DB, ML TOBIAS & S HORNG (2001) Producing and perceiving frog songs: Dissecting the neural bases for vocal behaviors. En: Ryan MJ (ed). *Anuran Communication*: 156-166. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

LEWIS ER & RE LOMBARD (1988) The amphibian inner ear. En: Fritsch B, MJ Ryan, W Wilczynski, TH Hetherington & W Walkowiak (eds) *The evolution of the amphibian auditory system*: 93-124. John Wiley & Sons. New York, USA.

LUGLI M & ML FINE (2003) Acoustic communication in two freshwater gobies: Ambient noise and short-range propagation in shallow streams. *Journal of the Acoustical Society of America*. 114: 512-521

MARIN ML, ML TOBIAS & DB KELLEY (1990) Hormone-sensitive stages in the sexual differentiation of *Xenopus laevis*. *Development*. 110: 703-712.

PICKER MD (1983) Hormonal induction of the aquatic phonotactic response of *Xenopus*. *Behaviour* 84: 74-90.

SCHANZ B & A ELEPFANDT (1988) Untersuchungen zur Ortung von Unterwasserschall durch den Krallenfrosch (*Xenopus laevis*) *Vehr. Dt. Zool.Ges.* 81: 211-212

TOBIAS ML, ML MARIN & DB KELLEY (1991) Temporal constraintson androgen directed laryngeal masculinization in *Xenopus laevis*. *Developmental Biology*. 147: 252-259.

TOBIAS ML, SS VISWANATHAN & DB KELLEY (1998) Rapping, a female receptive call, initiates male-female duets in the South African clawed frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA.* 95: 1870-1875.

WATSON J & DB KELLEY (1992) Testicular masculinization of vocal behavior in juvenile female and Kelley D. B: prolonged sensitive period reveals component features of behavioral development. *Journal of Comparative Physiology A*. 171: 343-350.

WETZEL D & DB KELLEY (1983) Androgen and gonadotropin effects on male calls in South African clawed frogs, *Xenopus laevis*. *Hormones and Behavior*. 17: 388-404

YAGER DD (1982) Underwater acoustic communication in the African pipid frog *Xenopus borealis*. *Biacoustics*. 14: 1-24.





HISTORIA NATURAL DEL SAPO AFRICANO *Xenopus laevis* EN CHILE

Gabriel Lobos

INTRODUCCIÓN

Quizás no resultaría exagerado señalar que el anfibio más conocido a nivel mundial sea *Xenopus laevis*. Aproximadamente en 1930, el sapo africano comenzó a ser utilizado ampliamente como modelo biológico (Gurdon 1996), diseminándose de este modo a los laboratorios de todo el mundo, siendo probablemente *Xenopus laevis laevis* la subespecie históricamente exportada desde la región de Cape en Sudáfrica. Su utilización en el test de *Galli Mannini* para diagnóstico de embarazo popularizó su uso a nivel mundial.

Una primera opinión sobre el sapo africano, podría tener una connotación negativa respecto al impacto generado en los ambientes que ha invadido. Sin embargo, no se puede desconocer el importante papel que a desempeñado a nivel de investigación científica, tecnológica y espacial. La facilidad para mantener estos anuros en cautiverio es clave en su amplio uso.

La carencia de información sobre la ecología de *X. laevis*, resulta paradójal debido a que su amplio uso como modelo biológico (Cannatella & Sá 1993), ha permitido generar una gran cantidad de información en áreas específicas, como son los estudios moleculares, genéticos, endocrinológicos, entre otros.

En 1983 los especialistas en herpetozoos, participantes en la elaboración del Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres de Chile, alertaron por primera vez sobre la presencia y el impacto que este animal invasor podría tener en los medios acuáticos de Chile central (Glade 1983). Veloso y Navarro (1988)

señalan que este animal exótico se encontraría asilvestrado desde 1980 en las proximidades de Santiago. Desde entonces, nuevos antecedentes han permitido mejorar el conocimiento respecto al sapo africano. Sin embargo aún persisten vacíos en el conocimiento de este anuro exótico para Chile.

A continuación presento una recopilación de trabajos dispersos, que he desarrollado en el estudio de estos intrigantes seres. Cuando a nivel global las poblaciones de anfibios declinan y marchan rumbo a la extinción, *X. laevis* sigue diseminándose por el mundo, siendo probablemente responsable en el proceso de declinación de varias especies.

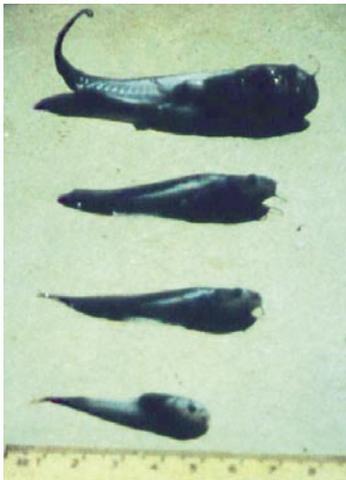
IDENTIFICACIÓN DE *Xenopus laevis*

Identificar al sapo africano en Chile resulta fácil, debido a que presenta rasgos únicos en relación a la batracofauna autóctona. *X. laevis* no emite cantos o forma coros que llamen la atención, sólo un leve sonido metálico (Cannatella & de Sá 1993), lo que junto al hecho de que habita preferentemente aguas de regadío (turbias) lo hace poco conspicuo para la mayoría de las personas.

Figura 1.

Vista de la larva de *Xenopus laevis*.

A la derecha se muestra una típica larva nativa



LARVAS

Presentan un aspecto similar a las larvas de peces (ver figura 1), a diferencia de las típicas larvas o pirihuines de nuestros anuros autóctonos. Destaca la presencia de unas estructuras filiformes sensitivas evidentes en la boca (a modo de bigotes). En el agua suelen ubicarse en posición vertical con la cabeza hacia el fondo y la cola flameando hacia la superficie. Si no son molestadas permanecen estáticas filtrando alimento.

ADULTOS

Los adultos se encuentran adaptados a la vida acuática. Presentan una piel lisa y con abundante mucosidad. El cuerpo es hidrodinámico, con patas musculosas que presentan membranas interdigitales bien desarrolladas. El rasgo más característico del género *Xenopus* es la presencia de formaciones corneas a modo de “uñas negras” en los tres dedos internos de las patas, por

Figura 2.

Presencia de “uñas corneas” en los tres dedos internos de la pata de *Xenopus laevis* (foto tomada de Lobos 2002)



Figura 3.

Hembras adultas de *Xenopus laevis*



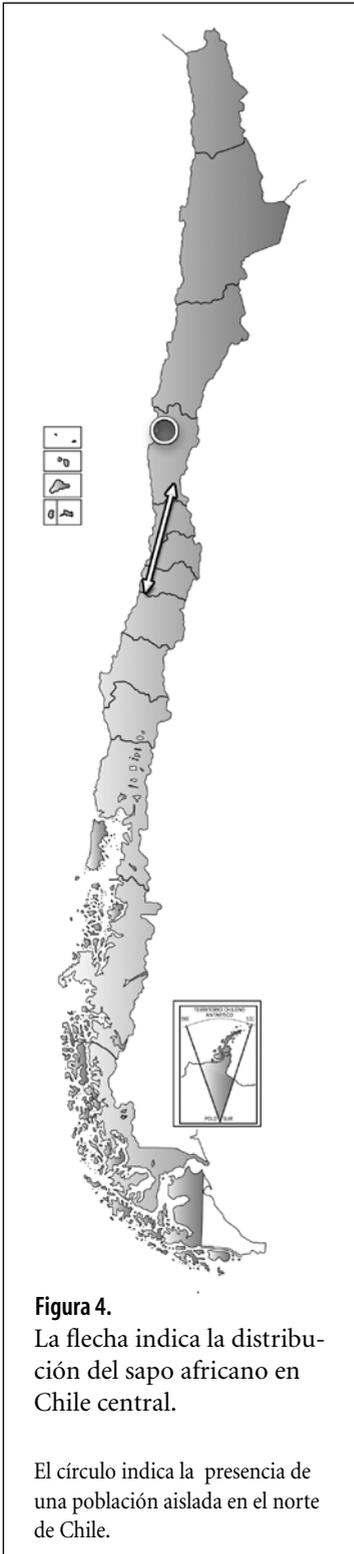


Figura 4.
La flecha indica la distribución del sapo africano en Chile central.

El círculo indica la presencia de una población aislada en el norte de Chile.

lo que también se le conoce como sapo de garras (ver figura 2). Carecen de lengua. Las hembras son de mayor talla (hasta 150 mm entre hocico y cloaca) y presenta una protuberancia cloacal a modo de una pequeña cola. Los machos son más pequeños alcanzando hasta 70 mm (ver figura 3).

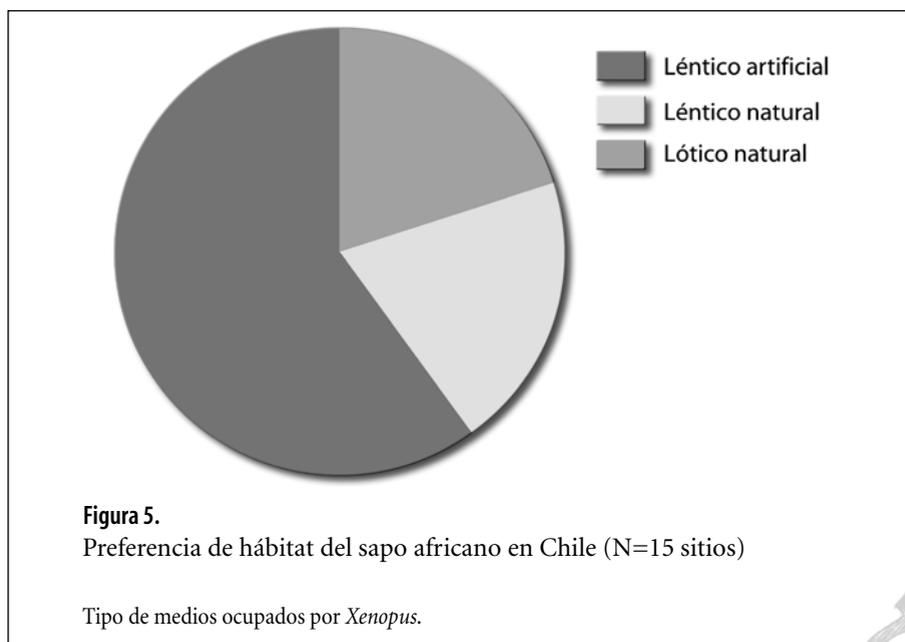
DISTRIBUCIÓN

Xenopus laevis ha evidenciado una gran capacidad para colonizar los medios acuáticos de Chile central (Lobos et al. 1999). De acuerdo a lo observado, la especie se ha propagado rápidamente, desde los primeros reportes señalados por Veloso y Navarro (1988) que lo circunscribían a la zona próxima a Santiago. Actualmente se distribuye entre las Regiones V a la VI, hasta los 600 msnm (ver figura 4).

Recientemente, el sapo africano ha sido reportado en la cuenca inferior del Río Limarí, en la IV región. Su presencia fue detectada al contaminar cultivos de langosta australiana *Cherax tenuimanus* (Raúl Munita, comunicación personal). Es muy probable que se trate de una diseminación local en esta área del país. Sin embargo, esta ampliación de distribución es muy preocupante, pues por la aridez propia del norte chico, se pensaba que la propagación del sapo africano no abarcaría más allá del Río Aconcagua por el frente norte. En estos momentos resulta prioritario establecer con certeza la distribución sur de la invasión de *Xenopus*. En la VIII región, existen antecedentes de la presencia del sapo africano en laboratorios de la Universidad de Concepción (Hermosilla 1994), pero nada se sabe respecto a su presencia en ambientes naturales.

De acuerdo a lo observado en terreno, *X. laevis* ha colonizado con éxito tranques de regadío y otros medios acuáticos poco comunes para la batracofauna autóctona. Estos ambientes se caracterizan principalmente por la pobre oxigenación del agua y valores variables de pH,

conductividad y temperatura. Un hecho significativo, es que la gran mayoría de los cuerpos de aguas prospectados corresponden a medios lénticos que presentan niveles de alta turbidez, lo que demuestra la preferencia de la especie por este tipo de hábitat (ver figura 5). Lo anterior puede obedecer a una estrategia de defensa frente a la predación en su lugar de origen. Measey y Channing (2003) señalan que en su rango de distribución natural *X. laevis* ha colonizado con éxito cuerpos de aguas de origen antrópico, situación que refuerza las observaciones realizadas en Chile.



DIETA

Para ilustrar los aspectos tróficos del sapo africano en Chile, se presenta un análisis realizado en una población de la Laguna de Batuco, en el área norte de Santiago (Tabla 1; para mayor información consultar Lobos et al. 1999).

En la población de la Laguna de Batuco predominó el consumo del caracol *Physa sp.* (37,5%) y de dípteros de la familia Chironomidae (25,2%), en especial larvas de esta familia. Al agrupar los ítems en categorías se puede señalar que la clase más consumida corresponde a Insecta con un 56,06% (dípteros 27,33% y hemíptera 21,62%), seguida de Mollusca con 37,5%. El consumo de restos vegetales se constató en el 33,0% de la población capturada. La voracidad

Tabla 1.
Dieta de *Xenopus laevis* en Chile central.

Estómagos estudiados 51; con 7 de ellos vacíos.

N = Número de presas en los estómagos;

% = Porcentaje de la categoría en el total de presas;

F = Frecuencia absoluta de las categorías en los estómagos;

F / 51 = Frecuencia porcentual en los estómagos analizados; AN = Amplitud de nicho; (L) = Larva;

(P) = Pupa; + = Presente en número indeterminado; - = Valores no calculados

CATEGORIAS	N	%	F	F/51
INSECTA				
Coleoptera				
Hidrophilidae (L)	3	0,35	2	3,92
Gyrinidae (L)	1	0,12	1	1,96
Dityscidae	18	2,10	8	15,69
<i>Megadytes sp.</i>	2	0,23	2	3,92
Carabidae	1	0,12	1	1,96
Odonata				
Libellulidae (L)	17	1,98	12	23,53
Coenagrionidae (L)	8	0,93	5	9,80
Coenagrionidae	2	0,23	2	3,92
Aeshnidae (L)	3	0,35	2	3,92
Lepidoptera				
Indeterminado (L)	1	0,12	1	1,96
Noctuidae (L)	1	0,12	1	1,96
Diptera				
Chironomidae	5	0,58	2	3,92
Chironomidae (L)	200	23,36	18	35,29
Chironomidae (P)	11	1,28	3	5,88
Simuliidae	18	2,10	1	1,96
Hemiptera				
Notonectidae	102	11,91	8	15,69
Corixidae	82	9,58	26	50,98
<i>Belostoma sp.</i>	1	0,12	1	1,96
Hymenoptera				
Vespidae	1	0,12	1	1,96
Formicidae	1	0,12	1	1,96
Orthoptera				
Blattidae	1	0,12	1	1,96
Acridiidae	1	0,12	1	1,96
CRUSTACEA				
Ostracoda	27	3,15	9	17,65
Isopoda	3	0,35	3	5,88

MOLLUSCA				
<i>Physa sp.</i>	321	37,50	38	74,51
VERTEBRADOS				
Larvas de <i>Xenopus laevis</i>	24	2,80	11	21,57
Juveniles de <i>Xenopus laevis</i>	1	0,12	1	1,96
RESTOS VEGETALES			17	33,33
MICROALGAS				
CHRYSOPHYTA				
<i>Synedra sp.</i>	+	-	46	90,20
<i>Achnantes sp.</i>	+	-	37	72,55
<i>Gomphonema sp.</i>	+	-	2	3,92
<i>Cocconeis sp.</i>	+	-	31	60,78
<i>Cyclotella sp.</i>	+	-	36	70,59
<i>Amphora sp.</i>	+	-	18	35,29
<i>Terpsinoe sp.</i>	+	-	1	1,96
<i>Fragillaria sp.</i>	+	-	5	9,80
<i>Denticula elegans</i>	+	-	4	7,84
CYANOPHYTA				
<i>Aphanothece sp.</i>	+	-	40	78,43
<i>Anabaena sp.</i>	+	-	36	70,59
<i>Borzia sp.</i>	+	-	1	1,96
CHLOROPHYTA				
<i>Ulotrix zonata</i>	+	-	37	72,55
<i>Cosmarium sp.</i>	+	-	35	68,63
<i>Mougeotia sp.</i>	+	-	6	11,76
<i>Ankistrodesmus sp.</i>	+	-	15	29,41
<i>Pediastrum sp.</i>	+	-	4	7,84
<i>Chlorococum sp.</i>	+	-	10	19,61
TOTALES	856	100		

de este anfibio puede evidenciarse en el hecho de que las hembras más grandes consumieron un número importante de larvas de su misma especie (24 presas en 11 individuos; presente en el 21,56% de la población capturada). También se encontró un ejemplar juvenil de *X. laevis* en el estómago de una hembra adulta. El mayor consumo de *Physa sp.* se puede explicar por el hecho de que esta especie es muy tolerante a aguas poco oxigenadas, por lo que domina en estos ambientes. Los chironómidos también son comunes en este tipo de hábitat.

McCoid & Fritts (1980a) sostienen que esta especie de anfibio consumiría de preferencia presas lentas, ya que su estudio de dieta arrojó que las larvas de su misma especie representan sólo un 0,03 % de la dieta, apareciendo en el 1,23% de los estómagos (N=81). En la Laguna de Bатуco en cambio, estas larvas fueron un 2,8% de la dieta (esto es 93 veces más que el estudio de California, con una frecuencia de 21,5% de los ejemplares (N=51). La presencia de microalgas en todos los ejemplares analizados, evidencia el fuerte carácter acuático de la especie en estudio, ya que al tragar agua en el momento de comer, permite que estas microalgas sean filtradas e incorporadas al tracto digestivo. Este recurso podría representar un aporte indirecto de nutrientes. Si bien, no se constató depredación sobre anfibios nativos, se debe señalar que estos no fueron detectados en los lugares inspeccionados. En el caso de medios acuáticos intervenidos antrópicamente, es poco probable que compita con anuros nativos, pero en medios más prístinos resulta necesario continuar las investigaciones dada la gran capacidad adaptativa de este anuro exótico. Es muy probable que la mayor competencia de *Xenopus* con las especies nativas no sea la depredación directa. La competencia por los recursos tróficos y el impacto directo del sapo africano sobre éstos, pueden gatillar importantes efectos sobre otros consumidores de los mismos recursos. A ello habría que adicionar la competencia por espacio físico, potencial transmisión de enfermedades, entre otros factores.

PREDADORES DE *Xenopus laevis* EN CHILE

En relación a predadores naturales de este animal exótico en Chile, se ha sugerido tentativamente, que la presencia de toxinas en la piel de este anuro, evitaría que fuese comido. En California, McCoid & Fritts (1980a) recogieron una impresión parecida. Sin embargo, en observaciones realizadas en el Tranque Rinconada de Maipú en Chile central, se han detectado varios predadores naturales del sapo africano, los que se mencionan a continuación (para mayor información consultar Lobos & Jaksic en prensa):

***Nycticorax nycticorax* (Huairavo, Nigh Heron)**

El huairavo es una garza (Ardeidae) de hábitos nocturnos. Sin embargo, en el tranque Rinconada de Maipú, se observó actividad de caza durante todo el día, y después de las 18:00 hrs, numerosos individuos se congregaban en el tranque.

Las estrategias de captura desplegadas por *Nycticorax nycticorax* se pueden sintetizar en 4 tipos de acuerdo con la terminología de Del Hoyo 1992:



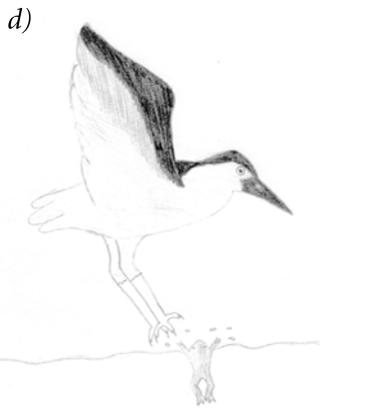
a) **Standing o sit and wait.** El ave se posa en la orilla o bien dentro del charco, con el agua hasta los tarsos, desde esta posición captura presas sumergiendo el pico en el agua. Una vez que captura, vuelve a la orilla o bien se aleja volando con la presa.



b) **Walking slowly.** El ave se desplaza caminando por el charco, espantando las presas y capturándolas. Al capturar vuela hacia la orilla o se aleja volando.



c) **Swimming feeding.** Esta técnica comenzaba con la estrategia descrita ante-riormente, y cuando el ave se acercaba a zonas más profundas comenzaba a flotar (en forma parecida a los cormoranes *Phalacrocorax*). Al capturar, el ave se eleva y se dirige a la orilla o bien se aleja volando.



d) **Aerial feeding.** El ave se aproxima volando al charco, planea y captura la presa con las patas. Una vez que ha capturado, puede volver a la orilla o alejarse del tranque.

En general, el huairavo no tenía mayor problema en capturar y dar muerte a la presa, ayudado por su poderoso pico. Una prospección del área mostró que los huairavos consumen a los *Xenopus* por el vientre y los flancos, no consumiendo el esqueleto, patas y otras estructuras duras. Al acceder por los flancos, el ave alcanza rápidamente las gónadas del sapo, que en el caso de las hembras consiste en ovarios con gran cantidad de óvulos, lo que representa una fuente importante de lípidos y proteínas. Probablemente, este consumo de estructuras blandas se ve favorecido por la enorme disponibilidad de presas.

***Larus dominicanus* (Gaviota dominicana, Kelp gull)**

La gaviota dominicana fue un habitante común del tranque Rinconada de Maipú. Sin embargo, su número fue generalmente bajo, restringido a unas pocas parejas. Esta gaviota predó constantemente a *Xenopus*. A diferencia del Huairavo sus presas eran sapos de menor tamaño, en concordancia a su menor talla.

Las estrategias desarrolladas por la gaviota dominicana pueden clasificarse en dos tipos:

- a) **Swimming feeding.** El ave nada por el tranque y captura presas mediante el uso del pico. Una vez que captura se eleva y vuela a la orilla del tranque con la presa. En algunas ocasiones la gaviota llevó a la presa nadando hacia la orilla o algún islote.
- b) **Aerial feeding.** El ave se aproxima volando al charco, planea y captura a la presa con el pico, a diferencia del huairavo que captura con las patas (la gaviota tiene membranas interdigitales). Una vez que ha capturado, regresa volando a la orilla del tranque.

A diferencia del huairavo, la gaviota tuvo mayor problema en dar muerte a la presa. El ave llevaba a los sapos a la orilla, donde comenzaba a darle picotazos en el cráneo, los sapos intentaron arrancar hacia el agua, sin embargo, la gaviota los cogía y los alejaba del agua para continuar con los picotazos hasta matarlos. Estos eventos entre presa – predador podían durar 10 a 15 minutos. Las gaviotas también consumían a los sapos por la zona ventral y los flancos. A pesar del mayor trabajo que tenía la gaviota para matar a la presa, siempre logró cumplir con su objetivo y generalmente volvía inmediatamente a capturar otros individuos.

La gaviota cahuil (*Larus maculipennis*) también estuvo presente en el tranque, sin embargo, nunca fue observada predando a los *Xenopus*.

***Casmerodius albus* (Garza blanca, Great Egret)**

Hacia el final de período de estudio se vio a un ejemplar de esta ave frecuentando las orillas del tranque, presumiblemente estaba predando a *Xenopus*. La literatura (Araya & Millie 1998; Rottman 1995) señala el consumo de batracios por parte de la garza grande, por lo que se requiere más observaciones.

***Athene cunicularia* (Pequén, Burrowing owl)**

En el presente listado el pequén es la única ave no acuática. Esta lechuzca diurna es común en la zona, pues es un habitante propio de las sabanas de espino. Era poco probable que predara a *Xenopus* pues no está adaptada para la captura en el agua. Sin embargo, en una egagrópila colectada en la orilla del tranque, se encontraron numerosos huesos de sapo. Es probable que predara a

algún *Xenopus* que se desplazara por vía terrestre (Lobos & Garín 2002) o bien desde la orilla, en especial cuando el nivel del charco se encontraba muy bajo. Además existen reportes del consumo del sapo *Bufo chilensis* (terrestre) por parte de esta lechuza.

***Xenopus laevis* (Sapo africano, African clawed frog)**

Si bien no se constato canibalismo de *Xenopus* en el Tranque Rinconada de Maipú, observaciones realizadas desde abril de 2001 (Lobos & Measey 2002) mostraron la ausencia de larvas en el tranque. Es probable que la alta densidad de sapos en el tranque y la intensa competencia por alimento favoreciera el canibalismo. En otras poblaciones de *Xenopus* en Chile central se ha registrado el consumo de *Xenopus* sobre sus larvas (Lobos et al. 1999).

Si bien se han establecido relaciones de presa – predator entre la especie invasora y aves nativas, un problema importante son las grandes dimensiones que alcanzan las poblaciones de Chile central (Lobos & Measey 2002). El alto potencial reproductivo de *Xenopus* se traduce en que basta un año favorable para que una colonia se mantenga por varios años (Measey & Tinsley 1998).

Una adecuada protección de los predadores de *Xenopus*, debería ser un primer paso en las medidas de control de este animal exótico en Chile central.

MECANISMOS DE PROPAGACIÓN DEL SAPO AFRICANO EN CHILE

El sapo africano ha incrementado rápidamente su distribución, desde que fuera detectado en la década de los 80 en las proximidades de la ciudad de Santiago. Claramente, la especie invasora se ha visto favorecida por la alteración del hábitat natural, sacando provecho en el uso de ambientes perturbados o de claro origen antrópico. A continuación se mencionan los principales mecanismos de propagación del sapo africano en los medios acuáticos de Chile.

Dispersión acuática

El sapo africano de garras (*Xenopus laevis*), es ampliamente reconocido como una especie acuática en todos sus estadios de vida (ver Solís en este vo-

lumen). *Xenopus* ha ocupado con gran éxito los medios acuáticos perturbados por el hombre. Su resistencia a aguas contaminadas y aprovechamiento de los recursos tróficos presentes en estos medios, le permiten ocuparlos sin grandes problemas.

Los primeros reportes circunscriben la presencia del sapo africano a la Laguna Carén, próxima al Aeropuerto Internacional de Santiago. Las primeras alertas sobre la presencia de *Xenopus* en los medios acuáticos de Santiago fueron formuladas en la década de los ochenta (Glade 1983). Es probable que desde aquí se propagara al resto de la zona central. El corredor representado por las cuencas de los ríos Mapocho y Maipo deben haber favorecido su propagación hacia el oeste. La microcuenca de los esteros Carén y Lampa deben haber sido la vía de entrada al área norte de Santiago. Hacia la Cordillera de los Andes, el desplazamiento de *Xenopus* se ha visto restringido por limitantes físicas como la escorrentía y muy probablemente las bajas temperaturas del agua. Hacia el sur de Santiago, el desplazamiento del sapo africano ha sido favorecido por la existencia de una intrincada red de canales de regadío (ver figura 6).

La continua modificación del paisaje de Chile central, por la construcción de canales y tranques de riego para la agricultura, ha sido un factor altamente favorable para la diseminación de esta especie exótica.

Migración terrestre

La capacidad terrestre de *Xenopus laevis*, ha sido tema de análisis de diversos autores (Measey & Tinsley 1998, Lobos & Garín 2002), por las implicancias que ello tendría para el conocimiento ecológico de la especie y las medidas a considerar para el control del sapo africano fuera de su distribución natural.

Respecto a los mecanismos de distribución, McCoid & Fritts (1980a) comunican la rápida colonización de pozas aisladas por parte de *Xenopus* en California. En el Reino Unido estudios de marcaje y recaptura sugieren la posibilidad de desplazamientos terrestres (Measey & Tinsley 1998). Tinsley et al. (1996), han reportado la existencia de migraciones terrestres durante períodos de lluvias torrenciales. Lobos & Garín (2002) reportaron el hallazgo de un ejemplar juvenil de *Xenopus* migrando por vía terrestre, adicionando que la especie puede realizar desplazamientos nocturnos en condiciones de sequedad.

En diciembre de 2002, en un tranque de regadío de Chile central, se produjo un fenómeno de migración terrestre masiva de *Xenopus laevis*, evento que fue documentado por Lobos & Jaksic (en prensa). El evento de migración terrestre ocurrió en el tranque Rinconada de Maipú (33° 29'S – 70° 54' W) localizado en Chile central. Para abril de 2001 la superficie del espejo de agua cubría 79.000 m². Durante lluvias torrenciales ocurridas en el invierno del 2002, fue parcialmente drenado por el riesgo de desborde. En noviembre de 2002 el espejo de agua se redujo a unos 7.500 m². Para comienzos de diciembre de 2002 (período del presente reporte) el lecho del tranque albergaba varias pozas aisladas de entre 5 a 15 cm de profundidad. Aproximadamente a 150 m del tranque, circulaba un canal de regadío que drena hacia la cuenca del Río Mapocho y que no se conecta con el tranque.

Durante la mañana del 2 de diciembre (observaciones directas desde las 10:00 hrs), se observó una intensa actividad de desplazamiento de animales entre las pozas y en menor medida fuera de la línea litoral sur del tranque. Observaciones realizadas entre las 12:00 - 17:00 hrs en el perímetro del tranque, revelaron el desplazamiento de algunos animales a distancias variables desde la orilla sur, en dirección a un canal de regadío (ubicado a unos 150 m del tranque), que luego de un intrincado recorrido, desagua hacia la cuenca del río Mapocho. Muchos de estos animales que iniciaron la migración diurna, murieron en el trayecto o estaban en muy mal estado debido a deshidratación severa por la intensa radiación solar.

A las 22:00 hrs se desarrolló un proceso masivo de desplazamiento de animales desde la orilla litoral sur del tranque. Curiosamente no más de 10 animales se desplazaban en el sentido contrario, es decir por la orilla norte. El desplazamiento hacia el norte aparecía como simple debido a lo plano del terreno (fondo del tranque seco), sin embargo, en ese sentido no existen canales de regadío, salvo un tranque seco ubicado a unos dos kms del sector.

Durante la mañana del día siguiente (3 de diciembre) se visitó nuevamente el área. Una estimación cualitativa reveló que el número de animales presentes en las charcas era muy escaso. Algunos animales fueron encontrados muertos en la orilla del tranque, en las rutas de desplazamiento y en el borde del canal, sin embargo, se puede afirmar que estas pérdidas fueron mínimas.

La migración ocurrida en el tranque Rinconada de Maipú, pone de manifiesto que frente a situaciones de stress, las poblaciones de *Xenopus laevis* pueden ser forzadas a realizar desplazamientos terrestres. Sin embargo ello también podría ser factible en condiciones más pasivas (Lobos & Garín 2002).

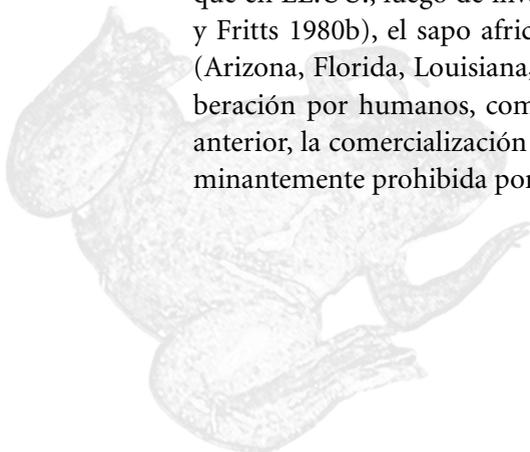
En los últimos 20 años, el auge de la fruticultura y viticultura en Chile central ha modificado fuertemente el paisaje natural. Eventos de desecación como el ocurrido en Rinconada de Maipú, son comunes en los valles agrícolas donde cada cierto tiempo los tranques son secados para faenas de mantención.

DISPERSIÓN INTENCIONAL

Hasta ahora, poblaciones silvestres del sapo africano (*X. laevis*) habían sido reportadas sólo para Chile central, entre los 33° 12' y 34° 05' S (Lobos 2002), considerándose poco probable el avance hacia el área norte, debido a que la aridez de la zona impone barreras geográficas importantes para un animal acuático. Sin embargo, la presencia de *X. laevis* ha sido confirmada para el tercio inferior de la cuenca del río Limarí (IV Región), alcanzando hasta los 60 m. de altura.

La presencia de *Xenopus* en el tercio inferior del río Limarí y su ausencia en las cuencas contiguas, hace suponer que se trata de una liberación intencional, facilitada por el cruce de la carretera panamericana. El creciente desarrollo de tranques para regadío y crianza de camarones, podría facilitar el desplazamiento del invasor (algo semejante a lo observado en Chile central). Otro factor de riesgo es la gran variabilidad en los caudales de los ríos de la zona, que en períodos de estiaje se secan y pueden favorecer la dispersión al disminuir la escorrentía como barrera física. El traslado de ejemplares, por parte de personas, podría exacerbar la velocidad del proceso de colonización en el área y cuencas adyacentes.

El hallazgo de esta población en la zona norte, es grave si se considera que en EE.UU., luego de invadir California (McCoid & Fritts 1980a, McCoid y Fritts 1980b), el sapo africano ha colonizado rápidamente nuevos estados (Arizona, Florida, Louisiana, Nevada y Utah) señalándose al transporte y liberación por humanos, como mecanismo principal de propagación. Por lo anterior, la comercialización del sapo africano como mascota debería ser terminantemente prohibida por la autoridad administrativa.



AGRADECIMIENTOS

En estos recientes siete años, muchas personas han contribuido a develar parte de los misterios de la presencia del sapo africano en Chile, a todos ellos expreso mi profunda gratitud. En este sentido, han participado:

En el trabajo de campo:

- Martín Escobar.
- Ana María Vukasovic.
- Andrés Charrier.
- Mauricio Pizarro.
- Patricio Zavala.
- Rubén Lobos.

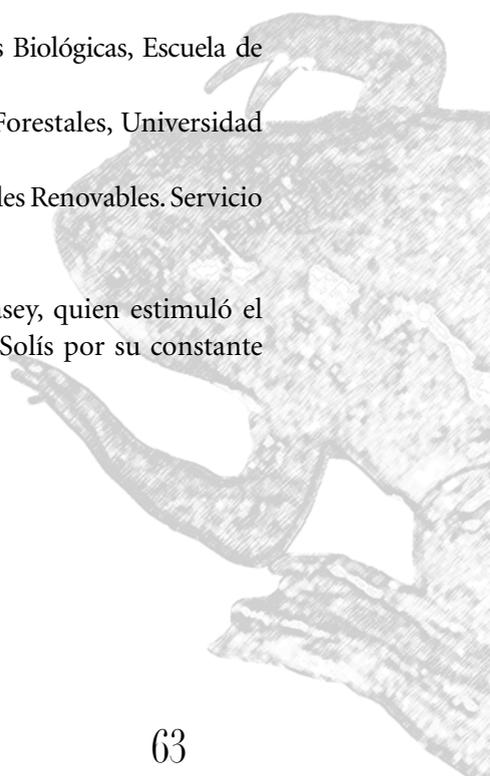
En la colaboración de publicaciones:

- Dr. Fabián Jaksic, Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Dr. Pedro Cattán, Universidad de Chile.
- Dra. Matilde López, Universidad de Chile.
- Carlos Garín, Universidad de Chile.
- Raúl Munita, Servicio Agrícola y Ganadero. Ovalle.

Instituciones:

- Center for advanced studies in ecology and biodiversity. Pontificia Universidad Católica de Chile
- Laboratorio de Ecología, Departamento de Ciencias Biológicas, Escuela de Medicina Veterinaria, Universidad de Chile
- Laboratorio de Hidronomía, Escuela de Ciencias Forestales, Universidad de Chile
- Departamento de Protección de los Recursos Naturales Renovables. Servicio Agrícola y Ganadero de Chile.

De manera especial, agradezco al Dr. John Measey, quien estimuló el estudio del sapo africano en Chile y al Dr. Rigoberto Solís por su constante apoyo.



REFERENCIAS

ARAYA B & G MILLIE (1988) Guía de campo de las Aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 405 pp.

CANNATELLA DC. & RO De SÁ (1993) *Xenopus laevis* as model organism. Systematic Biology. 42 (4): 476-507.

Del HOYO J, A ELLIOT & SARGOTAL (Eds) (1992) Handbook of the bird of the world. Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona. 696 pp.

GLADE AA (1983). Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres de Chile. Santiago: Corporación Nacional Forestal.

GURDON JB (1996) Introductory comments: *Xenopus* as a laboratory animal. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds). The Biology of *Xenopus*: 3-6. Clarendon Press, Oxford, UK.

HERMOSILLA I (1994) Un sapo Africano que se queda en Chile. Comunicaciones del Museo de Historia Natural de Concepción (Chile). 8:75-78.

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

LOBOS G, P CATTAN & M LÓPEZ (1999) Antecedentes de la ecología trófica del sapo Africano *Xenopus laevis* en la zona central de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 48:7-18.

LOBOS G & C GARÍN (2002) Behavior, *Xenopus laevis*. Herpetological Review. 33 (2): 132.

LOBOS G & GJ MEASEY (2002) Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. Herpetological Journal. 12:163 – 168.

LOBOS G & FM JAKSIC (en prensa) The ongoing invasions of African clawed frogs (*Xenopus laevis*) in Chile: causes of concern. Biodiversity and Conservation.

McCOID MJ & TH FRITTS (1980a) Observations of feral populations of *Xenopus laevis* (Pipidae) in Southern California. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences. 79:82-86.

McCOID MJ & TH FRITTS (1980b) Notes on the diet of a feral population of *Xenopus laevis* (Pipidae) in California. Southwestern Naturalist. 25: 272-275.

MEASEY GJ & A CHANNING (2003) Phylogeography of the genus *Xenopus* in southern Africa. Amphibia-Reptilia 24:321-330.

MEASEY GJ & RC TINSLEY (1998) Feral *Xenopus laevis* in South Wales. Herpetological Journal. 8:23-27.

ROTTMAN J (1995) Guía de identificación de aves de ambientes acuáticos. UNORCH, 80 pp.

TINSLEY RC, C LOUMONT & HR KOBEL (1996) Geographical distribution and ecology. En: Tinsley RC & HR Kobel (eds). The Biology of *Xenopus*: 35-39. Clarendon Press, Oxford, UK.

VELOSO A & J NAVARRO (1988) Systematic list and geographic distribution of amphibians and reptiles from Chile. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. 6: 481-540.





CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DE LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES: EL CASO DE *Xenopus laevis* EN CHILE

Pedro E. Cattán

Las invasiones de especies exóticas han sido consideradas de la mayor importancia ecológica, dado el supuesto que contribuyen a la extinción de especies locales y son por tanto, fuente de pérdida de biodiversidad. En este contexto adquiere especial relevancia el incremento de las zonas perturbadas por diferentes acciones antrópicas, principalmente agrícolas, forestales y ganaderas, las que serían particularmente vulnerables a la invasión de especies exóticas (Crooks & Soulé 1999). Estas invasiones exitosas han sido facilitadas principalmente por los procesos propios de la globalización: el comercio internacional, los viajes intercontinentales y las migraciones de grupos poblacionales, con fines de asentamiento definitivo. Sin embargo, estas generalidades no pueden ser aplicadas a todas las especies invasoras y más bien debe hacerse hincapié en los distintos fenómenos propios de cada especie que explican su éxito invasor. Al respecto hay que separar al menos los siguientes elementos del problema: 1) el patrón de introducción, 2) factores que afectan la invasividad, 3) tasas de dispersión y 4) dinámica poblacional del invasor. Por otra parte, deben revisarse aspectos que pueden ser difíciles de establecer, pero que entregan información de la mayor importancia, tales como la definición de características que sean comunes a los especies invasoras o características que sean propias de ecosistemas invadidos. Un elemento común que puede considerarse en las especies invasoras, al menos en vegetales, es su historia de previas invasiones. Dicho de otra manera, una especie que ha logrado éxito en alguna invasión tendrá potencialmente una mayor probabilidad de lograr un nuevo éxito, comparada con otra especie sin historia previa sobre el particular (Reichard & Hamilton 1977). Este hecho también ha sido documentado para agentes de control biológico, donde la historia de introducciones previas y el número de individuos introducidos cada vez son buenos predictores del éxito para establecerse en el lugar (Green 1997). En cuanto al tipo de ecosistema, D'Antonio et al. (2001) han sugerido que existiendo una alta tasa de propágu-

los y adecuadas condiciones ambientales, prácticamente cualquier ecosistema puede ser adecuado para el establecimiento de una especie exótica.

¿Cuáles daños y qué nivel de perturbación se puede esperar de una invasión? Nuevamente hay que insistir en el hecho que cada especie es un elemento perturbador único y diferente y por tanto, no son generalizables las experiencias en distintos lugares, considerando más aún, las diferencias ecológicas entre regiones del planeta. En cualquier caso, los efectos previsibles pueden ser de dos tipos: genéticos al facilitarse la hibridización o declinación de poblaciones naturales por medio de competencia, predación o parasitismo (D'Antonio et al. 2001).

¿Representa un peligro ecológico el asentamiento de *Xenopus laevis* en Chile? De acuerdo con los antecedentes recopilados por Lobos (véase Lobos en este volumen), el sapo africano de garras se distribuye en la Región Metropolitana, en la V y en la VI regiones del país. Habría sido encontrado en condiciones silvestres en 1973. Su carácter de amenaza fue inicialmente planteada en el Libro Rojo de los Vertebrados terrestres de Chile (Glade 1983) y posteriormente Hermsilla (1994) establecía que por sus características, este anuro podría alterar los medios chilenos en una forma similar a lo que habría pasado en California. Sin embargo, los antecedentes de lo ocurrido en California no demuestran en realidad un desastre ecológico, sino una expansión sostenida del anuro (véase Measey en este volumen). Por otra parte, Mc Coid & Fritts (1980) planteaban en California que este sapo es un depredador lento e incapaz de engullir presas vertebradas. En el análisis de la desaparición de algunos peces en sectores invadidos por este anuro en California, no se consideró factores ambientales que influyeron en la declinación de los peces (Mc Coid & Fritts, op cit). Puesto en estos términos, el sapo de garras presenta características de un excelente invasor, porque ha resistido con éxito diferentes presiones en todos los lugares donde ha sido introducido, pero no necesariamente de un gran perturbador de otra fauna, a no ser que sea capaz de alcanzar grandes densidades. Al parecer, existe una relación positiva entre impacto y densidad poblacional (véase Measey en este volumen), lo que implicaría un impacto negativo sobre el resto de los anuros en Chile. Datos de Lobos (véase Lobos en este volumen) reportan poblaciones de 20.000 animales para un solo tranque en la Región Metropolitana.

Xenopus laevis es un anuro que presenta características biológicas muy importantes para asegurar la sobrevivencia en casi cualquier medio: sobrevive sin agua, migra en forma terrestre, come bajo el agua, es generalista en invertebrados, carroñero y también practica canibalismo con sus larvas, resiste bien

sin alimento por largos períodos, presenta una vida que puede llegar a 20 años, un desarrollo en 8 meses, larga estación reproductiva y soporta un amplio rango de temperaturas. Los antecedentes sobre su nicho trófico eran escasos hasta 1998, pero a partir de allí se puede establecer que su dieta esta compuesta preferentemente de invertebrados acuáticos considerándosele como un predador generalista de zoobentos y zooplancton (Measey 1998; Lobos 1998; Lobos et al. 1999). De acuerdo con estos antecedentes, el sapo de garras no se presenta como un depredador para otros anuros y su acción como tal, sólo podría afectar poblacionalmente a especies de invertebrados cuya densidad pudiera disminuir por alguna causa ambiental.

Es posible que el sapo de garras afecte de otra manera a los ecosistemas?. Se han planteado diferentes efectos que una especie exótica debería producir en un ecosistema para impactarlo negativamente, entre otras, introducir un nuevo nivel trófico o alterar la tasa de suplemento de recursos al sistema. De acuerdo con los antecedentes reunidos en la presente oportunidad, el sapo de garras no ha introducido un nuevo nivel trófico, aún cuando sin dudas, su introducción ha aumentado en uno más, los nichos ecológicos que dependen de invertebrados bentónicos y planctónicos. Por otra parte, no existen datos que la tasa de incorporación de recursos tróficos a los sistemas lénticos donde prolifera, haya disminuido. Probablemente, el principal elemento de importancia es el hecho de su dispersión eficiente. En particular, si las condiciones son similares a ambientes con climas mediterráneos, es casi seguro que *X. laevis* incorporará su nicho en los sistemas invadidos (ver Tinsley & Mc Coid 1996, para una revisión). Otro elemento de interés es que en Chile, al igual que en otras latitudes, el sapo de garras se ha asociado preferentemente a cuerpos de agua artificiales (tranques, plantas de tratamiento de agua, embalses; véase Lobos en este volumen), por lo cual su impacto sobre ecosistemas naturales, permanece incierto. Hay dos antecedentes que deben ser revisados en relación con la capacidad invasora del sapo de garras africano. El primero de ellos ha sido planteado por Adams et al. (2003) quienes comprobaron en Oregon que la invasión de rana toro (*Rana catesbeiana*) proveniente del este de EE.UU. es facilitada por la presencia de peces introducidos también desde el este, quienes favorecen la sobrevivencia de las larvas de la rana toro al preñar sobre ninfas de macroinvertebrados (familia Aeshnidae, Odonata y familia Dytiscidae, Coleoptera) las cuales preñan a su vez sobre las larvas de la rana toro. De esta manera, la interacción positiva entre dos especies no-nativas ha facilitado el mayor éxito de una de ellas. No existen datos en Chile sobre depredadores eficientes sobre los estados larvales del sapo de garras, pero si sabemos de la introducción de peces exóticos, por ejemplo, con fines de controlar larvas de mosquitos. El otro elemento que debe ser considerado es la hipótesis de la

liberación de los parásitos (Keane & Crawley 2002), donde se plantea que un invasor que se libera de sus parásitos nativos y encuentra pocos parásitos que lo colonicen en el nuevo hábitat, tendrá un incremento poblacional y se transformará en una plaga. La idea central de esta hipótesis se basa en el hecho que la especie invasora no encuentra en el nuevo hábitat las larvas de sus parásitos nativos y aquellos parásitos que han viajado con ella, tampoco encuentran ni el ambiente adecuado ni las especies que pudieran actuar como hospederos intermediarios. Como resultado la especie invasora se ve liberada de su carga parasitaria y gana vigor como consecuencia (Clay 2003; Torchin et al. 2003). En el caso del sapo de garras, los antecedentes preliminares de que se dispone (Lobos & Cattán, datos no publicados) permiten confirmar la hipótesis: de 13 parásitos descritos en el tracto gastrointestinal de *X. laevis* en Sudáfrica (Tinsley 1996), en Chile sólo se ha encontrado un protozoo. Los antecedentes en Chile demuestran que el sapo africano de garras seguirá expandiéndose y que los resultados de esta expansión siguen siendo inciertos. Por ello las investigaciones sobre este anuro debieran aumentar.



REFERENCIAS

ADAMS MJ, CA PEARL & RB BURY (2003) Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecology Letters*. 6: 343 – 351

CLAY R (2003) Parasites lost. *Nature*. 421: 585 – 586

CROOKS JA & ME SOULÉ (1999) Lag times in populations explosion of invasive species: causes and implications. En: Sandlund OT, PJ Schei & A Viken (eds) *Invasive species and biodiversity management*: 103 – 125. Kluwer Academy Publishers., New York, E.E.U.U.

D'ANTONIO C, LA MEYERSON & J DENSLOW (2001) Exotic species and conservation. En: Soulé ME & GH Orinas (eds) *Conservation Biology: research priorities for the next decade*: 59-79. Society for Conservation Biology, Island Press, Washington, E.E.U.U.

GLADE AA (1983) Libro Rojo de los Vertebrados de Chile. Corporacion Nacional Forestal Santiago. 60 pp

GREEN RE (1977) The influence of numbers released on the outcome of attempts to introduce exotic bird species to New Zealand. *Journal of Animal Ecology* 66: 25 – 35

HERMOSILLA I (1994) Un sapo africano que se queda en Chile. *Comunicación del Museo Regional de Concepción (Chile)*. 8: 75-78

KEANE RM & MJ CRAWLEY (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164 – 170

LOBOS G (1998) Antecedentes ecologicos del sapo africano *Xenopus laevis* (Pipidae) en la zona central de Chile. *Memoria Medico Veterinario*. U de Chile. Santiago 49 pp

LOBOS G, P CATTAN & M LOPEZ (1999) Antecedentes de la ecología trófica del sapo africano *Xenopus laevis* en la zona central de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago). 48: 7 – 18

McCOID MJ & TH FRITTS (1980) Notes on the diet of a feral population of *Xenopus laevis* (Pipidae) in California. SouthWest Naturalist 34: 499 – 505

MEASEY GJ (1998) Diet of a feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, U.K. Journal of Zoology 246: 287 - 298

REICHARD SH & CW HAMILTON (1997) Predicting invasions of woody plants introduced into North America. Conservation Biology 11: 193 – 203

TINSLEY RC (1996) Parasites of *Xenopus*. En: Tinsley RC and HR Kobel (eds) The Biology of *Xenopus*, pp 233-261. Clarendon Press, Oxford, UK.

TINSLEY RC & MJ McCOID (1996) Feral populations of *Xenopus* outside Africa. En: Tinsley RC and HR Kobel (eds) The Biology of *Xenopus*, pp 81-94. Clarendon Press, Oxford, UK.

TORCHIN ME, KD LAFFERTY, AP DOBSON, VJ McKENZIE & AM KURIS (2003) Introduced species and their missing parasites. Nature. 421: 628 – 629



REGULACIONES LEGALES RELATIVAS AL INGRESO Y CONTROL DE SAPO AFRICANO (*Xenopus laevis*) A CHILE

Agustín Iriarte Walton

RESUMEN

Chile posee un alto nivel de éxito al ingreso de especies exóticas invasoras, similar a lo que sucede en territorios isleños como Nueva Zelanda, Australia o Hawái. Esta facilidad esta dada principalmente por el relativo aislamiento geográfico que presenta Chile y la baja diversidad biológica que poseen la mayoría de sus ecosistemas. La mayoría de estas especies han sido introducidas al país deliberadamente, para fines cinegéticos (actividades de caza), como fuente de carne, para la investigación científica o como mascotas. Un ejemplo de ello es la introducción voluntaria del Sapo africano (*Xenopus laevis*). Su ingreso se habría debido a la liberación voluntaria de ejemplares utilizados por investigadores en biomedicina de la Universidad de Chile, a comienzos de la década de 1970. Si bien, en el pasado, no existían controles efectivos para regular o prohibir el ingreso de especies exóticas a nuestros biomas, actualmente la legislación vigente posee todos los elementos necesarios para prohibir, de modo casi absoluto, su asilvestramiento. Incluso en la actual normativa chilena se prohíbe la introducción al territorio nacional de ejemplares de determinadas especies sin un permiso escrito del Servicio Agrícola y Ganadero. Por lo tanto, los particulares o instituciones que deseen importar ejemplares deben remitir una solicitud 60 días previos a su internación al país, expresando los motivos de su importación y las medidas de seguridad implementadas para impedir su liberación al medio natural. Desde 1998, fecha de aparición de dicha restricción, para *Xenopus laevis*, hasta el momento se han emitido 5 resoluciones para su introducción al país con fines de investigación científica y 3 autorizaciones para su captura y comercialización.

INTRODUCCIÓN

Por muchos años, los primeros habitantes europeos que llegaron a Chile ingresaron, voluntaria o involuntariamente, especies de fauna silvestre a ecosistemas naturales (Jaksic 1999; Iriarte 2000). En efecto, a partir de la llegada de los primeros colonizadores españoles en el siglo XV los ecosistemas naturales de Chile han recibido la “visita” inoportuna de un número importante de especies de fauna silvestre o doméstica, que posteriormente se han asilvestrado, impactando fuertemente a las especies de fauna y flora autóctona (Miller 1980; Grigera & Rappoport 1983; Jaksic 1999; Iriarte 2000). Sólo por citar algunos ejemplos, diversas especies de ungulados han afectado muy significativamente al bosque templado lluvioso del sur de Argentina y Chile, compuesto principalmente por especies del género *Nothofagus*, o el caso de lagomorfos y roedores que compiten con especies nativas y afectan gravemente los bancos de semillas naturales y la regeneración de especies arbustivas y arbóreas.

En este artículo se analizan las falencias legales y reglamentarias que permitieron el ingreso de especies exóticas invasoras como el sapo africano a Chile, y como a partir de normativas desarrolladas desde el año 1993 ha sido posible detener dicho peligroso mecanismo “migratorio”.

EL PROBLEMA

La escasa presencia de predadores específicos y la casi nula existencia de especies que puedan competir eficientemente con las especies introducidas, permiten que éstas desarrollen fuertes procesos de crecimiento poblacional y de dispersión a diversos hábitats, produciendo un fuerte impacto sobre las especies de flora y fauna nativa (Diamond & Case 1986). De acuerdo a diversos autores (De Vos et al. 1956; Miller & Rottmann 1976; Jaksic 1997; Jaksic 1999, Iriarte 2000) Chile presenta uno de los más altos porcentajes de introducción exitosa de especies de fauna silvestre en sus ecosistemas silvestres o intervenidos. Muchas de estas especies han causado un importante nivel de perturbación sobre la flora y fauna autóctona. Entre las especies de fauna que más comúnmente han sido introducidas se cuenta a diversas especies de aves, liebre y conejo europeo, roedores y ciervos. En la siguiente tabla se observa el número de especies de fauna silvestre introducida a ecosistemas naturales o intervenidos de Chile (Tabla 1).

Tabla 1:

Especies de fauna silvestre exitosamente introducida a ecosistemas de Chile (De Vos et al. 1956; Miller & Rottmann 1976; Jaksic 1999; Iriarte 2000; Jaksic et al. 2002).

Taxón	Numero Total de Especies	Nº Especies Introducidas	% del Total de Especies
Peces	1200	19 (279)	1,58 %
Anfibios	48	1	2,08 %
Reptiles	107	4	3,74 %
Aves	462	8	1,73 %
Mamíferos	151	21	13,91 %
Total	1.968	53 (279)	2,69 % (17%)

* El número en paréntesis corresponde al total de especies de peces ornamentales liberados a cuerpos de aguas, la mayoría de los cuales no se han reproducido por restricciones ambientales.

Por otra parte, el 64% de las especies exóticas fue introducida en forma voluntaria, 22% ingresó como un proceso de dispersión desde territorio argentino, y un 14% ingresó por ambos medios, de modo combinado: expansión e introducción directa. Debido a la relativa aislación geográfica que Chile presenta, no es común que especies exóticas invadan sus ecosistemas libremente. La cordillera de los Andes y el desierto de Atacama representan barreras eficientes contra la dispersión de potenciales especies invasoras (Caviedes & Iriarte 1986). En las últimas tres décadas, un número significativo de especies introducidas en territorio argentino, y que han experimentado fuertes procesos de expansión de sus poblaciones, han cruzado libremente hacia Chile a través de pasos limítrofes, constituyendo un porcentaje importante de las especies que causa daño al bosque nativo (Jaksic 1999; Iriarte 2000). Finalmente, como se observa en la Tabla 1, sólo una especie de anfibio se ha asilvestrado exitosamente a Chile (sapo africano). En el pasado reciente, pudo haberse registrado el intento de introducción de especímenes de rana toro (*Rana catesbeiana*) con la finalidad de instalar un criadero, pero al parecer, el intento habría fracasado (L. Verdejo, com. pers.).

Los principales métodos de ingreso de especies exóticas a Chile han sido la liberación accidental desde instalaciones de cautiverio (41%), liberaciones voluntarias para fines de crianza en el medio (19%), comercio de mascotas (15%), cacería deportiva (11%), dispersión desde Argentina (8%), o liberaciones a partir de animales utilizados en investigación científica (7%) (Iriarte 2000).

INSTRUMENTOS LEGALES Y NORMATIVOS

La primera vez que en la normativa chilena se hace mención a las especies exóticas invasoras es en el Decreto Supremo N°133 de Agricultura del 9 de marzo de 1993 (Reglamento de la Ley N°4.601). En dicho cuerpo legal en su artículo N°1 se define por primera vez lo que correspondía a un “*Animal Dañino*” como “*Es aquel que por sus características o hábitos naturales o adquiridos, ocasiona perjuicios a alguna actividad económica, a la fauna o a la flora silvestre.*” En el Título II, Artículo 8° se incorpora al sapo africano (*Xenopus laevis*) en un listado de especies exóticas con el siguiente texto: “*Se considerarán perjudiciales o dañinos los siguientes animales vertebrados, los cuales se podrán cazar o capturar en cualquier época del año, sin limitación de número de piezas.*”

Por otra parte, en el Título VII, Artículo 27 se expresa lo siguiente: “*La introducción al territorio nacional de ejemplares de especies exóticas con fines de aclimatación, requerirá de un estudio de impacto en la fauna nacional que deberá presentar previamente el interesado. Si a juicio del Servicio Agrícola y Ganadero la introducción de tales ejemplares puede alterar significativamente los ecosistemas naturales, éstos se considerarán como potenciales plagas*”

Estos textos normativos son los primeros que regulan, de modo global, el tema de la introducción de especies exóticas invasoras de fauna silvestre a territorio nacional. Con anterioridad sólo se habían creado textos normativos para prohibir el asilvestramiento de especies únicas como el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) en Aysén.

A modo de ejemplo, mediante la Resolución Exenta N°863 del 10 de abril de 1999, se determinó que especies como *Myiopsitta monachus* (cotorra argentina), *Agelaius sp.* (triles o barrilleros), *Xenopus laevis* (sapo africano), entre otros, constituyen especies exóticas que pueden perturbar el equilibrio ecológico y la conservación del patrimonio ambiental, con lo cual para ingresarlas al país, independiente del objetivo de la importación, se requiere cumplir lo establecido en los Artículos 70 y 71 del Reglamento (D.S. N°5 de Agricultura) de la Ley N°19.473:

ARTICULO 70.

De conformidad con lo dispuesto en el Artículo 25 de la ley, la internación al territorio nacional de ejemplares vivos de especies exóticas de fauna silvestre, semen, embriones, huevos para incubar y larvas que puedan perturbar el equilibrio ecológico y la conservación del patrimonio ambiental, requerirá de la autorización previa del Servicio.

ARTICULO 71.

Para obtener la autorización señalada en el artículo 70, el interesado deberá presentar, con 60 días de antelación a la fecha de internación, una solicitud acompañada de a lo menos los siguientes antecedentes:

- a) Identificación completa del solicitante, incluyendo nombre, cédula de identidad o RUT, dirección, teléfono y fax.*
- b) Propósito para el cual se desea hacer la internación de los ejemplares al país.*
- c) Lugar geográfico donde serán mantenidos en cautiverio.*
- d) Descripción detallada de las instalaciones en que serán mantenidos los ejemplares, indicando dimensiones, materiales de construcción y normas de seguridad establecidas para evitar su escape.*
- e) Antecedentes de la especie a internar, tales como: nombre común y científico, subespecie si la existiera, origen y cantidad de animales que motivan la solicitud, descripción detallada de su biología y ecología, con especial énfasis en su tasa reproductiva, dieta, relaciones interespecíficas, métodos conocidos de control y captura, y toda aquella información que a juicio del Servicio, en casos especiales fuera necesario indicar.*
- f) Métodos de transporte y mantención de los ejemplares.*

Por otro lado, la liberación de especies al medio silvestre, sean nativas o exóticas, en sitios o áreas donde no tengan presencia natural, se encuentra regulado por la actual normativa de caza. En virtud de lo anterior, si un particular o institución deseara introducir ejemplares de especies al medio natural, debe cumplir con lo establecido en el Artículo 72 del D.S. N°5 de Agricultura:

ARTICULO 72.

La introducción en el medio natural o liberación de ejemplares, huevos o larvas pertenecientes a la fauna silvestre exótica, que pueda perturbar el equilibrio ecológico y la conservación del patrimonio ambiental, sólo podrá ser realizada con una autorización del Servicio. Asimismo, la liberación de ejemplares, huevos y larvas pertenecientes a la fauna silvestre nativa en regiones, áreas o zonas del territorio nacional donde no tengan presencia y puedan perturbar el equilibrio ecológico y la conservación del patrimonio ambiental, sólo podrá efectuarse con la autorización previa del Servicio.

Para obtener dichas autorizaciones, el interesado deberá presentar, con 60 días de antelación, una solicitud acompañada de, a lo menos, los siguientes antecedentes:

- a) Identificación completa del solicitante, incluyendo nombre, cédula de identidad o RUT, dirección, teléfono y fax.*

- b) *Propósito para el cual se desea hacer la liberación o aclimatación.*
- c) *Lugar geográfico donde se desea realizar la liberación o aclimatación, indicando la región, provincia, comuna y localidad o predio.*
- d) *Descripción del ecosistema donde se realizará la introducción, liberación o aclimatación.*
- e) *Antecedentes de la especie a introducir o liberar, tales como: nombre común y científico, subespecie si la existiera, origen y cantidad de animales que motivan la solicitud, descripción de su biología y ecología, con especial énfasis en su tasa reproductiva, dieta, relaciones interespecíficas, métodos conocidos de control y captura, y toda aquella información que a juicio del Servicio, en casos especiales fuera necesario indicar.*
- f) *Antecedentes sobre la introducción y liberación de la especie en otros países o regiones del país según sea el caso. Esta información deberá incluir materias como cantidad de ejemplares introducidos, tasa de crecimiento poblacional, área y velocidad de dispersión, alteraciones producidas en el ecosistema, métodos de manejo o control efectuados, entre otras. Copia de las principales fuentes de esta información bibliográfica, deberán acompañar a la solicitud.*
- g) *Método de transporte, mantención y liberación de los ejemplares.*
- h) *Cronograma de ejecución, indicando todas sus etapas, los plazos que involucrarán, los periodos o fecha en que realizarían las liberaciones.*
- i) *Identificación y curriculum, que acredite a las personas que desarrollaron el estudio técnico-científico.*

Debido a la dictación de esta normativa, los interesados en introducir o importar al territorio nacional ejemplares de *X. laevis*, deben previamente remitir una solicitud al Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) con todos los antecedentes requeridos en los Artículos 70 y 71. Es así como en los últimos años se han otorgado cinco (5) resoluciones para la importación de ejemplares al territorio nacional. Debido a que en tres de los casos las importaciones han ido dirigidas al Centro de Estudios Científicos de Valdivia, X Región, zona donde no existen ejemplares de esta especie liberados, se han requerido normas especiales de resguardo a potenciales liberaciones al medio silvestre. En relación, a las resoluciones de captura para investigación científica o para su comercialización, se han realizado tres (3) autorizaciones por parte del SAG. En la siguiente tabla se detallan dichas autorizaciones:

SOLICITANTE	NÚMERO RESOLUCIÓN	FECHA	Nº	SEXO	RAZÓN	REGIÓN
Ramón Latorre D.		28/11/2003	40	Hembras	Introducción para investigación	X
Centro de Estudios Científicos	2.079	1/08/2003	30	Hembras	Introducción para investigación	X
Guillermo Pino	851	28/03/2003	Ilimitado	Ambos	Captura para exportación	RM
María Eugenia Osorio	692	10/03/2003	Ilimitado	Ambos	Captura para comercio	V y RM
Juan Larraín Correa	560	19/02/2003	50	Hembras	Introducción para investigación	RM
Ramón Latorre D.	2.137	25/07/2002	40	Hembras	Introducción para investigación	X
Gabriel Lobos V.	1.117	16/05/2001	ilimitado	Ambos	Captura para Investigación	RM y V
Ramón Latorre D.	2.669	19/10/2000	40	Hembras	Introducción para investigación	X

MÉTODOS DE CONTROL

En primer lugar, una de las herramientas más importantes para impedir el asilvestramiento de nuevas especies de fauna silvestre es la dictación de cuerpos legales y normativos que permitan restringir su ingreso al país. Entre los instrumentos legales que poseemos están la Ley de Protección Agrícola, Ley de Sanidad Animal, Ley de Caza N°19.473, y sus reglamentos. Muchas de estas normativas poseen regulaciones específicas para regular o prohibir el ingreso al país de determinadas especies exóticas, por razones sanitarias o ecológicas.

Adicionalmente, existe una serie de normativas de carácter internacional que permiten, de algún modo, restringir el ingreso al territorio nacional, como son las convenciones CITES, RAMSAR, de Especies Migratorias y de la Diversidad Biológica. El personal del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) decomisa entre 2.000 y 3.000 especímenes o productos de fauna silvestre exótica cada año a partir de su actividad fiscalizadora, en las más de 90 barreras internacionales, a lo largo de todas sus fronteras con Argentina, Bolivia y Perú. Las especies más comúnmente decomisadas son primates (monos ardilla, monos marmoset, monos capuchinos, monos aulladores, monos araña, monos barrigudos, etc.), loros y papagayos (guacamayos Amazona, Jacintos, y Azul-amarillos, etc., loros de los géneros *Amazona*, *Aratinga*, *Bolborhynchus*, *Forpus*, *Myiopsitta*, *Nandayus*, etc.), tortugas de tierra, aves passeriformes, flamencos, serpientes y boas, etc.

Las principales instituciones del Estado Chileno con atribuciones en materia de conservación de las especies de flora y fauna silvestres como la Corporación Nacional Forestal (CONAF), el Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA) y el Servicio Agrícola y Ganadero (SAG), han establecido mecanismos que permiten establecer medidas más eficientes para impedir el ingreso de especies foráneas, y definir prioridades para su control, si estas ya hubieran ingresado al país. Los mayores esfuerzos se están realizando en el caso que determinada especie exótica pueda poner en riesgo la actividad silvoagropecuaria nacional, o afectar fuertemente su capacidad exportadora.

En especial, la Ley de Caza N°19.473 (1996), posee la capacidad de regular la introducción al territorio nacional y su posible liberación de cualquier espécimen de fauna silvestre que no sea nativo del país, estableciendo fuertes multas y penalidades a las personas que no cumplan con dicha reglamentación. Asimismo, si una persona libera un espécimen perteneciente a una especie nativa, en una zona donde no sea natural, también puede recibir una fuerte multa (hasta \$ 6.000.000) y aún penas de cárcel (hasta 3 años).

Finalmente, el Ministerio de Agricultura, a través del SAG, ha estado desarrollando una serie de actividades para restringir el ingreso de especies que pudieran afectar negativamente a sus especies de flora y fauna silvestre. Los principales objetivos de este programa (en distinta fase de desarrollo) son:

- Prohibir la introducción de potenciales especies invasoras de fauna silvestre, aún si ellas ingresan como especies de cautiverio.
- Restringir el escape de individuos en cautiverio.
- Monitorear la dinámica de las especies invasoras ya liberadas en el medio silvestre.
- Prevenir la dispersión de poblaciones asilvestradas hacia zonas donde no están presentes.
- Reducir el impacto sobre las especies nativas y sus hábitats.
- Promover en la ciudadanía el potencial nivel de impacto de este tipo de especies.
- Estudiar la potencial utilización económica de las especies exóticas.
- Establecer acuerdos de cooperación con los países vecinos (Argentina, Bolivia, Perú).

CONCLUSIÓN Y DISCUSIÓN

Las especies exóticas invasoras constituyen uno de los más graves impactos a la conservación de las especies de flora y fauna nativa de Chile. La mayoría de estas especies han sido asilvestradas de modo deliberado, para fines cinegéticos (para actividades de caza deportiva), como fuente de carne, o como mascotas. Un número importante de estas especies fueron liberadas inicialmente en territorio argentino y posteriormente migraron a Chile, o fueron transportadas por personas interesadas en introducirlas a nuestros ecosistemas naturales.

Si bien, en el pasado no existían controles efectivos de tipo legal para regular o prohibir el ingreso de especies exóticas a nuestros biomas, actualmente la legislación vigente posee todos los instrumentos necesarios para limitar eficientemente su potencial asilvestramiento.

En Chile, la legislación actual sobre fauna silvestre (Ley N°19.473 de 1996 y su Reglamento, el D.S. N°5 de 1998 de Agricultura) establece que las especies exóticas catalogadas como dañinas, puede ser cazadas o capturadas en cualquier época del año y bajo cualquier método. Mediante las regulaciones que establecen estas normativas, más lo establecido en la Resolución Exenta N°863 del 10 de abril de 1999, se define que el sapo africano constituye una especie exótica que puede perturbar el equilibrio ecológico y la conservación del patrimonio ambiental, con lo cual su importación requiere cumplir con los requisitos establecidos en los Artículos 70 y 71 del Reglamento (D.S. N°5 de Agricultura) de la Ley N°19.473.

Finalmente, gracias a la labor que realizan los funcionarios del SAG a lo largo de todo el país, ha sido posible confeccionar un catastro de todas las zonas o cuencas donde se ha detectado la presencia de sapo africano en Chile. Es debido a esta labor que se han realizado las primeras acciones tendientes a estudiar medidas de control poblacional de los ejemplares ubicados en zonas como el río Limarí en la IV Región (límite norte de su área de distribución actual) y eventualmente en las cuencas de las regiones VII y VIII, en donde su presencia aún no ha sido confirmada.

AGRADECIMIENTOS

Desearía agradecer a Charif Tala G., Rigoberto Solís y Gabriel Lobos V. por el apoyo recibido en la obtención de información en distintas versiones de este artículo. Parte importante de este trabajo fue realizado durante mis labores en el Departamento de Protección de Recursos Naturales del Servicio Agrícola y Ganadero.



REFERENCIAS

CAVIEDES CN & JA IRIARTE (1986) Dispersion and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene in view of Palaeographic evidence. *Journal of Biogeography* (London), 16:181-187.

DE VOS A, RH MANVILLE & RG VAN GELDER (1956) Introduced mammals and their influence on native biota. *Zoologica* (Contributions of the New York Zoological Society) 41: 163-194.

DIAMOND JM & TJ CASE (1986) Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. En: Diamond J.M. & T.J. Case (eds) *Community Ecology*: Harper and Row, New York, EE.UU.

GRIGERA DE & EH RAPPOPORT (1983) Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy* 64: 163-166.

IRIARTE A (2000) Chilean Program of Invasive Wild Flora and Fauna Species Control. *Global Invasive Species Program Workshop*, Baltimore, EE.UU.

JAKSIC FM (1997) *Ecología de los Vertebrados de Chile*. Facultad de Ciencias Biológicas, Ediciones Universidad Católica de Chile. 262 pp.

JAKSIC FM (1999) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1427-1445.

JAKSIC FM, JA IRIARTE, JE JIMENEZ & DR MARTÍNEZ (2002) Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals between chilean and argentine patagonia. *Biological Invasions* 4(1-2): 157-173.

MILLER SD (1980) Human influences on the distribution and abundance of wild Chilean mammals: Prehistoric-present. Ph.D. Thesis, Universty of Washington, Seattle.

MILLER SD & J ROTTMANN (1976) Guía para el reconocimiento de mamíferos chilenos. En Expedición a Chile. Editorial Gabriela Mistral, Santiago de Chile. 200 pp.

MINISTERIO DE AGRICULTURA (1996) Ley N°19.473, sobre Caza. Publicada en el Diario Oficial de Chile.

MINISTERIO DE AGRICULTURA (1998) Decreto Supremo N°5 de Agricultura. Publicado en el Diario Oficial de Chile.



PERSPECTIVAS DE LA PRESENCIA DE *Xenopus laevis* EN CHILE

¹Gabriel Lobos & ²Rigoberto Solís

A diario se incorporan especies exóticas en diversos ecosistemas de la tierra. Sin embargo, pocas logran establecerse en los nuevos ambientes. El éxito invasor de un animal, va a depender de su capacidad de aclimatación al nuevo ambiente, de la capacidad de generar un nuevo nicho trófico, de su potencial biótico para generar una población mínima viable, de aspectos climáticos y otros factores. En el caso específico del sapo africano, las evidencias permiten hipotetizar que este anuro se establecerá como parte de la batracofauna nacional. Entre otros aspectos que dan fundamento a esta hipótesis, se pueden mencionar los siguientes:

- Al parecer, la especie históricamente exportada ha sido *Xenopus laevis laevis*, de la región mediterránea de Cape en Sudáfrica, cuyas características ecofisiológicas explicarían el gran éxito alcanzado en las invasiones de las regiones mediterráneas de California en Estados Unidos y de Chile central, que presentan condiciones ambientales adecuadas para su reproducción y desarrollo.
- Las altas densidades alcanzadas por el sapo africano en Chile central (Lobos & Measey 2002), contrastan con las disminuidas poblaciones de anuros autóctonos. Si se considera que los primeros reportes sobre la presencia de *X. laevis* se circunscriben entre 1973 (Jaksic 1998) y los años ochenta (Veloso & Navarro 1988), se puede concluir que la capacidad de dispersión ha sido alta, hasta cubrir continuamente las regiones Quinta, Metropolitana y Sexta (Lobos 2002).

1 Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.
globos@genes.bio.puc

2 Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias. Universidad de Chile.
rsolis@uchile.cl

- Un elemento importante en la diseminación del sapo africano, ha sido su afinidad para ocupar medios acuáticos artificiales. Esto se ve favorecido por el importante auge de la viticultura en Chile central que necesita el desarrollo de tranques, embalses y una ramificada red de canales de riego.
- Otro aspecto en común a las especies invasoras, es el éxito que alcanzan en ambientes perturbados (alterados en su grado de naturalidad). En este sentido, uno de los factores que más afecta a la región mediterránea de Chile, es la creciente pérdida de hábitat. Los altos niveles de endemismo y sus amenazas, han llevado a considerar a Chile central como un “hot spot” para la biodiversidad (Myers et al. 2000).
- Hasta ahora, la escasa evidencia que existe en Chile, permite señalar que los pocos predadores naturales del sapo africano (ver a Lobos en este libro), difícilmente podrán controlar sus poblaciones. Además, aún no se han detectado parásitos que disminuyan su eficacia biológica (ver Cattán en este libro).

Ante estos elementos surge la pregunta ¿qué hacer frente a una especie invasora? Para algunos, toda especie invasora debería ser erradicada independientemente del grado de conocimiento que se tenga de ella; para otros, deberían tomarse las medidas que frenen la dispersión hacia nuevas áreas, en especial si se considera el alto costo que implica el control y eventual erradicación de una especie invasora. Considerando estas dos visiones proponemos las siguientes acciones mínimas y urgentes:

- Para la población aislada del Río Limarí (IV región) debería realizarse una evaluación de la magnitud del área invadida y ver la factibilidad de su potencial erradicación. Lo mismo debería plantearse para futuros focos ubicados fuera de la distribución continua conocida para Chile central
- Es prioritario evaluar la situación de las áreas naturales localizadas dentro de la zona de distribución del sapo africano en Chile. Hasta ahora, la poca información disponible corresponde principalmente a ambientes perturbados.
- La autoridad administrativa, debería buscar las vías legales que prohíban la venta de *X. laevis* como mascota. De lo contrario se puede esperar una rápida dispersión a nuevas áreas aún no contaminadas. La experiencia de Estados Unidos, demuestra que el transporte de sapos africanos mediado por personas, ha sido fundamental en su diseminación a nuevos lugares.

- Sería razonable que la autoridad administrativa lleve un registro de localidades invadidas por el sapo africano, de preferencia mediante un Sistema de Información Geográfica (SIG), que permita una rápida evaluación del estado de la invasión.
- Debe realizarse una campaña de sensibilización a diferentes niveles (autoridades administrativas e instituciones centrales y regionales, colegios, etc.) respecto al problema de las especies invasoras.

Otra pregunta que surge es ¿qué podemos hacer con esta especie?. Como se ha visto en los capítulos del presente libro, *Xenopus laevis* es un interesante modelo biológico. Por ello, es recomendable que investigadores de diferentes áreas utilicen este material biológico presente en el país. Por otra parte, diversas instituciones educacionales han ocupado a la rana chilena *Caudiverbera caudiverbera* en actividades de docencia, que muchas veces implican el sacrificio de los animales. En la actualidad, la rana chilena está considerada en Peligro de Extinción (Glade 1983). Por lo tanto, sería altamente deseable utilizar sapos africanos como una alternativa. No en vano la mayor fama de *X. laevis* es su utilización como modelo biológico para la investigación. Sin embargo, quienes provean este material deberían estar acreditados por el Servicio Agrícola y Ganadero.

A casi treinta años de la invasión de *X. laevis*, la información disponible sobre este animal sigue siendo escasa, y peor aún, no se tiene certeza del real impacto que ocasionará a los medios acuáticos de Chile central. La conclusión más obvia es que se debe educar respecto al tema de la introducción de especies y conservación de los ecosistemas en Chile.



REFERENCIAS

GLADE AA (1983) Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres de Chile. Corporación Nacional Forestal. Santiago, Chile.

JAKSIC FM (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7, 1427-45.

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

LOBOS G & GJ MEASEY (2002) Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile. *Herpetological Journal* , 12: 163 – 168.

MYERS N, R MITTENMEYER, C MITTENMEYER, G DA FONSECA & J KENTS (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 43, 853-858.

VELOSO A & J NAVARRO (1988) Systematic list and geographic distribution of amphibians and reptiles from Chile. *Mus. reg. Sci. nat. Torino* 6: 481-540.

