

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE NICARAGUA

UNAN- León

Facultad de Ciencias y Tecnología

Departamento de Biología



**Fenología reproductiva y productividad secundaria de anuros en
el humedal del Parque Nacional Palo Verde, noroeste de Costa
Rica (Período 2013).**

Tesis monográfica para optar al título de:

Licenciado en Biología

Presentado por:

Br: Lilliam del Socorro Morales Gutiérrez.

Br. Tania Juniette Vanegas Zelaya.

TUTORES:

Msc. Pedrarias Dávila Prado.

Dr. Mahmood Sasa Marín.

León, Nicaragua 2015

DEDICATORIA

A Dios que nos ha dado vida, sabiduría y fortaleza para realizar nuestros estudios.

A nuestros padres y hermanos que nos han motivado y brindado su apoyo incondicional para que pudiéramos lograr nuestras metas.

A nuestros tutores Msc. Pedrarias Dávila y Dr. Mahmood Sasa quienes nos han orientado en la realización de este trabajo monográfico. A los maestros que con paciencia y entrega nos han brindado sus conocimientos.

AGRADECIMIENTOS

A Dios que ha estado con nosotros protegiéndonos y brindándonos salud, fuerza y sabiduría a lo largo de nuestro periodo de estudios.

A nuestros padres por su apoyo emocional y económico, sus consejos y amor que nos han brindado a cada momento.

A nuestros tutores: Master Pedrarias Dávila por su paciencia, consejos y buena disposición para que pudiéramos concluir nuestra investigación; Doctor Mahmood Sasa por brindarnos sus vastos conocimientos, paciencia, disposición, y apoyo económico.

Al señor Chris Davidson, quien de forma desinteresada financió el curso de métodos de campo y parte de nuestra estadía en la Estación Biológica Palo Verde.

A la empresa Holcim–Costa Rica quien contribuyó en nuestro proyecto a través de una beca a la Organización para Estudios Tropicales.

A la Fundación CRUSA-CSIC (Acuerdo entre los gobiernos de Costa Rica y los Estados Unidos de América-Consejo Superior de Investigaciones Científicas) y a la Universidad de Costa Rica a través del proyecto VII 741-A9-526, quienes han financiado también parte de nuestro proyecto.

A la Organización para Estudios Tropicales por el aporte que nos ha brindado en el transcurso de este proyecto y en técnicas de investigación y manejo de humedales.

A Davinia Beneyto, Sergio Padilla, Lydia Reyes y Arelly Reyes por el apoyo que nos brindaron a través de sus conocimientos y en la recolección de datos.

Al personal de la Estación Biológica Palo Verde por las atenciones brindadas durante nuestra estancia y a todas las personas que directa o indirectamente han colaborado en la recolección de datos durante el periodo de muestreo.

A nuestros maestros y amigos por haber compartido con nosotros sus conocimientos y experiencias en el transcurso de nuestros estudios y en la realización de este proyecto.

Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| DEDICATORIA..... | 1 |
| AGRADECIMIENTOS | 2 |
| I. RESUMEN..... | 6 |
| II. INTRODUCCIÓN | 7 |
| III. OBJETIVOS | 8 |
| <i>Objetivo general</i> | 8 |
| <i>Objetivos específicos</i> | 8 |
| IV. LITERATURA REVISADA | 9 |
| 4.1. Herpetofauna de bosques tropicales estacionalmente secos..... | 9 |
| 4.1.1 Bosque tropical estacionalmente seco..... | 9 |
| 4.1.2 Herpetofauna en bosques secos estacionales..... | 11 |
| 4.2. Fenología reproductiva de anfibios..... | 12 |
| 4.2.1 Fenología reproductiva..... | 12 |
| 4.2.2 Fenología de anuros en bosque seco..... | 12 |
| 4.2.3 Ciclo de vida de anuros..... | 13 |
| 4.2.4 Factores ambientales que posiblemente determinan la reproducción de los anuros..... | 14 |
| 4.2.5 Vocalización de los anuros..... | 17 |
| 4.2 Flujo de materia y energía entre ecosistemas y productividad de anuros..... | 18 |
| 4.2.1 Generalidades..... | 18 |
| 4.3.2 Productividad y medición en términos de biomasa..... | 19 |
| 4.3.3 Producción en ecosistemas de humedal..... | 20 |
| 4.3.4 Interacciones de competencia y depredación en renacuajos que posiblemente afecten la productividad..... | 22 |
| V. METODOLOGÍA | 25 |
| VI. RESULTADOS..... | 32 |
| VII. DISCUSIÓN | 50 |
| VIII. CONCLUSIONES | 58 |

| | |
|--------------------------|----|
| IX. RECOMENDACIONES..... | 60 |
| X. BIBLIOGRAFÍA..... | 61 |
| ANEXO..... | 68 |

Índice de cuadros y figuras

| | |
|---|----|
| Cuadro 1 Total de adultos por especie, capturados durante períodos reproductivos 2009, 2010, 2011 y 2013..... | 33 |
| Cuadro 2 Resultados de correlaciones de Pearson y significancia, entre las variables ambientales y abundancia relativa de anuros en el período reproductivo..... | 38 |
| Cuadro 3 Tiempo de desarrollo (en días) de anuros previo a la metamorfosis..... | 45 |
| Figura 1 Ubicación de trampas en el Parque Nacional Palo Verde..... | 26 |
| Figura 2 Esquema de sistemas de trampas (A) Vista desde arriba, (B) Vista lateral..... | 31 |
| Figura 3 Total de individuos por especie (adultos y juveniles), capturados durante el muestreo del período reproductivo..... | 32 |
| Figura 4 Fluctuación en el número de individuos adultos de las especies por mes..... | 35 |
| Figura 5 Número de individuos adultos que desplazan desde desde el humedal hacia el bosque y desde el bosque hacia el humedal por mes..... | 36 |
| Figura 6 Fluctuación del número de individuos emergentes por mes..... | 39 |
| Figura 7 Biomasa de juveniles que emergen del humedal hacia el bosque mensualmente..... | 40 |
| Figura 8 Biomasa de juveniles emergentes por especie..... | 41 |
| Figura 9 Variación anual de biomasa de juveniles emergentes..... | 41 |
| Figura 10 Porcentaje de individuos (adultos y juveniles) por horas..... | 42 |

Figura 11 Porcentaje de individuos hacia el humedal y hacia el bosque, en horas de captura en muestreos de 24 horas. (A) Juveniles, (B) Adultos.....44

Figura 12 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Incilius luetkenii* (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetro.....47

Figura 13 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Chaunus marinus*. (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetros.....48

Figura 14 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Smilisca baudinii*. (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetros.....49

I. RESUMEN

El presente estudio se llevó a cabo en la laguna temporal del Parque Nacional Palo Verde, situado en la vertiente del Pacífico de la provincia de Guanacaste, en el noroeste de Costa Rica, en el período de mayo 2013 – enero 2014. Este trabajo forma parte del proyecto “Fenología reproductiva y productividad secundaria de anuros en humedales estacionales” que se ha venido realizando desde el 2009. El motivo del presente estudio es determinar la fenología reproductiva y productividad secundaria de especies de anuros que emplean el humedal estacional como sitio reproductivo. Se realizaron muestreos diarios por 9 meses, con dos arreglos de trampas de caída con cercos de desvío (aproximadamente 150 m. de longitud cada arreglo), ubicados cerca de la orilla del humedal. Se capturaron 7806 individuos de 13 especies de anuros comprendidos en 6 familias. Las especies capturadas con mayor frecuencia fueron *Engystomops pustulosus*, *Leptodactylus fragilis*, *Leptodactylus melanonotus* e *Hypopachus variolosus*. Se observaron tres patrones de fenología reproductiva en la comunidad de anuros: especies con reproducción explosiva que entran a la laguna en grandes números durante las primeras lluvias (Rhinophrynidae y Bufonidae), especies con actividad reproductiva prolongada (Leptodactylidae y Microhylidae) y especies con reproducción continua a lo largo del periodo lluvioso (Leptodactylidae y Bufonidae). La reproducción de especies con el patrón explosivo estuvo restringida a las primeras lluvias fuertes (segunda mitad de mayo y primera mitad de junio), pero la fenología reproductiva de otras especies estuvo relacionada también con variables como el nivel de la laguna, humedad relativa, precipitación media del día y durante horas de muestreo son las variables que tienen mayor relación con la abundancia de anuros. Se registró una biomasa de juveniles emergentes de 10.97 g/m. Especies como *Chaunus marinus*, *Smilisca baudinii* e *Incilius luetkenii* en cautiverio pueden alcanzar ciertas características de adultos en los meses subsiguientes a su emergencia de metamorfosis (entre los 5 a 10 meses de acuerdo a la especie).

II. INTRODUCCIÓN

Los bosques secos tropicales son ecosistemas considerados más simples que los bosques húmedos, existe menor diversidad y riqueza de especies que sus contrapartes húmedas (Janzen 1988, Murphy y Lugo 1986, 1995, Instituto Alexander von Humboldt 1998).

Se considera que el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más amenazados del neotrópico, y una de las causas de su degradación ha sido por actividades antropogénica que han transformado los bosques con diferentes fines (Janzen 1988). Debido a las perturbaciones que se realizan a estos bosques, muchas comunidades bióticas se ven afectadas tanto con la pérdida de hábitat, como de alimento, sitios de reproducción, e incluso la pérdida de efectivos poblacionales.

Las comunidades de anfibios presentan problemas de conservación, pérdida o reducción de hábitat y explotación (Bolaños 2009, Sasa y Bolaños 2004). Muchas especies de anfibios en el mundo y algunas en Costa Rica se encuentran extintas o en peligro de extinción (Bolaños 2009, Sasa *et al.* 2003, Suazo y Alvarado 2004).

Los humedales se consideran entre los ecosistemas más importantes del planeta (Mitsch y Gosselink 2000, Stolk *et al.* 2006). En ellos se encuentra gran diversidad biológica, productividad primaria de la que dependen innumerables organismos para subsistir, son fuentes de agua. Estos sistemas tienen innumerables e importantes funciones, entre ellas la retención de sedimentos, reciclaje de nutrientes, ayudan a mitigar inundaciones, controlan la erosión, almacenan carbono, entre otras. (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio 2005, Stolk *et al.* 2006).

La perturbación de los humedales, puede no causar su extinción, pero si dañar severa e irreversiblemente su funcionamiento, pérdida de diversidad y abundancia de muchas especies (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio 2005).

Los humedales también tienen su papel en la transferencia de materia y energía a los ecosistemas terrestres en la que se involucran especies con potencial de contribución a la productividad secundaria (Gibbons *et al.* 2006, Mora *et al.* 2012). Hay poca documentación que describa la fenología reproductiva de anfibios y productividad secundaria en humedales, principalmente en bosques secos estacionales.

III. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la fenología reproductiva y productividad secundaria de especies de anuros que emplean el humedal estacional como sitio reproductivo.

Objetivos específicos

1. Evaluar la abundancia de anuros que utilizan el humedal.
2. Describir los patrones de actividad reproductiva de las especies (en estado adulto) de anuros, así como el desplazamiento desde el humedal hacia el bosque y del bosque hacia el humedal.
3. Relacionar variables ambientales con la abundancia de anuros.
4. Estimar la productividad secundaria de anuros en términos de biomasa.
5. Valorar los patrones de actividad diurno y nocturno de anuros.
6. Conocer el tiempo de desarrollo hasta presentar características de adultos en 3 especies de anuros en cautiverio.

IV. LITERATURA REVISADA

4.1. Herpetofauna de bosques tropicales estacionalmente secos

4.1.1 Bosque tropical estacionalmente seco

a) Características generales

Son los bosques que se encuentran en las regiones tropicales que se caracterizan por una marcada estacionalidad en la distribución de las precipitaciones con varios meses de sequía (Mooney *et al.* 1995).

Son típicos de zonas climáticas subtropicales, pero estos también crecen en el trópico debido a los vientos alisios. Tiene un clima cálido durante casi todo el año y las temperaturas suelen rondar los 25 y 30 °C. Las lluvias son un poco abundantes durante el invierno, pero durante el resto del año casi no se registran grandes precipitaciones. (Murphy y Lugo 1986).

Una de las principales características del bosque seco tropical es el estrés hídrico que presentan por una pronunciada época seca con poca o sin precipitación.

Generalmente se considera que los bosques secos son más pequeños y más simples que los bosques húmedos y hay una gran variación geográfica debido a diferencias en el suelo, el clima, perturbaciones, entre otras (Murphy y Lugo 1986, 1995). Son reconocidos porque presentan una menor diversidad y riqueza de especies que los bosques húmedos (Janzen 1988, Murphy y Lugo 1986; 1995, Instituto Alexander von Humboldt 1998).

Los bosques son importantes para el mantenimiento de la diversidad y en la regulación del clima global. El deterioro que presentan actualmente las áreas boscosas tropicales como consecuencia de acciones antrópicas, ha traído como resultado la fragmentación y reducción a pequeños parches o sistemas de bosques aislados (Wright y Muller-Landau 2006). Se considera que este es uno de los ecosistemas más amenazados del neotrópico, ha sido foco de desarrollo

agrícola debido a su fertilidad y objeto de una intensa transformación (Janzen 1988, Ceballos *et al.* 1995, Espinosa *et al.* 2012). Miles *et al.* (2006) afirman que aproximadamente el 97 % del bosque seco tropical se encuentra en peligro de extinción.

b) Bosque seco tropical de Costa Rica

Esta zona de vida está representada en Guanacaste, valle del río Tempisque, una de las características de esta zona es la marcada disminución de las precipitaciones entre los meses de noviembre a mayo y presenta un ámbito de precipitación entre 800 y 2100 mm de precipitación media anual (Quesada 2007). Este fenómeno determina una periodicidad muy marcada en la fenología de la vegetación. Durante la estación seca, una gran cantidad de especies forestales producen llamativas floraciones (Fournier 1980).

Algunas especies vegetales comunes de esta zona de vida son: *Anacardium excelsum* (espavel), *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste), *Albizia saman* (cenízaro), *Tabebuia rosea* (roble sabana), *Hymenaea courbaril* (guapinol), *Manilkara chicle* (chicle), *Cochlospermum vitifolium* (poro poro), *Calycophyllum candidissimum* (madroño), *Pachira quinata* (pochote). En sitios donde el fuego es frecuente, unido a suelos poco fértiles, se desarrolla una vegetación dominada por *Curatella americana* (raspa guacal) y *Byrsonima crassifolia* (nance), y en los suelos originados por tobas volcánicas se presenta *Quercus oleoides* (roble) (Quesada 2007).

El Parque Nacional Palo Verde, protege un área representativa de esta zona de vida. Vegetación semejante se puede apreciar en las cercanías del Parque Nacional Santa Rosa y la Estación Experimental Forestal Horizontes (Quesada 2007).

c) Humedales estacionales en bosques secos tropicales

A igual que otras zonas climáticas, en áreas secas estacionales también se encuentran humedales, necesarios en el mantenimiento de los organismos que habitan estas zonas. Humedales estacionales del pacífico norte de Costa Rica constituyen ambientes de extrema importancia en el mantenimiento de una gran diversidad biológica, siendo los principales sitios reproductivos para la mayoría de

anfibios y algunas especies de reptiles que caracterizan el bosque seco (Mora *et al.* 2012).

Algunos humedales presentes en bosque seco son temporales o estacionales y dependen de la disponibilidad de agua que principalmente proviene de las precipitaciones, escorrentía y en algunos casos de la marea de los ríos que entra a través de los esteros para su mantenimiento. Estos tipos de humedales están representados en el Bajo Tempisque, en el Parque Nacional Palo Verde empiezan a llenarse a medida que caen las primeras lluvias y va aumentando el nivel del agua conforme avanza el periodo lluvioso, y a medida que va avanzando el periodo seco se van reduciendo hasta secarse por completo (Ramsar 2007, Mora *et al.* 2012).

4.1.2 Herpetofauna en bosques secos estacionales

La diversidad herpetológica de Costa Rica decrece al aumentar la altitud y el número de meses secos en regiones específicas, pero las tasas de cambio difieren entre anfibios y reptiles. En general, el número de anfibios es menor en ambientes xéricos y las zonas donde son menos diversos son aquellas que presentan una estación seca más extendida (Sasa *et al.* 2003).

El tiempo y el modo de reproducción en los anfibios están estrechamente relacionados con la temporada que prevalece en la región. En el caso de anfibios del bosque seco, la actividad reproductiva coincide con la temporada de lluvias, especialmente durante los meses de junio y agosto (Sasa y Solórzano 1995).

Debido a la baja diversidad de especies de anfibios en bosques secos estacionales es que han sido poco estudiados a nivel ecológico. Hoy en día el conocimiento de los anfibios ha avanzado y se han reconocidos como componentes principales de los ecosistemas por su papel en la cadena trófica.

La herpetofauna de Mesoamérica es sin duda una de las faunas con una alta diversidad de especies. Para el bosque seco mesoamericano se conocen unas 266 especies de anfibios y reptiles, que incluyen 2 cecílicos, 5 salamandras, 50 anuros, 13 tortugas, 3 cocodrilos, 76 lagartos y 117 serpientes. La herpetofauna

de Costa Rica está compuesta de 397 especies, 174 anfibios y 223 de reptiles, de estos valores se considera que el bosque seco contiene alrededor del 21%, y comprenden 25 anfibios (1 cecílido y 24 anuros) y 57 de reptiles (17 lagartos, 34 serpientes, 4 tortugas y 2 cocodrilos) (Sasa y Bolaños 2004).

En el Parque Nacional Palo Verde se encuentran 13 especies de anfibios (anuros) conocidas para bosque seco y se mencionan a continuación: *Chaunus marinus*, *Incilius coccifer*, *Incilius luetkenii* (familia Bufonidae); *Dendropsophus microcephalus*, *Scinax staufferi*, *Trachycephalus venulosus*, *Smilisca baudinii* (familia Hylidae); *Leptodactylus melanonotus*, *Leptodactylus fragilis* (fam. Leptodactylidae); *Engystomops pustulosus* (fam. Leiopelmatidae); *Hypopachus variolosus* (fam. Microhylidae); *Lithobates forreri* (fam. Ranidae) y *Rhinophrynus dorsalis* (fam. Rhinophrynidae) (Mora et al. 2012).

4.2. Fenología reproductiva de anfibios

4.2.1 Fenología reproductiva

La fenología se define como la rama de la ecología que estudia los fenómenos periódicos externos de los seres vivos a través de la observación sistemática y el registro de dichos fenómenos (Real Academia Española 2009).

La fenología reproductiva ha sido descrita para los anfibios como uno de los factores determinantes en la supervivencia de este grupo de vertebrados (Jakob et al. 2003).

4.2.2 Fenología de anuros en bosque seco

Los anfibios y reptiles de bosque secos estacionales son endémicos de estas zonas, utilizan una variedad de microhabitat, según la especie y la temporada. Los anfibios se observan generalmente en la tierra solo durante la temporada de lluvia y se supone que la mayoría de las especies entran en un estado de estivación y se entierran en el suelo durante los meses áridos. En general las

especies son excavadoras o viven bajo las hojarascas, exclusivas en el suelo, o asociadas con los ríos y estanques (Sasa y Bolaños 2004).

La reproducción de la mayoría de las especies en bosque seco tiene un periodo reproductivo muy marcado, en anuros la reproducción está altamente sincronizada y depende de la disponibilidad de agua y humedad relativa. La mayoría de especies de bosque seco depositan sus huevos en el agua, por lo general a poca profundidad donde los depredadores son escasos (Sasa y Solórzano 1995).

Siendo el bosque seco un ambiente estacional, la producción de anfibios en esta zona depende de la disponibilidad de agua que proviene principalmente de la precipitación en forma de lluvia durante la estación de invierno. En algunos casos los anfibios encuentran el agua disponible en humedales que tienen agua durante algunos periodos del año, utilizan estos humedales para su reproducción (Sasa y Bolaños 2004, Sasa y Solórzano 1995).

Las más diversas comunidades de anuros del mundo se producen en los bosques tropicales, pero poco conocidos ecológicamente. Para la mayoría de los sitios tropicales, la información básica sobre la composición de los ensambles de anuros, como la abundancia relativa de los adultos y larvas, y el momento de la reproducción es insuficiente (Donnelly y Guyer 1994).

4.2.3 Ciclo de vida de anuros

Los anuros son uno de los grupos más distintivos de los vertebrados. Las ranas adultas y sapos son inconfundibles en apariencia, tiene la cabeza no distinta del cuerpo corto y robusto, extremidades posteriores más alargadas que las delanteras, sin cola post-cloacal, especializados para saltar o brincar (Savage 2002).

La mayoría de las especies ponen sus huevos en el agua, pero muchos han evolucionado y han evadido parcial o totalmente la necesidad de desarrollarse en un ambiente acuático. La mayoría de anuros son nocturnos y en zonas templadas, regiones áridas, situaciones con estaciones húmedas y secas muestran un patrón de actividad estacional relacionado positivamente con la precipitación (Savage 2002, Joly *et al.* 2003, Monrand y Joly 1995).

La forma adulta va al agua para reproducirse, del huevo acuático nace una larva, luego la larva por metamorfosis se convierte en un subadulto terrestre, con todas las características de la forma adulta, pero sexualmente inmaduro. Este ciclo de vida presenta muchas modificaciones en los diferentes grupos (Bolaños 2003, Monrand y Joly 1995).

Los huevos y larvas de anuros son utilizados como alimento para una gran cantidad de depredadores tanto invertebrados como vertebrados. Se dice que una de las presiones selectivas por la que los anfibios tienden a la terestrialidad es la de depredación que sufren los primeros estados en el agua (Bolaños 2003).

Pero las características del cuerpo de agua que utilizan son muy importantes también, por que dependiendo de lo temporal o permanente que este sea tiene efectos en la probabilidad de que las larvas se mueran por desecación, pero al mismo tiempo incidirán en la cantidad y el tipo de depredadores presentes (Bolaños 2003).

4.2.4 Factores ambientales que posiblemente determinan la reproducción de los anuros

Las poblaciones de anfibios reflejan una estrecha relación entre las variables ambientales (temperatura, precipitación, fotoperiodo, altitud, latitud, etc.) y los ajustes de los organismos a su medio ambiente. Patrones reproductivos están correlacionados con las condiciones climáticas (Blaustein *et al.* 2001, Bertoluci y Rodríguez 2002).

La temperatura y precipitaciones son factores críticos para la actividad reproductiva de anuros. Especies de zonas templadas, en particular, cesan las actividades migratorias o reproductivas en respuesta a las caídas en la temperatura por debajo de los umbrales específicos de cada especie. Las tasas de desarrollo y la supervivencia de los huevos y larvas de anuros se sabe que dependerá críticamente de la temperatura, por lo que es razonable esperar que la temperatura (particularmente la temperatura del agua) fuera una de las influencias exógenas primarias sobre la reproducción. Otros factores individuales, tales como gotas en la presión barométrica, humedad y el viento también influyen en el calendario de actividad reproductiva en ciertas especies de anuros. Los niveles

umbral de cualquier factor ambiental pueden influir en la actividad de anuros, pero más de una variable probablemente sirve como una señal para la actividad (Oseen y Wassersug, 2002).

De las variables abióticas medidas hasta la fecha, la temperatura se encontró que es el predictor más común de la actividad reproductiva, seguido por la lluvia (medido al mismo tiempo o a largo tiempo). Sin embargo, en la mayoría de los estudios, también se encontraron variables distintas de temperatura y precipitaciones al ser predictores significativos de la actividad (Oseen y Wassersug 2002).

Muchos anfibios migran anualmente a estanques (Cuerpos de agua). El comienzo y la duración del período de reproducción están influenciados por factores meteorológicos, como la lluvia y la temperatura así como factores bióticos, como la competencia interespecífica o factores que influyen en el desarrollo larvario (Salvador y Carrascal 1990).

Los cambios climáticos pueden estar influyendo en los patrones reproductivos de ciertos organismos. Los efectos sobre actividades reproductivas eventualmente podrían provocar cambios significativos en la estructura poblacional que pueden reflejarse en declinaciones de especies muy sensibles, como algunos anfibios. Así, los cambios climáticos pueden haber afectado el tiempo de reproducción de algunas especies de anfibios (Blaustein *et al.* 2001).

Desde un punto de vista teórico varios factores pueden actuar como causas potenciales de la variación fenológica. Estos factores definitivos comprenden repartición temporal de recursos, el seguimiento de recursos estacionales, evitar depredadores, interacciones positivas (Nelson 2005, Bradshaw y Holzapfel 2007).

Sin embargo, la identificación empírica de los factores determinantes de los patrones fenológicos es un tema difícil porque el control experimental de variables se excluye a la requerida escala de estudio, mientras que la exploración de correlaciones de variables se ven socavados por la gran covariación entre los posibles determinantes de la comunidad estructural (Shiplely 2000).

La temperatura y precipitaciones, en varias ocasiones han sido identificadas como las principales determinantes de la variación estacional en la actividad de la comunidad de anuros (Canavero *et al.* 2008).

Las precipitaciones han sido propuestas como el principal factor que regula la actividad en las regiones tropicales, mientras que una combinación de temperatura y precipitaciones ha sido sugerida como la actividad circanual determinantes de las regiones templadas (Canavero *et al.* 2008).

Además, cuando una correlación entre la actividad de los anfibios y estas variables no se detectó en una escala estacional, algunos autores sostienen que la causa de esta inconsistencia era el comportamiento anormal de temperatura o la lluvia en el período de investigación, o se identificó los efectos ambientales variables como los cambios en la velocidad del viento, la humedad, o una combinación de variables (Canavero *et al.* 2008).

Algunas diferencias fenológicas se asociaron con diferentes estrategias de apareamiento. Reproducciones explosivas son más comunes en las estaciones húmedas que se extiende por unos pocos días (incluso por algunas horas, reproducciones prolongadas por tener una duración de varias semanas o meses los miembros más persistentes de este conjunto y reproducción continua (Donnelly y Guyer 1994).

En ambientes tropicales el promedio de tiempos en anuros para alcanzar la madurez sexual es de 10.8 meses en machos (6-15 meses) y 11.0 meses (8-15) en hembras, (Duellman y Trueb, citados por Segura-Solís y Bolaños 2009). En estudios con la especie *Bufo coniferus* en Costa Rica, Livezey R. (1985) considera que esta especie requiere de 37 días desde la deposición de huevos hasta la metamorfosis.

El aumento de la densidad de depredadores disminuye la supervivencia y el aumento de la masa media de metamorfosis (Morin 1986).

Una de las consecuencias de las diferencias interespecífica en la fenología es que el establecimiento de una especie depende de la densidad de una o más especies que han llegar previamente, (Morin, citado por Morin 1987).

4.2.5 Vocalización de los anuros

Entre las especies existe una gran variación interespecífica e intraespecífica en la tasa de llamados, una menor variación en la duración de un llamado, notas por llamado, pulsos por nota y que la frecuencia dominante es la variable con la menor variación intraespecífica pero con gran variación interespecífica (Bernal *et al.* 2004).

Los anuros son un grupo de animales bastante llamativos por su vocalización, sus cantos o llamados, los cuales realizan la mayoría de las especies durante las horas de la noche. Estos cantos son muy diversos y varían de especie a especie y aun dentro de una misma especie se pueden encontrar diferentes tipos de llamados usados en diferentes situaciones (Gerhardt 1994). El canto más familiar en los anuros es el denominado llamado de advertencia, el cual es considerado como un llamado con función de apareamiento o territorialidad (Pough *et al.* 1998).

Se considera que los machos son quienes vocalizan y que las hembras los escogen para aparearse. Las hembras son atraídas principalmente por llamados más complejos y que implican un mayor costo para el macho ya que él se puede interpretar en dos sentidos en la alta inversión energética que tiene la producción de los llamados y el riesgo de depredación en el que incurre el macho que está llamando. (Taigen y Wells 1985, Klump y Gerhardt 1987, Ryan 1985).

Con respecto a las características de la vocalización de los anuros, éstas pueden consistir en simples silbidos, trinos, notas repetidas múltiples veces en sucesión, o diferentes tipos de notas, las cuales son combinadas para formar llamados complejos. También hay diferencia en la frecuencia dominante, la duración de los llamados y la tasa de llamados (Pough *et al.* 1998).

No todas esas características son igualmente importantes para la comunicación intraespecífica, pero invariablemente se ha encontrado que las hembras prefieren los llamados de su propia especie. Este hecho y el de que cada especie presente unos cantos característicos hacen que el estudio de la vocalización en los animales sea importante desde el punto de vista taxonómico, ya que puede

ayudar en la determinación y clasificación de especies similares en apariencia, también ayuda a identificar el sexo de un animal (Gerhardt 1994).

Cada especie tiene también una estación reproductiva característica que van desde un par de noches a la reproducción durante todo el año. Para la mayor parte se concentra en la reproducción de especies tropicales durante la temporada de lluvias, pero un número sólo se reproducen durante la estación seca, (Wells, citado por Savage 2002).

El comportamiento reproductivo de las ranas y los sapos en general sigue uno de dos patrones en el nivel de la población local, especies que muestran la reproducción prolongada tienen períodos de reproducción de más de un mes. Los que son reproductores explosivos tienen períodos de reproducción de unos pocos días a unas pocas semanas (Wells, citado por Savage 2002).

4.2 Flujo de materia y energía entre ecosistemas y productividad de anuros

4.2.1 Generalidades

La vida está organizada sobre un proceso de cambios de materia en los que la energía es transferida, degradada y no se recupera. En cada transferencia, ésta energía se degrada a calor, el cual se disipa y se incorpora al ambiente y no se puede recuperar (Paruelo y Batista 2006).

La transferencia de energía de un nivel a otro en las cadenas tróficas constituye lo que conocemos como flujo de energía en los ecosistemas (Paruelo y Batista 2006, Gómez y Gallopín 1991, Valverde *et al.* 2005).

El flujo de energía se relaciona con la circulación de materiales en el ecosistema. La energía almacenada en los organismos vivos permite absorber y reciclar nutrientes en el ecosistema; sin estas transformaciones no sería posible la existencia de los sistemas ecológicos ni la vida (Paruelo y Batista 2006, Monge *et al.* 2005).

Los integrantes del ecosistema captan y transforman la energía incidente, estos están organizados en niveles tróficos que interactúan entre si y transfieren la

energía de un nivel a otro. Estos niveles tróficos son en orden ascendente, productores, consumidores primarios (herbívoros), consumidores de orden superior (secundarios y terciarios) y descomponedores (Paruelo y Batista 2006).

Todos los organismos necesitan de materiales y fuente de energía para poder existir, estos provienen del medio que los rodea. El papel que juega un organismo en cuanto a la transferencia de energía en un ecosistema determina su pertenencia a un nivel trófico (Paruelo y Batista 2006, Monge *et al.* 2005).

4.3.2 Productividad y medición en términos de biomasa

La productividad se utiliza para expresar relación entre producción y biomasa, mide la cantidad de energía producida en un ecosistema, nivel trófico o población en un determinado momento (Valverde *et al.* 2005).

La productividad primaria es la velocidad con que se almacena la energía en forma de materia orgánica como consecuencia de la actividad fotosintética de los productores (Monge *et al.* 2005).

La productividad secundaria es la tasa de fijación de materia o energía por parte de los organismos heterótrofos (Valverde *et al.* 2005).

Referido a la biomasa que gana o pierde un organismo, población o comunidad faunística en un ecosistema, la productividad secundaria se expresa por unidad de tiempo, de área o de ambas. La biomasa indica el nivel de producción de un ecosistema y este puede expresarse en gramos de peso seco o fresco, el número de individuos por unidad de superficie o volumen (Paruelo y Batista 2006, Valverde *et al.* 2005).

La medición de producción se está usando como un indicador de la salud de un ecosistema y el aporte de las especies, para evaluar los efectos de la contaminación, del cambio climático, en general de las diferentes perturbaciones (Gómez y Gallopín 1991).

Muchas variables ambientales como la disponibilidad de agua, temperatura, cantidad de luz solar, cantidad y calidad de alimentos entre otras influyen en la productividad de un ecosistema (Monge *et al.* 2005, Larson *et al.*, citado por Gallo-Delgado *et al.* 2006).

4.3.3 Producción en ecosistemas de humedal

Humedales de todo el mundo poseen excelentes condiciones para que se dé una transferencia de materia y energía. Constituyen lugares de residencia, refugio y centros generadores de anfibios que luego ocuparan bosques cercanos (Sasa y Solórzano 1995).

Muchos estudios sobre productividad se han centrado principalmente en la productividad primaria (Gibbons *et al.* 2006, Leeper y Taylor 1998). La productividad secundaria en humedales se ha centrado en su mayoría en estudios sobre producción de macroinvertebrados y en algunos casos de peces (Leeper y Taylor 1998).

Busbee *et al.* (2003) estimaron producción primaria en tres humedales con inundación por depresión en Carolina del Sur, se estimó que la productividad primaria neta de la superficie de estos humedales oscilan entre 564-774 gramos/m²/año, considerando que estos son similares a los reportados por los sistemas de flujo lento en humedales boscosos de Estados Unidos.

En el flujo de energía a través de los ecosistemas de humedales la energía solar guía la productividad primaria y los recursos de energía incluyen el flujo de agua, la fluctuación del nivel del agua, la entrada de nutrientes, el transporte de sedimentos y la estructura geomorfológica (Brinson *et al.* 1981).

Como ejemplo de productividad secundaria, Congdon *et al.* (1986) estimaron biomasa de producción de huevos de tortugas en estanques de Carolina del Sur y en Michigan, la producción mínima anual de huevos de todas las especies en Carolina del Sur promedió 1,93 kg/ha y en Michigan promedió 2,89 kg/ha de pantano.

Se han realizado algunos estudios en la cuantificación de biomasa de vertebrados como describen Burton y Likens (1975), al realizar un estudio de biomasa de las poblaciones de salamandras en el Bosque de Hubbard Brook, New Hampshire donde reportaron aproximadamente 2,950 salamandras por hectárea equivalente a 1,770 gramos por hectárea siendo una especie terrestre *Plethodon cinereus* la que aporta la mayor biomasa de las especies estudiadas.

Deutschman y Peterka (1988) muestran resultados de biomasa de larvas de salamandras de la especie *Ambystoma tigrinum* que se representan en 180 kg por hectárea y la producción máxima anual fue de 565 kg por hectárea.

Gibbons *et al* (2006) presentaron un estudio sobre la abundancia y biomasa de anfibios en un humedal aislado en la bahía Ellentonn, Carolina del Sur (E.U.A), posterior a una sequía de aproximadamente 2.5 años, en él se estimó la abundancia y la productividad secundaria de anuros en términos de biomasa la productividad estimada fue de 159 kg/ha/año y consideran que el potencial de contribución de anfibios a la productividad secundaria es alto. Demostraron que los niveles de abundancia y diversidad de anfibios contribuyen a la interconectividad de hábitat y que se puede perder por la extinción de un humedal.

En un intento por determinar la importancia de los humedales en la transferencia de materia y energía entre hábitats acuáticos y terrestres en un ambiente estacionalmente seco, Mora *et al.* (2012) estudiaron la fenología reproductiva y productividad secundaria de la comunidad de anuros que utilizan estos humedales y consideran que existe una contribución significativa de anuros a la transferencia de biomasa desde los ecosistemas acuáticos a los terrestres.

Se considera que los anfibios son los organismos que aportan mayor biomasa entre ecosistemas acuáticos y terrestres que otros grupos de vertebrados (Burton y Likens 1975).

En muchos hábitats el papel que juegan los anfibios en la red trófica es indispensable. Los anfibios adquieren energía y nutrientes acumulados en los insectos de los que se alimentan, y los ponen a disposición de los depredadores de niveles superiores de la cadena alimenticia por quienes van a ser depredados los que no pueden acceder de forma directa a la fuente energética que tienen los insectos, también el forraje con que se alimentan las larvas de anfibios trasfiere su energía almacenada en las plantas a los animales que las comen (Suazo y Alvarado 2004).

La transferencia de energía de los anfibios es muy eficiente gracias a que necesitan poca energía para vivir, son organismos de sangre fría, por tanto es de fuentes energéticas exteriores como el sol, que usan para sus procesos

fisiológicos. Actúan como reservorio energético dentro de los ecosistemas (Suazo y Alvarado 2004).

La desaparición de los anfibios puede conducir a impredecibles cambios en el conjunto de flora y fauna de los diversos ecosistemas, y tener repercusiones ecológicas altamente significativas, además de la posible pérdida del alto potencial que representan para la ciencia médica y la investigación científica, disrupción de los patrones de depredación, en su ausencia las poblaciones de invertebrados pueden tener comportamientos explosivos e invasores (Suazo y Alvarado 2004).

Al estimar la productividad secundaria de diferentes organismos en ecosistemas, se puede observar el rol importante que presentan en la transferencia de materia y energía dentro del mismo ecosistema y a hacia otros ecosistemas para la continuidad de muchas formas de vidas.

4.3.4 Interacciones de competencia y depredación en renacuajos que posiblemente afecten la productividad

Para explotar los estanques temporales exitosamente los renacuajos deben reunir los recursos suficientes para metamorfosear antes de que se seque el estanque, mientras al mismo tiempo tienen que evadir a los depredadores, y el éxito es más efectuado por los grupos de renacuajos que completan metamorfosis y salen de la comunidad del estanque, mientras que los miembros no exitosos son aquellos que no logran completar el desarrollo larvario (Morin 1983).

La composición de especies de renacuajos y metamorfos varía en los estanques. La variación puede reflejar la explotación estocástica de estanques por ovoposición de ranas. Sin embargo los renacuajos de algunas especies a menudo no logran persistir en estanques, incluso después de la entrada de miles de huevos viables. La mayoría de los estanques temporales naturales son de depresión poco profunda que se llenan de agua de lluvia, muchos de ellos se evaporan por completo durante periodos de sequía, estos episodios de desecación aparentemente no incluyen peces en la mayoría de los estanques (Morin 1983).

Hábitats efímeros que se llenan solo unas pocas semanas o meses están generalmente libres de grandes depredadores. El hidroperiodo es foco en la distinción entre hábitats temporales y permanentes y la presión de depredación general se cree aumentara en el gradiente de depredación de aguas temporales a permanentes, debido a los peces peligrosos que son depredadores y que se encuentran más en hábitats permanentes (Gunzburger y Travis 2004).

En sistemas lenticos de agua dulce la estructura de la comunidad de depredadores varía a lo largo de un gradiente de hidroperiodo de estanques efímeros temporales a permanentes (Gunzburger y Travis 2004).

El efecto de un depredador en la abundancia de una especie presa depende de la abundancia de depredadores y su capacidad de captura de esa presa (Gunzburger y Travis 2004).

El tamaño corporal relativo de depredadores y presas afecta la capacidad de cada uno para utilizar los recursos y evitar depredación. En las comunidades dominadas por depredadores, el rápido crecimiento de la presa a través de una clase de tamaño vulnerable es una táctica de escapar de la depredación, tal táctica es un ejemplo de como la relación entre las especies puede estar influenciada por cambios ontogénicos dentro de uno de los taxones interactuando (Sredl y Collins 1991).

La cría temprana seguida por el rápido crecimiento puede ser una táctica general utilizado por la presa para evitar la depredación en un sistema donde el depredador y presa comienzan a crecer al mismo tiempo. Estanques temporales proporcionan comunidades ideales para el estudio de los efectos de ontogenia intraespecífica en las interacciones interespecífica. En tales sistemas la prioridad en el tiempo de llegada de los adultos para la reproducción y en consecuencia el tiempo en el que los juveniles comienzan el crecimiento puede afectar la relación competitiva y predatoria (Sredl y Collins 1991).

La depredación disminuye efectivamente las densidades a niveles en los que la competencia no se produce y que la depredación es el factor principal que determina el que coexistan especies de renacuajos. (Heyer *et al.*, citado por Woodward 1983). Tanto la competencia como la depredación pueden afectar la distribución de renacuajos (Wilbur y Morin, citados por Woodward 1983).

Competidores interespecífica a menudo colonizan las comunidades en diferentes momentos, pero pocos estudios han probado experimentalmente si la fuerza de la competencia interespecífica depende del orden o separación temporal de la llegada de las especies (Lawler y Morin 1993).

Algunas comunidades, como estanques temporales se someten a periodos repetidos de desarrollo de un grupo de especies que compiten por el uso de los recursos efímeros o hábitats regenerados estacionalmente (Lawler y Morin 1993).

Manipulaciones de comunidades experimentales pueden probar si las interacciones interespecífica dependen del orden y la separación temporal de las llegadas de las especies (Lawler y Morin 1993). Aunque las diferencias en fenología reproductiva a menudo se interpretan como una estrategia para reducir la intensidad de las interacciones interespecífica (Crowley y Johnson, citados por Lawler y Morin 1993), pocos experimentos han probado directamente si la separación temporal afecta la fuerza de las interacciones interespecífica del mismo modo, el orden de llegada de las especies durante el desarrollo de la comunidad a menudo se supone que es adaptativo (Mac Arthur y Wilson, citados por Lawler y Morin 1993).

El tamaño del cuerpo en metamorfos es un atributo fundamental en la historia natural de los anfibios. El tamaño corporal está influenciado por la competición y la depredación durante el desarrollo larval, a su vez el tamaño de la metamorfosis afecta el potencial reproductivo de adultos y así el tamaño es un componente de buena forma (Morin y Alder 1990).

V. METODOLOGÍA

El presente estudio se llevó a cabo en la laguna temporal, del Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Este parque se encuentra en la vertiente del Pacífico, en la provincia de Guanacaste, en el noroeste de Costa Rica ($10^{\circ}20' N$, $85^{\circ}20' O$). La temperatura anual promedio en el sitio de estudio es $24^{\circ}C$, con un patrón de lluvias estacional anual promedio de 1 263 mm (Mora, *et al* 2012).

El estudio forma parte del proyecto “Fenología reproductiva y productividad secundaria de anuros en humedales estacionales”, que se ha venido realizando desde el año 2009 con el motivo de determinar la importancia de los humedales en la transferencia de materia y energía entre hábitats acuáticos y terrestres. En ese proyecto se pretende caracterizar la fenología reproductiva de anuros y la biomasa anfibia producida en el humedal (productividad secundaria).

Para darle continuidad a este proyecto se realizó un muestreo en el período 2013-2014, iniciando el 2 mayo del 2013, a partir de las primeras lluvias que fue cuando se capturó el primer individuo y finalizando el 9 de febrero del 2014, cuando transcurrieron 10 días de que no se capturaron individuos (periodo en el cual ya no hubo lluvia), aproximadamente 9 meses.

Método de campo

Anteriormente estaban establecidos cuatro sitios de muestreo desde el 2009, nombrados Lázaró, Camping, OET1 y OET2. Las coordenadas de cada sitio fueron: trampa N° 1, $10^{\circ}20'51'' O$ y $85^{\circ}21'13'' O$ (nombrada Lázaró); trampa N° 2, $10^{\circ}20'47'' N$ y $85^{\circ}20'55'' O$ (nombrada Camping); trampa N° 3, $10^{\circ}20'41'' N$ y $85^{\circ}20'3'' O$ (nombrada OET1); trampa N° 4, $10^{\circ}20'38'' N$ y $85^{\circ}20'00'' O$ (nombrada OET2) (ver fig.1). Sin embargo en el periodo 2013-2014 solamente se utilizaron los dos primeros (Camping y Lázaró).

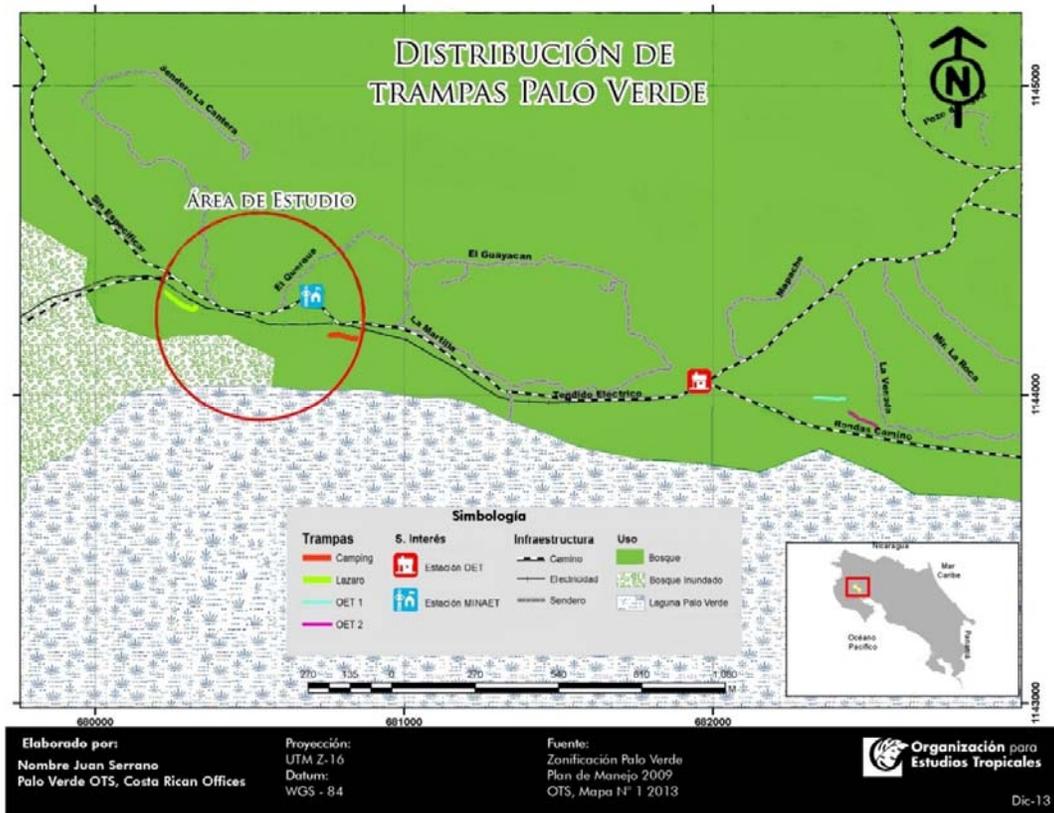


Fig. 1 Ubicación de trampas en el Parque Nacional Palo Verde.

En la fig. 1 se muestra la ubicación de los cuatro sitios (trampas) de muestreo establecidos desde el 2009. Los que están dentro del círculo rojo fueron los que se usaron en el periodo 2013-2014.

Se realizó un monitoreo de anuros (tanto individuos adultos como juveniles) que utilizan el humedal, empleando un muestreo intensivo diario a partir del reporte de las primeras lluvias (mayo, que era cuando se empezaba a observar actividad de anuros) y finalizaba cuando ya no se registraba actividad (febrero), utilizando un sistema de trampas de caída (también llamadas trampas de pozo), con cercas de desvío. Este sistema de trampas consistía en recipientes plásticos (vacíos) al nivel del suelo. En ellos los animales caían por accidente o semi-dirigidos por un cerco. Los recipientes estaban perforados en varios puntos para evitar la acumulación de agua (de lluvia o por aumento del nivel de la laguna). Las trampas estaban dispuestas en pares con un cerco entre ellas a fin de que el mismo actuara como barrera. Los animales fueron interceptados por este cerco y

tuvieron que desplazarse siguiendo el mismo hasta caer donde estaban ubicadas las trampas, aunque para las especies arborícolas no era tan efectivo este método de trampa ya que lograban evadirlas.

Se utilizaron dos arreglos de trampas de aproximadamente 150 m cada uno. Las cercas de desvío (elaboradas con madera y cedazo) tenían una altura aproximadamente de 70 cm y cada trampa de caída (un balde con su tapadera de un volumen aproximado de 10 litros) estaba situada a nivel del suelo a una distancia entre 6 y 8 m aproximadamente entre cada trampa (en el mismo lado de la cerca). Había trampas a ambos lados de la cerca. Los arreglos de trampas estaban ubicados cerca del borde de la laguna (de 0-15 m): uno al oeste de las inmediaciones del albergue de guarda parques (trampa N° 1) y otro aproximadamente 100 m del área de acampar, al este del albergue de guarda parques (trampa N° 2). Con la trampa N° 2 se tuvieron algunos problemas, porque por unas semanas la laguna llegó hasta ese sitio y las trampas se dañaron, por lo que se detuvo el muestreo en ese sitio, mientras bajaba el nivel de la laguna, porque era imposible muestrear así.

El muestreo se realizó diariamente con la apertura de trampas (quitar las tapaderas a los baldes) a las 17:00 y la recolecta de especímenes a las 21:00 (colocarles nuevamente las tapaderas a los baldes).

Se contaron todos los individuos de anuros que se capturaron en las trampas. Cada individuo capturado se marcó para poder observar y contabilizar posteriormente las recapturas, se anotó: el lado de la cerca del que provenía, con el fin de conocer la dirección a la que se dirigía (del bosque hacia el humedal o del humedal hacia el bosque), la especie, estado de madurez sexual (adultos si era hembra, macho) o juveniles. Los juveniles además fueron pesados con una balanza analítica (necesario como biomasa en medición de productividad). Luego todos los individuos fueron liberados al lado de la cerca donde se encontraban.

A la hora de las recolectas a veces se observó algunos depredadores en las trampas como mapaches, pizotes y serpientes, y algunos anuros muertos cerca de ahí, por lo que posiblemente disminuía el número de capturas que habían caído a las trampas.

Durante el período de estudio se midieron diariamente variables ambientales meteorológicas para saber si se relacionaban con la etapa reproductiva y su abundancia. Las variables estudiadas fueron: precipitación media (cantidad de lluvia durante todo el día, medida en mm, con un pluviómetro, sensor automático de precipitación TB-4) y precipitación de 4 pm-9 pm (cantidad de lluvia durante las 4 horas que permanecían abiertas las trampas en la captura de individuos, medida en mm. con un pluviómetro, sensor automático de precipitación TB-4), nivel de la laguna (medida en metros, con un sensor Modelo 3001 Levellogger Junior Edge), temperatura de la laguna (medida en grados Celsius, con un Sensor HOBO wáter temperatura Pro v2 Data Logger-U22-001), temperatura del aire (medida en grados Celsius, con un data Logger de la estación de Campbell pero se corrobora con HOBO Pendant temperatura/Alarm data Logger 64K-001-64), humedad relativa (proporción de vapor contenida en el aire en relación a su capacidad máxima, medido en porcentaje, con un muestreo automático HMP45C-L de Vaisala para conectar al data Logger Campell, velocidad del viento (medida en m/s, con un Sensor automático 05103 R.M. Young), presión barométrica (fuerza por unidad de superficie que ejerce el aire sobre la superficie terrestre, medida en mbar, con un Sensor Nova Lynx 230-P111), radiación solar media (radiaciones electromagnéticas emitidas por el sol, medida en w/m^2 , con un Piranómetro Licor modelo LI-200X).

Estudio de actividad por horas (día y noche)

Se realizaron monitoreo de 24 horas continuas (una vez por semana, ocho repeticiones), para observación de actividad por horas, para ver si había alguna variación en la abundancia de anuros entre el día y la noche. Siguiendo el mismo intervalo de horas para la captura de individuos que se ha desarrollado en el muestreo diario, se abrían las trampas a las 17:00 horas (primer día) hasta que se terminaba a las 17:00 horas del día siguiente. Las horas de registro de capturas eran de 17:00-21:00, 21:00-01:00, 1:00-05:00, 5:00-09:00, 9:00-13:00 y de 13:00-17:00. Sin embargo durante el día, se revisaron las trampas cada hora para evitar que los individuos murieran por desecación.

Estudio sobre tiempo del desarrollo de los individuos en cautiverio

Este estudio se realizó con tres especies, las cuales son *Incilius luetkenii*, *Smilisca baudinii* y *Chaunus marinus*.

Después de las primeras lluvias fuertes, se formaron las primeras charcas y se observó actividades reproductivas (amplexo, cantos) de algunas especies de anuros, se procedió a recolectar huevos de 3 especies de anuros que fueron depositados en la laguna, estos fueron recolectados con las manos debido a que no se podían agarrar con otro material ya que al menos 2 de las especies los huevos se encontraban en grandes cadenas gelatinosas y eso hacía que se resbalan tratando de utilizar otro tipo de material, estos se colocaron en peceras de 3 litros con 1 litro agua aproximadamente, de la misma laguna y se trasladaron hacia el laboratorio (se mantuvieron a temperatura ambiente. Se anotó la fecha de recolecta y se tomaron datos del tiempo de desarrollo en cada etapa.

Cuando se convirtieron en renacuajos se trasladaron a peceras de 5 litros, colocándole aproximadamente 3 ½ litros de agua recolectada en la laguna, y para su alimentación se colectaron algunas plantas de la laguna, lechugas y en algunos casos hojuelas para peces o tortugas. Se les cambió el agua cada 3 días generalmente. Se tomaron datos del tiempo que duraron en salir las extremidades (iniciación de extremidades posteriores y anteriores) y del tiempo hasta su metamorfosis completa (hasta la absorción de la cola). Estos renacuajos no se les incluyeron depredadores y no había competencia entre ellos porque tenían suficiente espacio para desplazarse.

Luego de la metamorfosis se midieron longitud (en mm.) y peso (en gramos) de cada individuo (en cuanto habían absorbido la cola). Los primeros individuos que completaban la metamorfosis eran los que se les tomaba el seguimiento hasta mostrar rasgos de adultos, estos se trasladaron a otras peceras (terrarios) más grandes entre 10 a 15 litros, tapadas con tela o cedazo fino para evitar que escaparan, simulándoles un ambiente terrestre se les proporcionó tierra del campo, hojarasca, se humedecía la tierra con agua, un recipiente con agua, algunas plantas de bosque, pequeñas ramas, espacio y alimentos, (la alimentación era a base de invertebrados (de variado tamaño dependiendo del

tamaño o edad que tuvieran los anuros), aunque no siempre se les podía proporcionar la misma cantidad de alimento por que la cantidad de alimento en el campo no siempre era abundante, dependiendo del tiempo y las condiciones atmosféricas. Los alimentos se recolectaban con malla fina en las que se pudieran coleccionar tanto insectos muy pequeños como grandes, estos se les introducían en el espacio en que estaban (terrario). De estos individuos juveniles se midieron semanalmente la longitud y peso, pero no siempre lo realizaba la misma persona por lo que algunos datos en longitud corporal variaban posiblemente por las técnicas de medición y por no tener siempre la cantidad de alimento diario a veces bajaban de peso, durante todo el período hasta que llegaron a presentar rasgos de adultos (cantos, rasgos distintivos de machos, tamaño) y luego fueron liberados entre 5 y 10 metros de la laguna.

Método de análisis de resultados

Para los análisis de datos se utilizaron los programas Microsoft Excel 2010, 2013 e IBM SPSS versión 19. Microsoft Excel se utilizó en los análisis descriptivos de abundancia de individuos en todo el período por especie, sitios de capturas, dirección, desarrollo de las especies seguidas en cautiverio. IBM SPSS se utilizó para los análisis de correlación entre abundancia de individuos observados y las diferentes variables ambientales estudiadas utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Para los análisis de correlación se analizaron las nueve variables ambientales mencionadas anteriormente (precipitación de 4pm-9pm, nivel de la laguna, temperatura de la laguna, temperatura del aire, humedad relativa, precipitación, media escalar de la velocidad del viento, presión barométrica y radiación solar media) y las abundancias relativas de total de individuos, individuos que se dirigían hacia el bosque, individuos que se dirigían hacia el humedal, y algunas de las especies más abundantes (*Chaunus marinus*, *Engystomops pustulosus*, *Hypopachus variolosus*, *Incilius coccifer*, *Incilius luetkenii*, *Leptodactylus fragilis*, *Rhinophrynus dorsalis* y *Leptodactylus melanonotus*). El análisis se hizo con la abundancia y registro de datos ambientales por día (días muestreados o abierto las trampas).

Como se tuvo acceso a los datos registrados desde el 2009, se realizaron algunos análisis de los periodos de muestreo anteriores para comparar esos resultados

con los resultados obtenidos en el período 2013-2014, y ver si la abundancia de la comunidad de anuros se mantenía similar o si había variaciones. En estas comparaciones de los 4 períodos de estudio se incluyeron solamente las abundancias totales de anuros adultos por cada periodo y la biomasa total de juveniles en cada período. Aunque en períodos anteriores en algunos casos se utilizaron 3 o 4 de los sistemas de trampas ya establecidos, en las comparaciones de estas abundancias se hicieron con los datos de 2 sistemas de trampas para homogenizar la distancia muestreadas con las del período 2013, y fueran más confiable las comparaciones.

Esquemas del sistema de trampas.

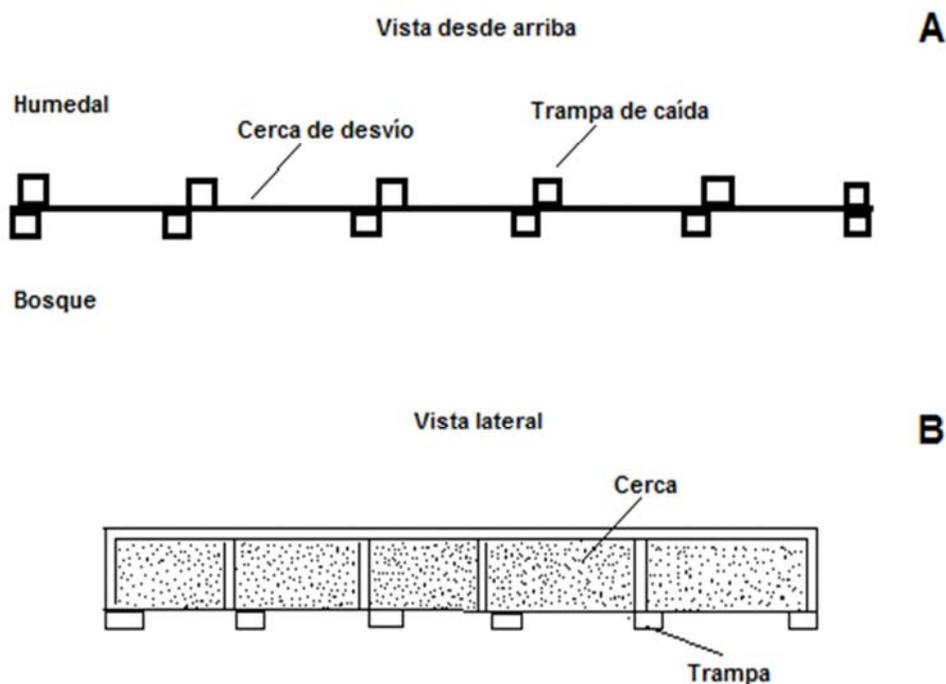


Fig. 2 Esquema de sistemas de trampas (A) Vista desde arriba, (B) Vista lateral.

En la fig. 2, (A) se puede observar el sistema de trampa desde arriba, de cómo el cerco de desvío separaba a los individuos que se encontraban ya sea al lado del humedal o al lado del bosque (cerca aproximadamente 150 m de longitud). Las trampas de caída estaban ubicadas a lo largo de toda la cerca de desvío por ambos lados separadas entre sí de 6 a 8 metros. La fig. (B) se puede observar el sistema de trampa vista lateral donde se ve que la cerca era de cedazo sostenida

con madera, tenía una altura de aproximadamente 70 cm y uno de los lados en que estaban ubicadas las trampas de caídas a lo largo del cerco.

VI. RESULTADOS

6.1. Abundancia de anuros capturados en el muestreo 2013

Durante el período de muestreo, se capturaron 7806 anuros tanto adultos como juveniles, representando 13 especies de anuros, comprendidos en 6 familias: *Chaunus marinus*, *Incilius coccifer*, *Incilius luetkenii* (familia Bufonidae); *Dendropsophus microcephalus*, *Scinax staufferi*, *Smilisca baudinii*, *Trachycephalus venulosus* (familia Hylidae); *Leptodactylus fragilis*, *Leptodactylus melanonotus* y *Engystomops pustulosus* (familia Leptodactylidae); *Hypopachus variolosus* (familia Microhylidae); *Lithobates forreri* (familia Ranidae) y *Rhinophrynus dorsalis* (familia Rhinophrynidae).

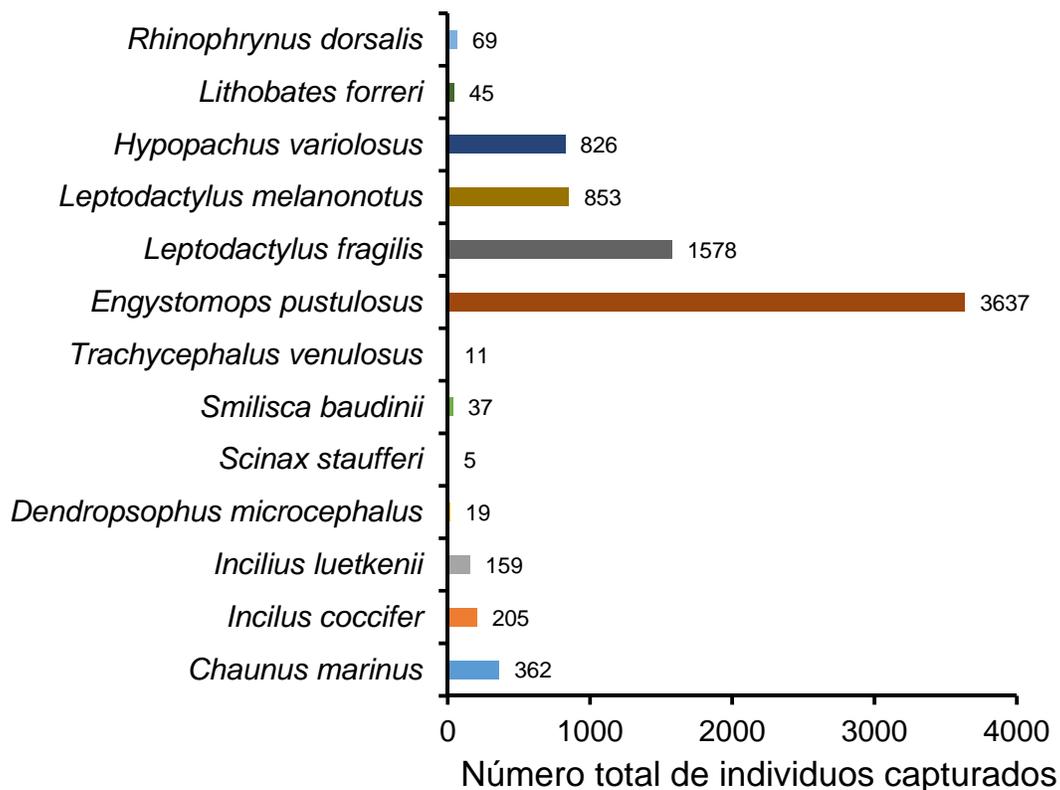


Fig. 3 Total de individuos por especie (adultos y juveniles), capturados durante el muestreo del período reproductivo.

Las especies capturadas con mayor frecuencia durante todo el periodo de muestro fueron: *Engystomops pustulosus* (3637 de individuos), seguida de *Leptodactylus fragilis* (1578 individuos), *Leptodactylus melanonotus* (853 individuos) e *Hypopachus variolosus* (826 individuos); mientras que las especies arborícolas (familia Hylidae) mostraron frecuencias de captura muy bajas (Ver fig. 3). Hay un sesgo en las capturas de especies con hábitos arborícolas debido a que lograban evadir las trampas.

Las capturas de adultos de las diferentes especies coinciden con la abundancia relativa de estas observadas en el campo. El Cuadro 1 muestra los adultos capturados de cuatro periodos de estudio.

Se utilizan los términos 2009, 2010, 2011 y 2013 aunque no corresponda al sistema de calendarización de enero a diciembre, sino solamente para indicar el año al que pertenece o que inició cada período de monitoreo.

Cuadro 1. Total de adultos por especie, capturados durante periodos reproductivos 2009, 2010, 2011 y 2013.

| Especies | 2009 | 2010 | 2011 | 2013 |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Chaunus marinus</i> | 30 | 17 | 2 | 9 |
| <i>Dendropsophus microcephalus</i> | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Engystomops pustulosus</i> | 788 | 2403 | 1664 | 2321 |
| <i>Hypopachus variolosus</i> | 751 | 428 | 1158 | 373 |
| <i>Incilius coccifer</i> | 46 | 6 | 27 | 56 |
| <i>Incilius luetkenii</i> | 154 | 141 | 71 | 152 |
| <i>Leptodactylus fragilis</i> | 492 | 810 | 261 | 477 |
| <i>Leptodactylus melanonotus</i> | 373 | 820 | 590 | 660 |
| <i>Lithobates forreri</i> | 5 | 12 | 8 | 1 |
| <i>Rhinophrynus dorsalis</i> | 73 | 891 | 65 | 68 |
| <i>Smilisca baudinii</i> | 2 | 7 | 12 | 8 |
| <i>Scinax staufferi</i> | 0 | 1 | 0 | 4 |
| <i>Trachycephalus venulosus</i> | 0 | 1 | 2 | 8 |

Del total de individuos adultos capturados en el período 2013, se puede observar que se encontraron más individuos de la especie *Engystomops pustulosus* con 2321 individuos, seguido de *Leptodactylus melanonotus* con 660 individuos, *Leptodactylus fragilis* con 477 individuos, *Hypopachus variolosus* con 373

individuos y de este grupo las especies que presentaron menor abundancia fueron *Dendropsophus microcephalus*, *Lithobates forreri*, *Scinax staufferi*. (Ver cuadro 1).

En el período 2013 se registró la segunda mayor abundancia de individuos adultos, si se compara con los períodos anteriores el período 2010 el primer lugar con mayor abundancia.

En comparación con los períodos anteriores se observa que la especie *E. pustulosus* siempre se mantiene como la especie más abundante, y las especies *L. fragilis*, *H. variolosus* y *L. melanonotus* eran abundantes pero con variabilidad en posición entre ellas en los períodos anteriores, *H. variolosus* es la segunda especie más abundante en el 2009 y 2011, mientras que en el 2010 la especie que ocupó el segundo lugar fue *R. dorsalis*, mostrando solamente en ese año la abundancia más alta (Ver cuadro 1).



6.2 Patrones de actividad reproductiva

Existe una variación en los patrones de actividades de cada especie a lo largo del período. Los picos de actividad se observan en distintos meses de acuerdo a la especie, ya sea por los períodos de lluvia donde estos anfibios se preparan para la reproducirse o cuando el período lluvioso está terminando y están preparándose para la estivación en la estación seca.

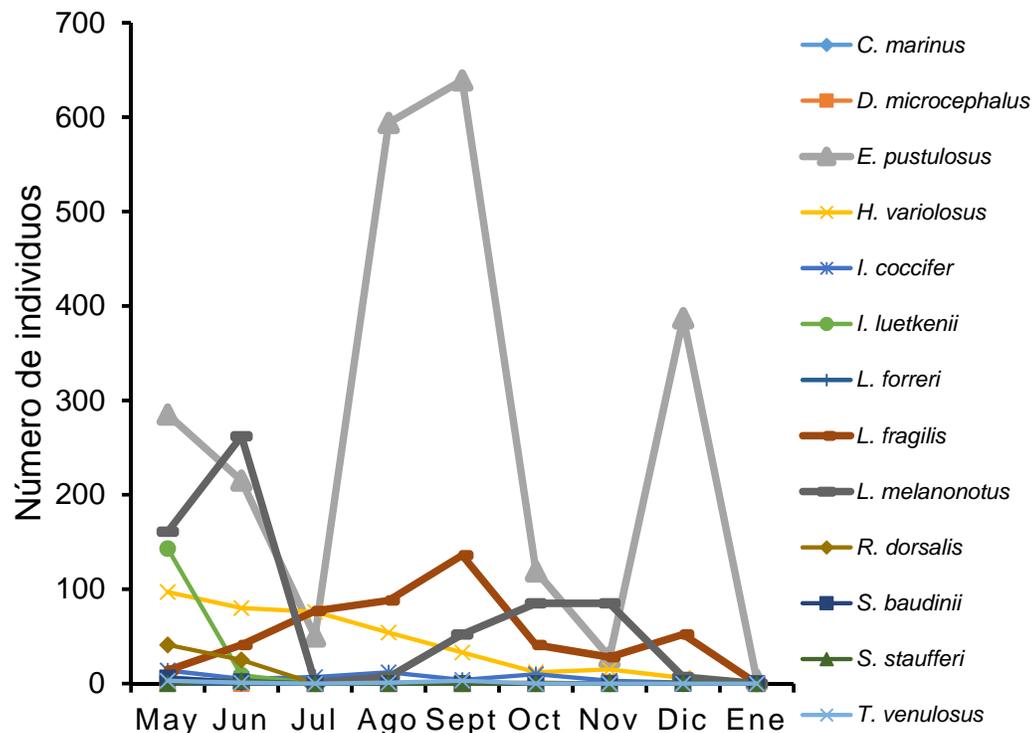


Fig. 4 Fluctuación en el número de individuos adultos de las especies por mes.

La especie *E. pustulosus* presenta tres picos de mayor actividad, el primero en mayo (285 individuos), el segundo entre agosto y septiembre (1233 individuos entre ambos meses) y el tercero en diciembre (387 individuos), siendo el segundo pico de mayor actividad; *L. fragilis* presenta 3 picos de actividad en julio (77 individuos), septiembre (136 individuos) y diciembre (52 individuos); *L. melanonotus* presenta la mayor actividad en junio (262 individuos) y la siguiente mayor actividad entre los meses de septiembre a noviembre; *H. variolosus* inicia su patrón de actividad en mayo (97 individuos) y permanece casi constante hasta agosto y luego va reduciéndose en el resto del año; *I. luetkenii* (143 individuos) y *R. dorsalis* (41 individuos) presentan su mayor actividad en mayo y en el resto del

año es nula; en el resto de las especies los patrones de actividad son más reducidos en comparación con las especies antes mencionadas. (Ver fig. 4).

Desplazamientos que realizan adultos

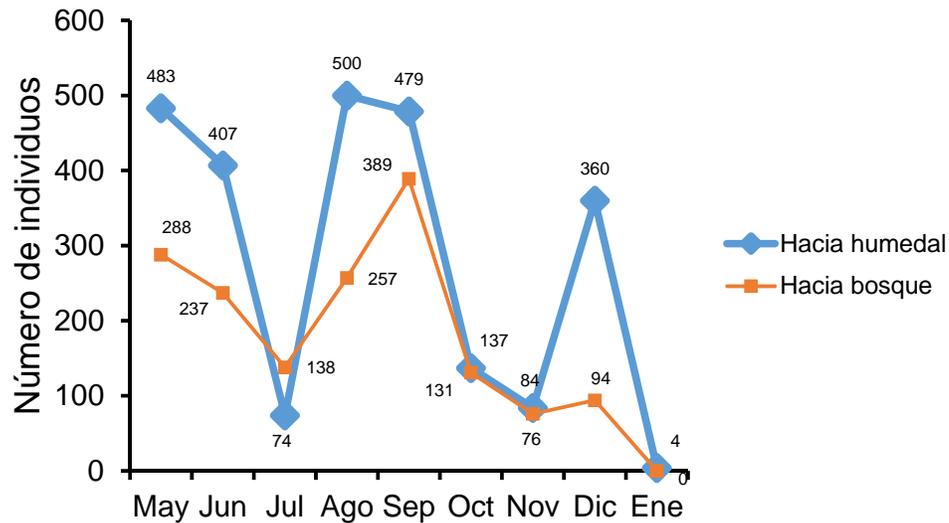


Fig. 5 Número de individuos adultos que desplazan desde el humedal hacia el bosque y desde el bosque hacia el humedal por mes.

La línea más gruesa representa a los individuos adultos que se asumen van al humedal a reproducirse.

Se observa tres picos de actividad hacia el humedal, el primer pico entre mayo y junio (890 individuos entre ambos meses), el segundo entre agosto y septiembre (797 individuos entre ambos meses) y el tercero en diciembre (360 individuos), y los movimientos hacia el bosque en los meses de mayo y junio (525 individuos entre ambos meses) el primer pico y el segundo en septiembre (389 individuos), siendo el segundo pico el de mayor actividad (Ver fig. 5).

6.3 Variables ambientales relacionadas con abundancia de anuros

La abundancia de anuros está influenciada por diferentes factores ambientales. Se utilizaron algunas variables ambientales como la precipitación de 4pm-9pm, nivel de la laguna, temperatura de la laguna, temperatura del aire, humedad relativa, precipitación media del día, media escalar de la velocidad del viento, presión barométrica y radiación solar media, para hacer un análisis a partir de un modelo de regresión múltiple entre diferentes variables respuestas (abundancias de anuros), usando el índice de correlación de Pearson.



Cuadro 2. Resultados de correlaciones de Pearson y significancia, entre las variables ambientales y abundancia relativa de anuros en el período reproductivo.

Total ind. R² (Coeficiente de determinación); gl (Grados de libertad); P (Valor P); Total ind. (Total de individuos); Hacia el bosque (Individuos que se dirigen del humedal hacia el bosque); Hacia el humedal (Individuos que se dirigen del bosque hacia el humedal); H_R (Humedad relativa); N_L (Nivel de la laguna); Pre (Precipitación); Pre.4-9 pm (Precipitación de 4-9pm); P_B (Presión barométrica); R. solar (Radiación solar media); T° aire (Temperatura del aire); T° laguna (Temperatura de la laguna); Vel. Viento (Velocidad del viento); *. (La correlación es significativa al nivel 0.05); **. (La correlación es significativa al nivel de 0.01).). Los coeficientes de correlación que resaltan en negrita son los que se consideran tienen mayor relación tomando en cuenta aquellas en las que el índice de correlación de Pearson se acerca más a +1 desde el 0.3.

| 2013 | R2 | gl | P | H _R | N _L | Pre. | Pre. (4-9 pm) | P _B | R. solar | T° aire | T° laguna | Vel. viento |
|------------------------------|-------|----|------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|----------|-----------|-------------|
| Total ind. | 0,358 | 4 | 0 | 0,493** | 0,339** | 0.351 | 0,340** | 0.038 | -0,133 | -0.457 | 0.029 | -0.473 |
| Hacia el bosque | 0,37 | 5 | 0 | 0,484** | 0,297** | 0,384** | 0.345 | 0,141* | -0,089** | -0.462 | -0.105 | -0.059 |
| Hacia el humedal | 0,184 | 4 | 0 | 0.284 | 0,249** | 0.157 | 0,183* | -0.1 | -0.125 | -0.247 | 0,172** | -0,279** |
| <i>C. marinus</i> | 0,152 | 6 | 0 | 0,088** | 0,160** | 0.004 | 0.025 | 0,075* | 0,071 | 0,01** | 0.004 | -0.1 |
| <i>E. pustulosus</i> | 0,201 | 3 | 0 | 0.283 | 0,362** | 0.059 | 0.05 | -0.056 | -0.102 | -0.26 | 0,091* | -0,286** |
| <i>H. variolosus</i> | 0,406 | 2 | 0 | 0,323** | 0.094 | 0.538 | 0,614** | 0.084 | -0.013 | -0.279 | 0.033 | -0.308 |
| <i>I. coccifer</i> | 0,056 | 3 | 0,02 | 0.045 | 0.158 | 0.086 | 0,101 | 0.062 | -0.022 | -0.05 | -0.007 | -0,085** |
| <i>I. luetkenii</i> | 0,313 | 4 | 0 | 0.034 | -0,501** | 0,164* | 0,066 | 0.125 | 0.104 | 0,004** | 0.109 | -0.077 |
| <i>L. fragilis</i> | 0,216 | 4 | 0 | 0,355** | 0,288** | 0.208 | 0.169* | 0,137* | -0.136 | -0.375 | -0,206** | -0.311 |
| <i>L. melanonotus</i> | 0,23 | 5 | 0 | 0,322** | -0,049** | 0.31 | 0,288** | -0,102** | -0.123 | -0,309** | 0,138* | -0.285 |
| <i>R. dorsalis</i> | 0,421 | 3 | 0 | 0.082 | -0,227** | 0.610** | 0.540** | -0.078 | -0.085 | -0.074 | 0.041 | -0.058 |

De las 9 variables meteorológicas estudiadas para el periodo 2013 considerando las variables que tienen mayor relación (tomando en cuenta aquellas en las que el índice de correlación de Pearson se acerca más a +1 desde el 0.3) con las diferentes abundancias. Podemos decir que la humedad relativa se relaciona positivamente con el total de individuos capturados, los individuos que se dirigen del humedal hacia el bosque, y las abundancias de las especies de *H. variolosus*, *L. fragilis* y *L. melanonotus*; El nivel de la laguna se relaciona positivamente con el total de individuos capturados y la abundancia con la especie *E. pustulosus*; la precipitación media se relaciona positivamente con los individuos que se dirigen del humedal hacia el bosque y la abundancia de la especie *R. dorsalis*; la precipitación durante el muestreo de 4-9 pm se relaciona positivamente con el total de individuos capturados, la abundancia de las especies de *H. variolosus* y *R. dorsalis* (Ver cuadro 2).

6.4 Productividad secundaria de anuros

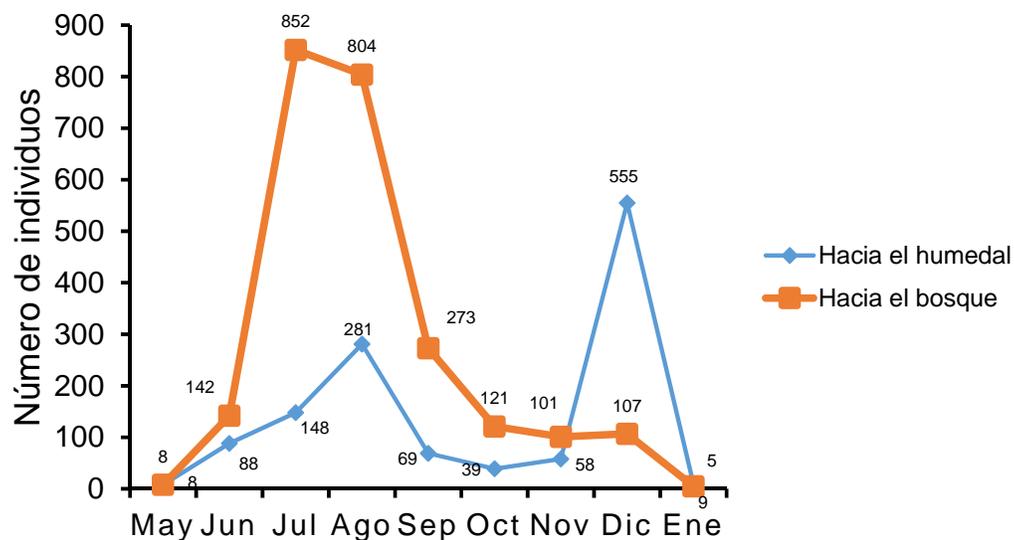


Fig. 6 Fluctuación del número de individuos emergentes por mes.

El número de capturas de juveniles fue de 3668 individuos, siendo julio y agosto los meses con mayor emergencia del humedal hacia el bosque con 1656 individuos, y en diciembre hay un pico de actividad de 555 individuos que se dirigen del bosque hacia el humedal.

Fluctuación de biomasa

Los pulsos de entrada y salida de juveniles desde y hacia la laguna pueden traducirse en pulsos de biomasa anfibia que se transfiere desde el humedal hacia el bosque.

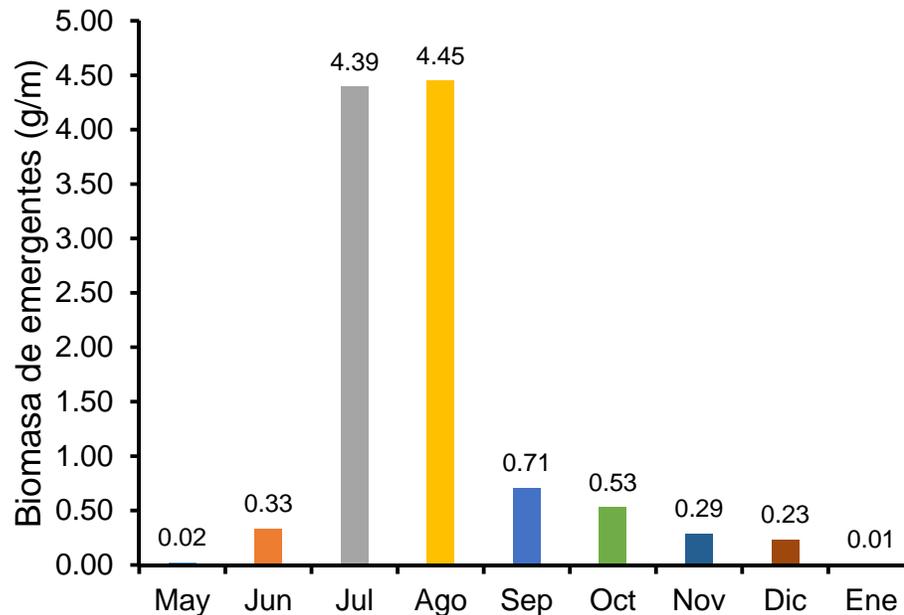


Fig. 7 Biomasa de juveniles que emergen del humedal hacia el bosque mensualmente.

Se muestra los patrones de flujo de biomasa en juveniles donde la productividad secundaria difiere a lo largo de los meses en el período, los mayores aporte se dieron durante los meses de julio y agosto (8.88 g/m biomasa aportada por ambos meses); el mes en los que se presentó menos aporte de productividad secundaria fue al inicio del periodo en mayo (0.02 g/m) y al finalizar el período en enero (0.01 g/m) (Ver fig. 7).

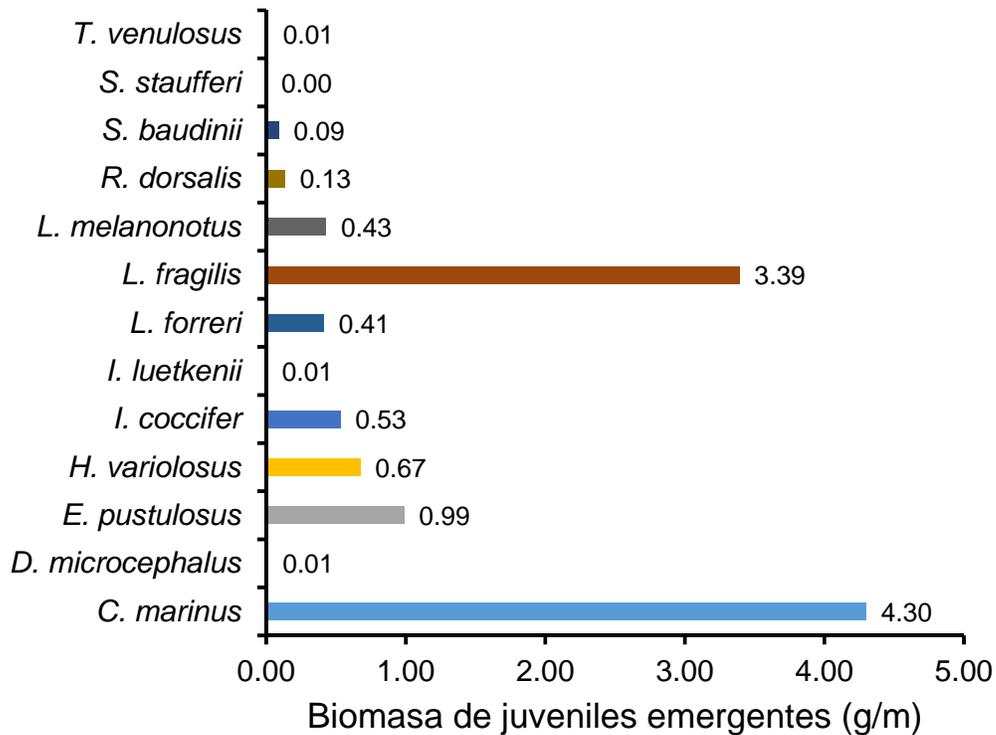


Fig. 8 Biomasa de juveniles emergentes por especie.

El aporte de biomasa de juveniles difiere en las diferentes especies en el período de muestreo, se puede observar que las especies que aportan mayor cantidad de biomasa son *C. marinus* (4.30 g/m), *L. fragilis* (3.39) y *E. pustulosus* (0.99); las especies que aportan menos biomasa son *S. staufferi*, *T. venulosus* y *I. luetkenii* (Ver fig. 8).

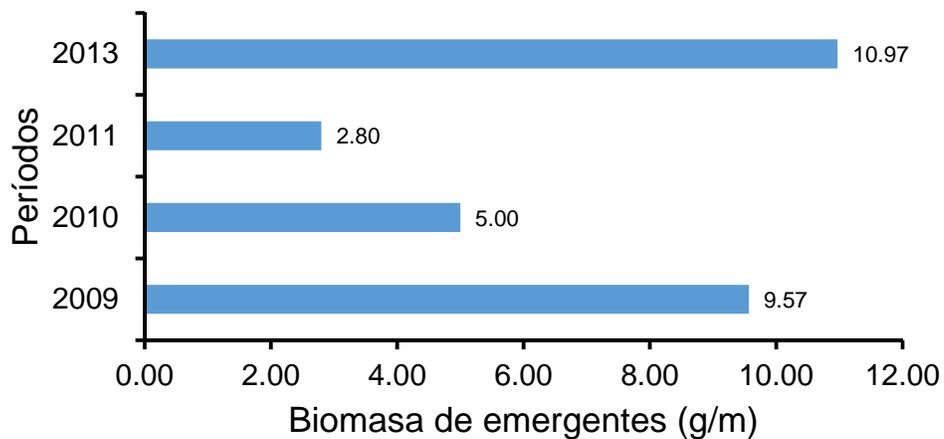


Fig. 9 Variación anual de biomasa de juveniles emergentes.

Diferencias anuales en la cantidad de biomasa de juveniles se traducen en las diferencias en la contribución de cada especie a la biomasa total, que cambia en los diferentes años. En el período 2013 se aportó una mayor cantidad de biomasa de juveniles emergente y el 2011 una menor cantidad de biomasa comparada con los demás períodos reproductivos (Ver fig.9).

6.5 Patrones de actividad en muestreos de 24 horas

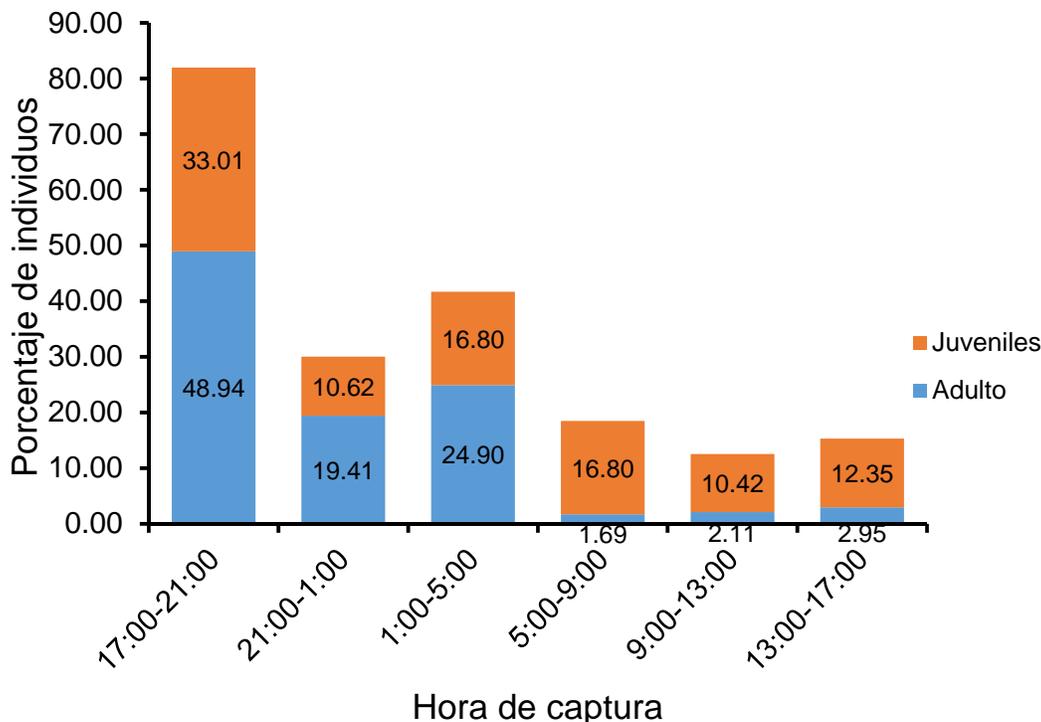


Fig. 10 Porcentaje de individuos (adultos y juveniles) por horas.

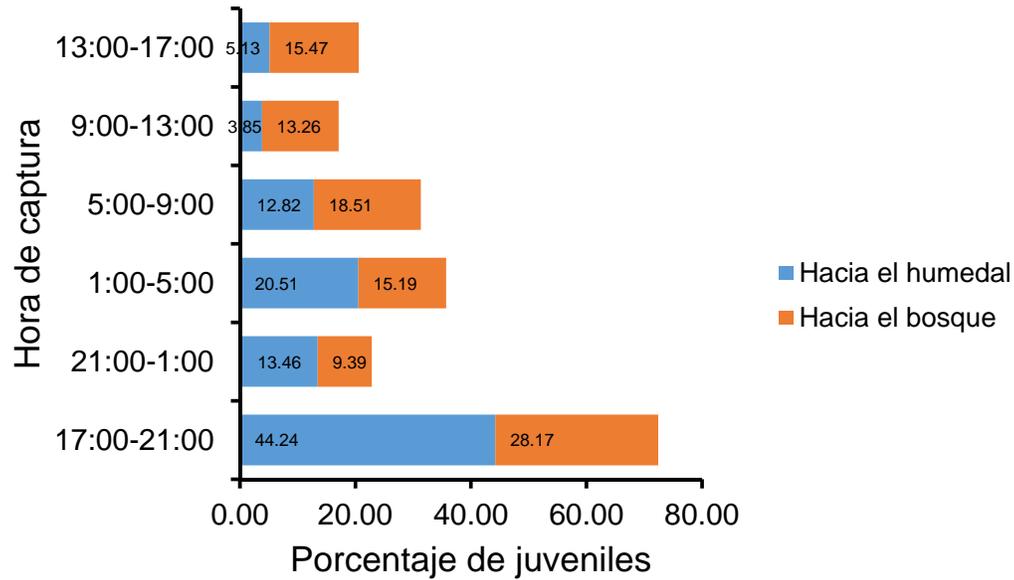
La actividad de anuros en el sitio reproductivo no es homogénea a lo largo del día, aunque se encontró un patrón similar para las especies terrestres más comunes. En general, la principal actividad sucede en la noche, así pareciera que los anuros se trasladan hacia o desde el sitio de reproducción, evitando las altas temperaturas, baja humedad y depredadores que suelen caracterizar el ambiente diurno. El pico de mayor actividad ocurre durante las primeras horas de la noche, por lo que el muestreo de 17:00-21:00 horas generaron la mayor cantidad de animales capturados (Ver fig. 10).

Durante el día, poca actividad de adultos fue registrada (6.75% de individuos), la mayor actividad de adultos se observa en la noche (93.25% de individuos); en

días poco soleados la actividad de juveniles emergentes durante las horas del día es relevante (39.57% de los individuos) y mayor actividad en la noche (60.43% de individuos). (Ver fig. 10).

El mayor porcentaje de individuos tanto juveniles como adultos se dio en el muestreo de las 17:00-21:00 y la menor de las 9:00-13:00 (Ver fig. 10). Se puede estimar que la contribución del muestreo de 4 horas durante el inicio de la noche es apenas una fracción del total de individuos a esperar llegue a las trampas, y que esa fracción difiere entre adultos y juveniles emergentes.

A



B

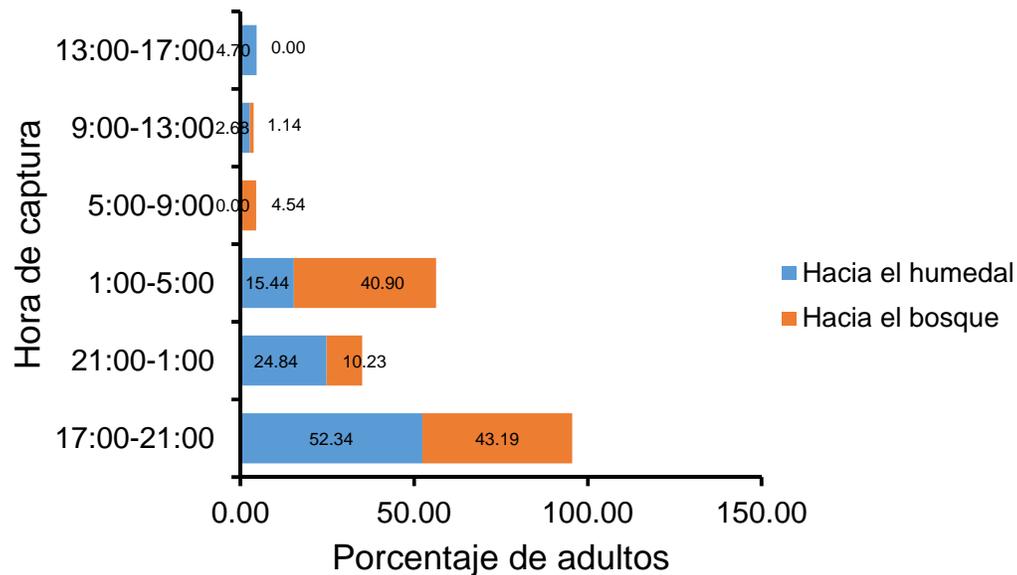


Fig. 11 Porcentaje de individuos hacia el humedal y hacia el bosque, en horas de captura en muestreos de 24 horas. (A) Juveniles, (B) Adultos.

El mayor porcentaje de juveniles se dio entre las 17:00-21:00 tanto para los individuos que se dirigen hacia el bosque como hacia el humedal, teniendo un menor porcentaje de individuos que se dirigen hacia el humedal entre las 9:00-13:00 y el menor porcentaje de los individuos que se dirigen hacia el bosque entre las 21:00-1:00. (Ver fig. 11 A).

El mayor porcentaje de actividad en los adultos se dio entre las 17:00-21:00 tanto como para los individuos que se dirigen hacia el humedal como para el bosque, teniendo un menor porcentaje de 5:00-9:00 en los individuos que se dirigen hacia el humedal y para los individuos que se dirigen hacia el bosque el menor porcentaje de actividad se dio de las 13:00-17:00. (Ver fig. 11 B).

6.6 Tiempo de desarrollo de 3 especies de anuros

Cuadro 3. Tiempo de desarrollo (en días) de anuros previo a la metamorfosis.

| Especie | Fecha de colecta | Iniciación de extremidades posteriores | Extremidades posteriores formadas | Cuatro extremidades formadas | Absorción de la cola |
|---------------------|------------------|--|-----------------------------------|------------------------------|----------------------|
| <i>I. luetkenii</i> | 23-may | 20 | 29 | 31 | 32 |
| <i>C. marinus</i> | 25-may | 27 | 84 | 91 | 92 |
| <i>S. baudinii</i> | 01-jun | 24 | 32 | 100 | 101 |

Los tiempos de desarrollo de la metamorfosis difiere entre si desde la puesta de huevos hasta el inicio de la formación las extremidades posteriores, en el caso de *Incilius luetkenii* presenta un promedio de 20 días (aproximadamente 3 semanas); *Chaunus marinus* presenta un promedio de 27 días (aproximadamente 4 semanas) y en *Smilisca baudinii* presenta un promedio de 24 días (aproximadamente 3.5 semanas).

La siguiente etapa se tomó en cuenta cuando ya las extremidades posteriores estaban formadas y en el caso de *Incilius luetkenii* presenta un promedio de 26 días (aproximadamente 4 semanas); *Chaunus marinus* presenta un promedio de 84 días (aproximadamente 12 semanas) y en *Smilisca baudinii* presenta un promedio de 32 días (aproximadamente 4.5 semanas).

Otra etapa que se observó fue cuando ya tenían las cuatro extremidades formadas, en el caso de *Incilius luetkenii* presenta un promedio de 31 días (aproximadamente 4.5 semanas); *Smilisca baudinii* presenta un promedio de 100 días (aproximadamente 14 semanas) y *Chaunus marinus* presenta un promedio de 91 días (aproximadamente 13 semanas).

Para el tiempo en que absorbían la cola, en el caso de *Incilius luetkenii* presenta un promedio de 32 días (aproximadamente 4.5 semanas); *Chaunus marinus* presenta un promedio de 91 días (aproximadamente 13 semanas) y *Smilisca baudinii* presenta un promedio de 100 días (aproximadamente 14.2 semanas).

De igual manera, el crecimiento de los recién juveniles en cautiverio permite tener una idea de tiempos mínimos de desarrollo hasta llegar a tamaño adulto. Para algunas especies, estos tiempos se siguieron a partir de alimentaciones constante ad libitum (a placer, a voluntad).

Las figuras 12-14 muestra el crecimiento, en masa corporal y longitud corporal hasta adquirir el tamaño promedio de adulto para las especies *Incilius luetkenii*, *Chaunus marinus* y *Smilisca baudinii*.

Se estima que *I. luetkenii* puede durar aproximadamente unas 14 semanas para mostrar rasgos de adultos (tomandose en cuenta canto, longitud corporal y coloración) (Ver fig. 12).

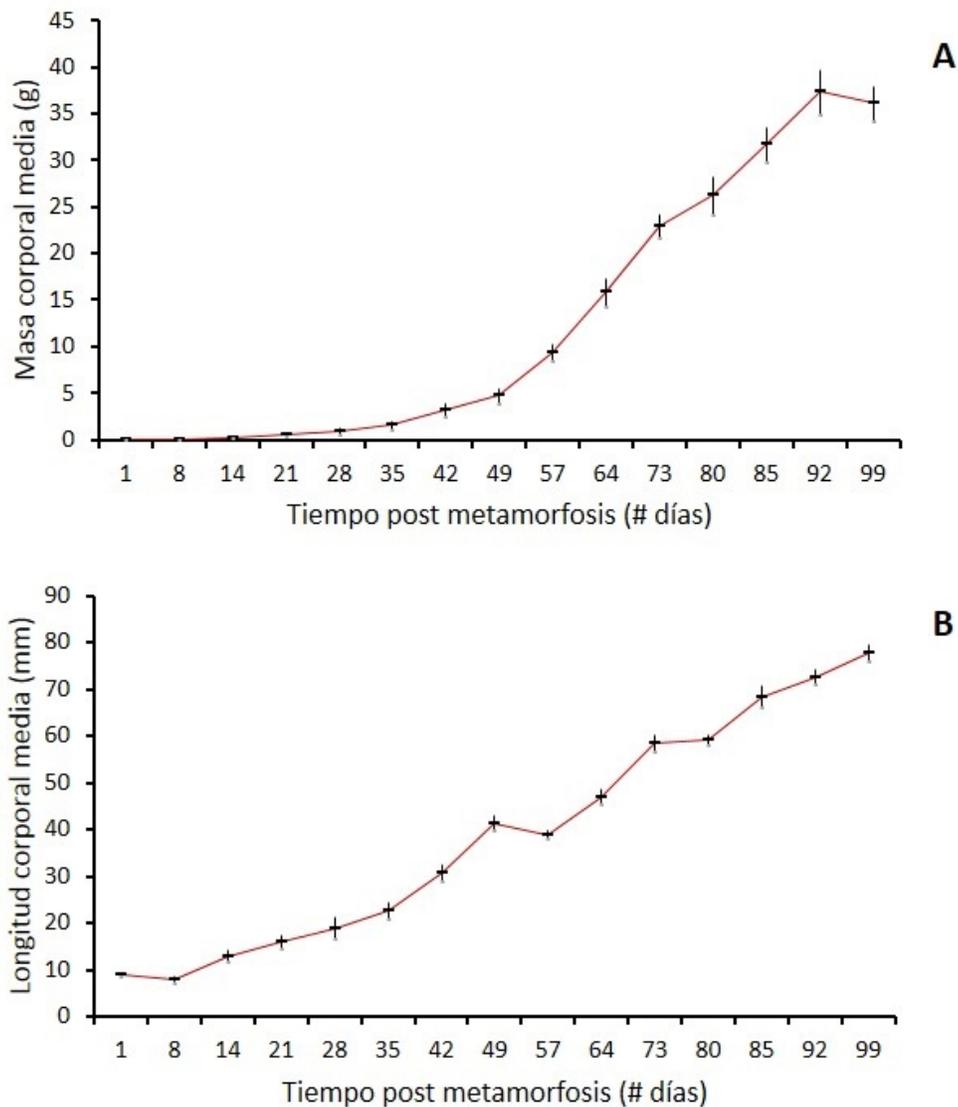


Fig. 12 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Incilius luetkenii* (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetros.

La especie *C. marinus* puede considerarse que tarda aproximadamente unas 30 semanas para mostrar rasgos de adultos (Ver fig. 13).

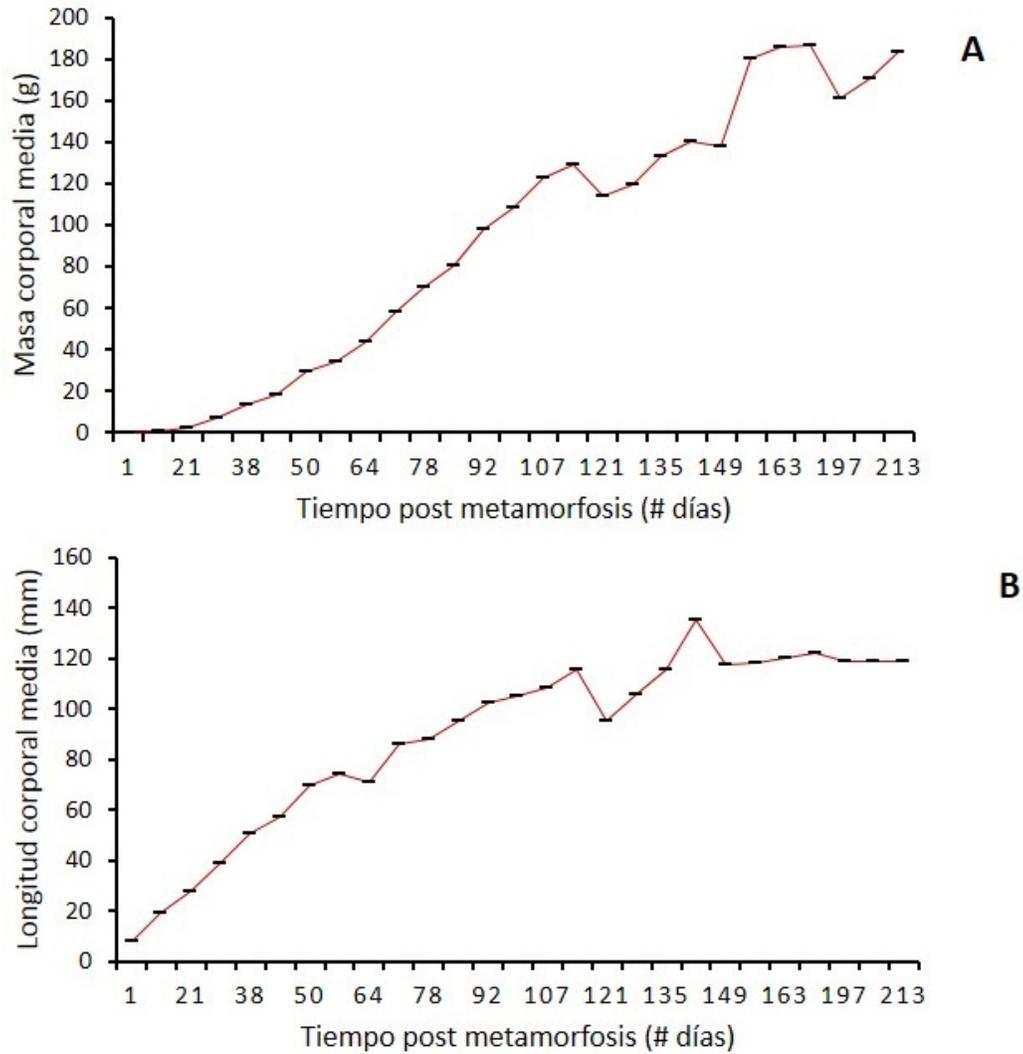


Fig. 13 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Chaunus marinus*. (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetros.

Se estima que *S. baudinii* puede durar aproximadamente unas 14 semanas hasta mostrar rasgos de adultos (observándose presencia de sacos vocales, longitud corporal y canto) (Ver fig. 14).

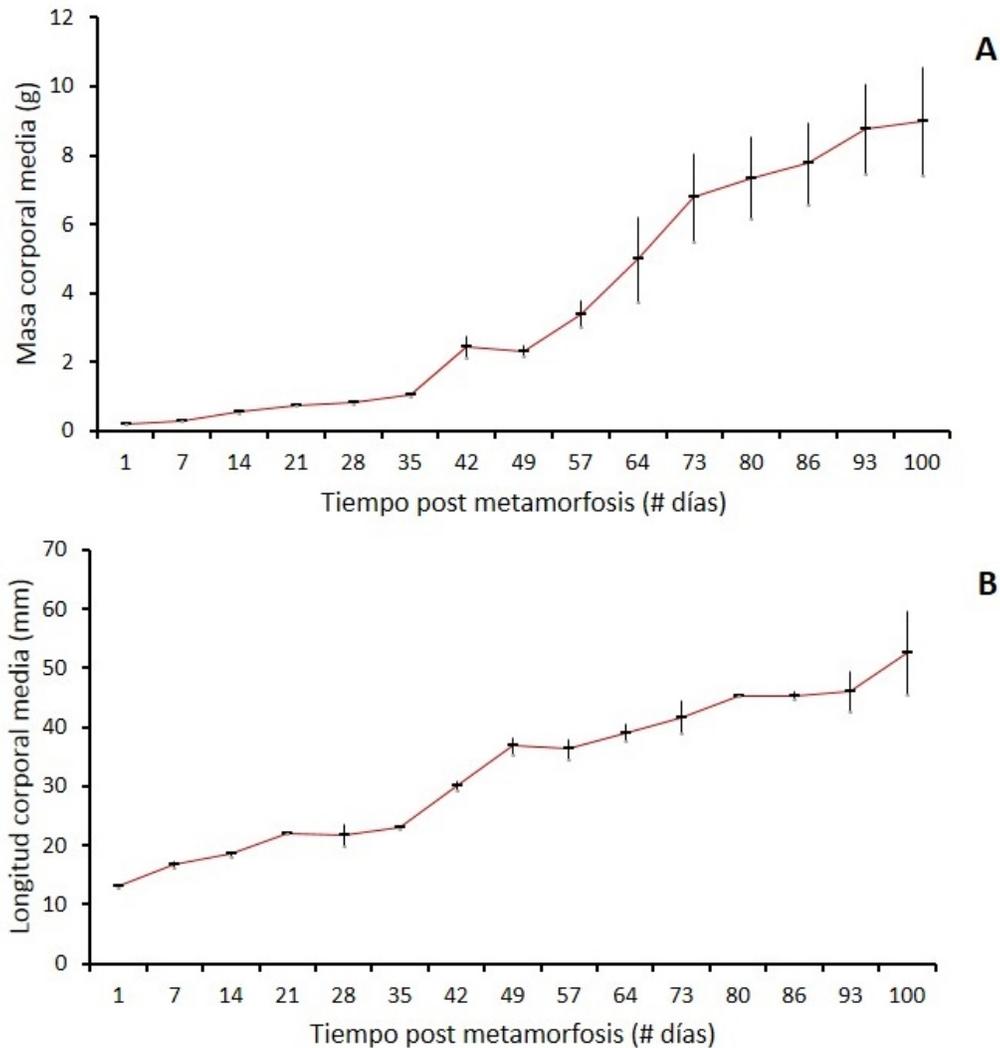


Fig. 14 Longitud corporal y masa corporal en días, desde la metamorfosis hasta mostrar rasgos de adultos en *Smilisca baudinii*. (A) Masa corporal media en gramos, (B) Longitud corporal media en milímetros.

Estos datos revelan que estas especies pueden mostrar rasgos de adulto durante los meses subsiguientes a su emergencia de metamorfosis, es decir antes de concluir el periodo reproductivo. Se desconoce si estos individuos han alcanzado la madurez sexual.

VII. DISCUSIÓN

Las especies *Engystomops pustulosus* (estuvo relacionada positivamente con el nivel de la laguna), *Leptodactylus fragilis*, *Leptodactylus melanonotus* e *Hypopachus variolosus* (relacionados con la humedad relativa) fueron las que presentaron mayor abundancia de las trece especies encontradas, son especies de hábitos terrestres y que pueden encontrarse activas durante varias semanas e incluso todo el periodo de la estación húmeda, por lo que posiblemente sea por estas razones que se observó mayor abundancia de estas especies, mientras que las especies *R. dorsalis* e *I. luetkenii* por ejemplo el hecho de que presenten menores abundancias de las especies con hábitos terrestres posiblemente obedece al hecho de que solamente se encuentran activas unos pocos días o semanas en el inicio de la estación húmeda. Las especies arborícolas (familia Hylidae) mostraron frecuencias de captura muy bajas por que hubo un sesgo en las capturas de éstas especies debido a que lograban evadir las trampas por lo cual no se puede afirmar realmente que así de baja es la abundancia de estas especies aunque en observaciones generales en otros sitios (excluyendo los sitios de muestreo) se observó poca abundancia en comparación con el resto de las especies (ver pág. 32, fig. 3). Algunos investigadores informan sobre la influencia de la precipitación y la temperatura en la reproducción de la comunidad de anuros (Blaustein *et al.* 2001).

Se encontró una concordancia entre la abundancia general de individuos y la precipitación media anual registrada en los periodos si se considera la influencia de las precipitaciones en la actividad reproductiva de anuros. En el 2013 se registró la segunda mayor abundancia (4138 individuos) en comparación con los otros periodos, y se registró una precipitación media anual de 5.11 mm. El período 2010 fue el de mayor abundancia (5537 individuos) y según registros de datos ambientales para ese año se registró una mayor precipitación media anual (5.83 mm.); el período 2009 fue el de la menor abundancia (2714 individuos) y en registros de datos de la precipitación media anual se considera la más baja (3.42 mm) (Ver pág. 33, cuadro 1). Todas estas especies tienen su reproducción en cuerpos de agua en el suelo, por lo cual dependen principalmente de la

precipitación (aún más considerando el hecho de que el humedal es de tipo estacional y necesita de la precipitación para su llenado y mantenimiento) y sea eso posiblemente lo que responde en estas concordancias entre abundancia y precipitación media anual. La temperatura y precipitaciones, en varias ocasiones han sido identificadas como las principales determinantes de la variación estacional en la actividad de la comunidad de anuros (Canavero *et al.* 2008).

Los humedales estacionales del Parque Nacional Palo Verde son empleados como sitios reproductivos para la comunidad de anuros que habita los bosques secos adyacentes. Diferentes estrategias reproductivas son aprovechadas por miembros de esta comunidad para evitar traslape espacial y temporal durante la reproducción, aunque la mayoría de las especies coinciden en los humedales al inicio de la época lluviosa. Se pueden observar tres patrones reproductivos en la comunidad de anuros, especies con reproducción explosiva (*R. dorsalis* e *I. luetkenii*), especies con reproducción prolongada (*H. variolosus*, *L. melanonotus*) y especies con reproducción continua a lo largo del período lluvioso (*E. pustulosus*, *L. fragilis* e *I. coccifer* (el último con menor abundancia)). En el caso de *E. pustulosus* una especie de reproducción continua presento 3 picos: el primero en mayo teniendo una precipitación media anual de 11.42 mm.; el segundo pico entre agosto y septiembre con una precipitación de 4.67 mm. y 8.39 mm.; y el tercer pico en diciembre con una precipitación de 0.06 mm. En las especies con reproducciones explosivas como *R. dorsalis* presento mayor actividad entre mayo y junio con una precipitación media anual de 11.42 mm. y 5.90 mm. En especies con reproducción prolongada como *L. melanonotus* presento 3 picos de actividad el primero en julio con una precipitación media anual de 8.17 mm, en septiembre con una precipitación de 8.39 mm. y diciembre con una precipitación de 0.06 mm. (Ver pág. 35, fig. 4). Algunas diferencias fenológicas se asociaron con diferentes estrategias de apareamiento. Reproducciones explosivas son más comunes en las estaciones húmedas que se extiende por unos pocos días (incluso por algunas horas, reproducciones prolongadas por tener una duración de varias semanas o meses con los miembros más persistentes de este conjunto y reproducción continua presente durante todo el período (Donnelly y Guyer 1994).

El desplazamiento de los individuos adultos durante las primeras lluvias en mayo (precipitación de 11.24 mm.), es principalmente desde el bosque hacia el humedal donde las especies encontradas empiezan su actividad reproductiva cuando empiezan a formarse las primeras charcas luego de que el suelo se ha saturado. Conforme el nivel del agua en el humedal va aumentando, los adultos regresan al bosque. De esta manera se produce una transferencia de anuros primeramente del bosque hacia el humedal (cuando van a reproducirse al humedal). Luego se presenta otro pico de actividad en adultos hacia el humedal entre los meses de agosto y septiembre con una precipitación media de 4.67 mm. y 3.39 mm. (Ver pág. 36, fig. 5). A pesar de que todos los miembros de la comunidad de anuros inician su actividad reproductiva durante las primeras lluvias, cuando las lagunas empiezan a llenarse, es evidente que existe una segregación temporal de la fenología reproductiva, especialmente en términos de su extensión a lo largo del período.

La reproducción de las especies explosivas está muy restringida a las primeras lluvias fuertes de la temporada como *R. dorsalis* e *I. luetkenii* en el mes de mayo, por ejemplo en *R. dorsalis* se observó mayor abundancia de individuos en los días que hubo lluvia fuerte o al siguiente día (iniciando el periodo de lluvias), la mayor actividad de estos individuos duró aproximadamente dos semanas (desde el 21 de mayo (cuando se observaron grandes cantidades tanto en sitios de trapeo como otros observados en campo) hasta los primeros cinco días de junio (aunque la abundancia era más baja), pero la fenología reproductiva de otras especies como *E. pustulosus*, *H. variolosus*, *L. melanonotus*, *L. fragilis* y *C. marinus* parece vincularse a diferentes variables (humedad relativa, nivel de la laguna, precipitación, precipitación de 4-9pm, presión barométrica, radiación solar media, temperatura del aire, temperatura de la laguna y velocidad del viento), pero las variables que tienen más peso en cuanto a la relación con las abundancias considerando aquellas que tienen el valor del coeficiente de correlación del Pearson más cercano a 1 son: humedad relativa, nivel de la laguna, precipitación media y precipitación durante las horas de muestreo de 4-9 pm (Ver pág. 38, cuadro 2). Las charcas temporales representan un hábitat impredecible, por lo que las especies que las utilizan deben seguir una estrategia reproductiva flexible,

que permita ajustes en su período de reproducción a episodios de lluvia (Salvador y Carrascal 1990, Guyétant *et al.* 1999, Jakob *et al.* 2003, Joly *et al.* 2003).

El comienzo y la duración del período de reproducción están influenciados por factores ambientales como la lluvia, la temperatura del aire y del agua, precipitación, presión barométrica, humedad relativa y velocidad del viento; así como los factores bióticos como la competencia interespecifica o factores que influyen en el desarrollo larvario. (Blaustein *et al.* 2001, Canavero *et al.* 2008, Salvador y Carrascal 1990, Donnelly y Guyer 1994, Bertoluci y Rodríguez 2002, Oseen y Wassersug 2002, Sasa y Solórzano 1995). En el estudio se observa que la precipitación media está involucrada positivamente con la cantidad de individuos que se dirigen hacia el humedal y la abundancia de *R. dorsalis* especie con reproducción explosiva; la precipitación durante el muestreo de 4-9 pm está involucrada mayormente con el total de individuos capturados y la abundancia de *H. variolosus* y *R. dorsalis*. Se puede observar que estos resultados concuerdan con la relación entre precipitación en la actividad reproductiva de anuros que describen dichos autores. Sin embargo también los resultados demuestran que el nivel del agua en la laguna influye positivamente con la cantidad total de individuos capturados y la abundancia de *E. pustulosus* (Ver pág. 38, cuadro 2).

Muy posiblemente, el inicio de la temporada reproductiva al comenzar el período lluvioso y el gran traslape en la reproducción de especies durante ese período podría obedecer a dos razones primordiales. Por un lado, la hidratación en la laguna con las primeras lluvias permite la emergencia de aquellos anuros que estaban en el humedal. Por otro lado, el llenado de la laguna suele ser gradual, iniciando con la formación de charcas someras desprovistas de depredadores. Este escenario es perfecto para la ovoposición y el desarrollo temprano de larvas en ambientes relativamente seguros.

Durante el período inicial de la reproducción, la competencia más que la depredación, posiblemente es la principal fuerza actuando sobre los renacuajos. Los efectos de competencia han sido reportados entre anuros que se reproducen de forma sincrónica en estanques libres de depredadores (Morin 1987, Morin y Alder 1990, Sredl y Collins 1991; Lawler y Morin 1993). Sin embargo, la

depredación reduce en gran medida la intensidad de las interacciones de competencia entre especies que se reproducen de forma asíncrona a lo largo del periodo de lluvias (Morin 1983, 1987). Diferencias en el uso del hábitat reproductivo por distintas especies (por ejemplo, Donnelly y Guyer 1994, Morand y Joly 1995) así como la depredación desigual a lo largo del hidropériodo (por ejemplo, Woodward 1983, Gunzburger y Travis 2004) pueden favorecer conjuntamente una coexistencia dinámica de varias especies durante el inicio de la temporada lluviosa, cuando todas las especies muestran solapamiento de las larvas.

Productividad secundaria

La emergencia de juveniles, posiblemente depende del patrón de fenología reproductiva de la especie así como de los tiempos de desarrollo durante la metamorfosis, dado que los picos de actividad de emergentes se presentan unas semanas después de los picos presentados en la fenología reproductiva de los adultos y que la metamorfosis posiblemente podría durar unas semanas. Posiblemente la emergencia de juveniles esté también influenciada por efectos ambientales. En general, la mayor inmigración de los recién emergentes ocurre durante los meses de julio y agosto (Ver pág. 39, fig. 6), principalmente por especies juveniles de *C. Marinus*, *L. fragilis* y *E. pustulosus* que suelen constituir verdaderas bandadas de individuos que se dirigen del humedal hacia el bosque.

El estudio demuestra que la comunidad de anuros que emplea estos humedales estacionales, aporta un importante componente de la materia que se transfiere entre los ambientes acuáticos y terrestres. Dando un aporte de productividad secundaria de 10.97 g/m durante el período de muestreo (9 meses), desde el humedal hacia el bosque, también se observó un aporte de 9.68 g/m de biomasa del bosque hacia el humedal. El mayor aporte de biomasa de emergentes desde el humedal hacia el bosque, se dan entre los meses de julio y agosto, los mismos meses en que se observó mayor número de individuos juveniles por lo que se observa igual mayor cantidad de biomasa transferida del humedal hacia el bosque en esos meses. Mientras en los meses siguientes se muestra una reducción y con ligera variabilidad (Ver pág. 40, fig. 7). En un intento por determinar la

importancia de los humedales en la transferencia de materia y energía entre hábitats acuáticos y terrestres en un bosque seco, Mora *et al.* (2012) en un estudio caracterizaron la fenología reproductiva y productividad de la comunidad de anuros que utilizan estos humedales y sugieren que existe una contribución significativa de anuros a la transferencia de biomasa desde los ecosistemas acuáticos a los terrestres.

Estudios sobre la productividad en humedales se han centrado principalmente en productividad primaria (Gibbons *et al.* 2006, Leeper y Taylor 1998, Brinson, *et al.* 1981). Se han realizado también estudios sobre productividad secundaria pero la mayoría se limitan a producción de macroinvertebrados (Leeper y Taylor 1998) y peces en algunas regiones templadas.

Estos estimados de biomasa producida que se reportan en el estudio podrían ser muy importantes si se considera que hay un sesgo en la captura de especies con hábitos arborícolas, debido a que lograban evadir las trampas. El mayor aporte de biomasa producida es por parte de las especies *C. marinus*, *L. fragilis* y *E. pustulosus*, estas especies presentaron mayor abundancia (Ver pág. 41, fig. 8) y los adultos de 2 de estas especies (*L. fragilis* y *E. pustulosus*) presentan un patrón reproducción continua. Se considera que los anfibios son los organismos que aportan mayor biomasa entre ecosistemas acuáticos y terrestres que otros grupos de vertebrados (Burton y Likens 1975)

Algunos elementos sugieren que en el período 2013 la productividad secundaria de anuros (del humedal hacia el bosque 10.97g/m) en el humedal es alta en comparación con los demás períodos 2009, 2010 y 2011 (ver pág. 41, fig. 9). La cantidad de individuos capturados de adultos que usan el humedal para reproducirse y la cantidad de biomasa que registran los juveniles y que se produce en el humedal, demuestra que los anuros son un componente clave en el humedal estacional, donde aportan una cantidad considerable de materia que se trasfiere entre hábitats acuáticos y terrestres. Se consideran que estos estimados de productividad reportados en el período de estudio son mayores que los reportados por Burton y Likens (1975) en un estudio en zonas templadas donde reportaron densidades de 2000 a 2500 individuos/ha de salamandras en New Hampshire, equivalente a 1,770 gramos por hectárea, siendo una especie

terrestre *Plethodon cinereus* la que aporta la mayor biomasa de las especies estudiadas, pero menores que los reportados por Deutschman y Peterka (1988) al cuantificar 180 kg por hectárea de biomasa de larvas de salamandras de la especie *Ambystoma tigrinum* con una producción máxima anual fue de 565 kg por hectárea y los reportados por Gibbons *et al.* (2006) que estimaron una productividad de anuros de 159 kg/ha/año después de una sequía de aproximadamente 2.5 años en un humedal aislado en la Bahía de Ellenton, en Carolina del sur.

En muchos hábitats el papel que juegan los anfibios en la red trófica es indispensable, ya que adquieren la energía y nutrientes de los insectos y que a través de ellos pasan a los consumidores superiores. La transferencia de materia y energía de los anfibios es eficiente debido a que necesitan poca energía para vivir. Actúan como reservorio energético dentro de los ecosistemas. (Suazo y Alvarado 2004).

Muestreos de 24 horas

La mayor actividad de anuros en bosque seco se presenta durante la noche, por ejemplo en la biología de las especies *C. marinus*, *I. luetkenii*, *D. microcephalus*, *T. venulosus*, *S. staufferi*, *S. baudinii*, *L. fragilis*, *L. melanonotus*, *E. pustulosus*, *H. variolosus*, *I. coccifer* y *R. dorsalis* son principalmente nocturnos, *L. forreri* es comúnmente activa tanto de día como de noche (Savage 2002), también estos individuos en ambientes secos tratan de evitar altas radiaciones solares, altas temperaturas, baja humedad relativa, entre otros factores. Lo que explica el hecho de que en los resultados se observe mayor actividad o abundancia de anuros adultos durante la noche y poca actividad durante el día (Ver pág. 42, fig. 10).

Durante la noche se observa mayor actividad en las primeras horas (de 17:00-21:00). Los adultos se dirigen más hacia el humedal por actividades reproductivas y los juveniles se dirigen más hacia el bosque para minimizar competencias y depredadores (Ver pág. 44, fig. 11). Esto sugiere que las horas de muestreo durante el periodo de estudio aportan mayor información sobre la abundancia de



anuros, aunque esto solamente es una fracción de lo que están activo durante el día y la noche.

Tiempos de desarrollo

El tiempo mínimo (de los primeros individuos) del desarrollo observado, desde la deposición de huevos hasta presentar rasgos de adultos en *Incilius luetkenii* es de 21 semanas (5 meses aproximadamente), (Ver pág. 45, cuadro 3 y pág. 47, fig. 12). *Chaunus marinus* el tiempo desde la deposición de huevos es de 43 semanas (aproximadamente 10 meses), (Ver pág. 45, cuadro 3 y pág. 48, fig. 13). En *Smilisca baudinii* el tiempo desde la deposición de huevos hasta presentar rasgos adultos fue de 28 semanas (7 meses aproximadamente) (Ver pág. 45, cuadro 3 y pág. 49 fig. 14). Pocos estudios o proyectos se han realizado sobre la crianza de anuros en cautiverio en zonas tropicales y la mayoría se centran en especies en peligro de extinción y que se hace con fines de conservación o especies consideradas con más potencial económico, algunos de los centros que crían anfibios con fines de conservación son: Fundación Herpetológica Gustavo Orcés en Ecuador, Costa Rican Amphibian Research Center en Costa Rica y Panamá Amphibian Rescue and Conservation Project en Panamá.

La mayoría de estudios con anfibios en cautiverio, se realizan con especies de zonas húmedas, entonces hay muy poca información (al menos disponible) con la cual comparar los resultados obtenidos de estas especies. Sin embargo Livezey, (1986) en un estudio con la especie *Bufo coniferus* en Costa Rica, considera que esta especie requiere de 37 días desde la deposición hasta la metamorfosis. Duellman y Trueb, citado por Segura-Solís y Bolaños (2009) considera que en ambientes tropicales el periodo de tiempo para alcanzar la madurez reproductiva es de 10.8 meses en machos (6-15 meses) y 11 meses (8-15 meses) en hembras. Se considera que los factores ambientales, cantidad y calidad de alimentos, (Larson *et al.*, citado por Gallo-Delgado *et al.* (2006), competencia y depredación están involucrados en el hecho de que renacuajos tarden menos o más tiempo en metamorfosear (Sredl y Collins 1991), en este estudio no se incluyeron depredadores en las peceras, generalmente siempre tenían alimento y se puede decir que estaban a temperatura ambiente, posiblemente no tenían mucha presión por competencia o depredación, lo que podría influir en que muchos de los individuos tardaran más tiempo en metamorfosear.

VIII. CONCLUSIONES

1. Se registró una abundancia total de 13 especies de anuros en el área de estudio, distribuidos en 6 familias (Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Ranidae y Rhinophrynidae), capturando un total de 7806 individuos (4138 adultos y 3668 juveniles). Hay un sesgo en las capturas de especies con hábitos arborícolas ya que logran evadir las trampas.
2. Existe una variación en los patrones de actividad de las especies a lo largo del periodo reproductivo, se observaron tres patrones de actividad reproductiva: especies con patrones de actividad reproductiva explosiva como *R. dorsalis*, prolongada como *L. melanonotus* y continua como *E. pustulosus*. Los picos de mayor actividad de la mayoría de las especies ocurre entre los meses de mayo a julio. Del total de adultos capturados 2528 se dirigían hacia el humedal y 1610 se dirigían hacia el bosque, siendo la mayor cantidad los que se dirigen hacia el humedal.
3. De las 9 variables ambientales estudiadas, 4 resultaron tener mayor peso sobre las especies encontradas: La humedad relativa era válida para el total de individuos capturados, total de individuos que se dirigen hacia el bosque y abundancia de *H. variolosus*, *L. fragilis* y *L. melanonotus*; El nivel de laguna era válida para el total de individuos capturados y la abundancia de *E. pustulosus*; la precipitación media era válida para el total de individuos que se dirigían hacia el bosque y la abundancia de *R. dorsalis*; La precipitación durante horas de muestreo de 4 a 9, era válida para el total de individuos capturados y la abundancia de *H. variolosus* y *R. dorsalis*. Las demás variables ambientales de alguna manera se relacionan con las abundancias de las especies de anuros, pero solo para las especies que son más exigentes.
4. Se registró una biomasa de 10.97 g/m de individuos que salían de la laguna y se dirigían hacia el bosque. La mayor cantidad de biomasa se registró entre los meses de julio y agosto. Las especies que aportaron mayor cantidad de biomasa fueron *C. marinus* (4.30 g/m), *L. fragilis* (3.39 g/m) y *E. pustulosus* (0.99 g/m).
5. La mayor actividad de los adultos sucede durante la noche cuando se capturaron cerca del 93,25% de los individuos en muestreos de 24 horas;

en el caso de los juveniles la mayor también sucede durante la noche capturando cerca del 60,43%. El pico de mayor actividad se da en las primeras horas de la noche tanto en adultos como juveniles (de las 17:00-21:00) y la menor actividad durante el día es entre las 9:00-13:00. Un 62.86% de adultos observados van del bosque hacia el humedal y casi el 69.88% de los juveniles van del humedal hacia el bosque.

6. En los tiempos de desarrollo de las especies estudiadas difiere en cada especie, estos tiempos se presentan en condiciones de alimentación ad libitum (a placer, a voluntad). Para la etapa previa de metamorfosis (desde puesta de huevos hasta metamorfosis completa): *I. luetkenii* presenta un promedio de 32 días; *C. marinus* presenta un promedio de 92 días y *S. baudinii* presenta un promedio de 101 días. En la etapa post-metamorfosis hasta presentar rasgos de adultos se estima que la especie *I. luetkenii* tarda aproximadamente 98 días; la especie *C. marinus* aproximadamente 213 días y la especie *S. baudinii* aproximadamente 100 días.

IX. RECOMENDACIONES

- ☞ Ubicación de más puntos de muestreos de manera que sea más significativo el muestreo de acuerdo al perímetro del humedal y que estén ubicados en lugares donde no se inunde del agua de la laguna.
- ☞ Es importante continuar con más estudios sobre tiempos de desarrollo de las especies para tener mayor conocimiento sobre ellas, ya que hay poca información sobre este aspecto, aun mas con las especies de anuros del bosque seco.
- ☞ Para estudios que involucren tiempos de desarrollo de las especies y sus estados previos a la metamorfosis, mejorar las técnicas de crianza y llevar un mejor control sobre la alimentación y control de variables ambientales, así tal vez se tenga una idea más clara del tiempo que tardan en desarrollar, al tomar las mediciones de longitud corporal luego de la metamorfosis, que sea realice con un mayor control.
- ☞ Para estudios que involucren especies de anuros con hábitos arborícolas, búsqueda e implementación de nuevas técnicas que sean adecuadas también para estas especies y así minimizar sesgos en resultados, o bien trabajar con especies de hábitos terrestres por separados de las especies de hábitos arborícolas.
- ☞ Participación del estado, instituciones y la sociedad en general en programas ambientales que conlleven a concientizar sobre la importancia que tienen los ecosistemas de humedales en el mantenimiento de la biodiversidad y unir fuerzas en la lucha por la conservación de estos ecosistemas.



X. BIBLIOGRAFÍA

Bernal, M. H; Montealegre, D. P; Paéz, C. A. 2004. Estudio de la vocalización de trece especies de anuros del municipio de Ibagué, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 28(108): 385-390 (ISSN 0370-3908).

Bertoluci, J; Rodríguez, M. T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. Scielo. Papéis Avulsos de zoología (Sao Paulo).

Blaustein, A. R; Belden, L. K; Olson, D. H; Green, D. M; Root, T. L; Kiesecker, J. M. 2001. Amphibian Breeding and Climate Change. Conservation Biology. 15(6):1804-1809.

Bolaños, F. 2003. Ciclo de vida de los anfibios, con énfasis en Costa Rica. La biodiversidad. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Primera edición. 89-107.

Bolaños, F. 2009. Situación de los anfibios en Costa Rica. Revista Biocenosis. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. no.22: 95-108.

Bradshaw, W. E; Holzapfel, C. M. 2007. Evolution of animal photoperiodism. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic. no.38: 1-25.

Brinson, M. M; Lugo, A. E; Brow, S. 1981. Primary productivity, decomposition, and consumer activity in freshwater wetland. Annual Review of Ecology and Systematics. no.12:123-161.

Burton, T. M; Likens, G. E. 1975. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Copeia* 1975 (3): 541-546.

Busbee, W. S; Conner, W. H; Allen, D. M; Lanham, J. D. 2003. Composition and above ground productivity of three seasonally flooded depression forested wetland in coastal South Carolina. Southeastern Naturalist. 2 (3): 335-346.

Canavero, A; Arim, M; Naya, D. E; Camargo, A; da Rosa, I; Maneyro, R. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. North-Western Journal of Zoology. 4 (1): 29-41.

Ceballos, G; Bullock, S.H; Mooney, H.A; Medina, E. eds. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forest. Seasonally dry forest. Cambridge (RU). Cambridge University Press. 195-220.

Congdon, J. D; Greene, J. L; Gibbons, J. W. 1986. Biomass of freshwater turtles: a geographic comparison. American Midland Naturalist. 115 (1): 165-173.

Deutschman, M. R; Peterka, J. J. 1988. Secondary production of tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*) in three North Dakota prairie lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 45 (4): 691-697.

Donnelly, M. A; Guyer, C. A. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. Oecologia. no.98: 291-302 (Issue 3-4).

Espinosa, C. I; de la Cruz, M; Luzuriaga, A. L; Escudero, E. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. Ecosistemas Revista científica de ecología y medio ambiente. 21 (1-2): 167-179

Evaluación de los ecosistemas del Milenio. 2005. Los ecosistemas y el Bienestar Humano Humedales y Agua. Informe de Síntesis. World Resources Institute, Washington, DC. Disponible en: http://www.unwater.org/downloads/MA_WetlandsandWater_Spanish.pdf

Fournier, L. A. 1980. Esbozo fitogeográfico de Costa Rica. Introducción a la flora de Costa Rica. Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. 19-33.

Gallo-Delgado, S. M; Palacio-Baena, J. A; Gutiérrez-Cárdenas, P.D. 2006. Efecto del insecticida Clorpirifos sobre la tasa de crecimiento y la metamorfosis en *Smilisca phaeota* (Cope, 1862) (Anura: Hylidae). Actual Biol. 28 (84): 51-58.

Gallego-Fernández, J. B; García-Mora, M. R; García-Novo, F. 1999. Small wetlands lost: a biological conservation hazard in Mediterranean landscapes. Environmental conservation. 26 (3): 190-199.

Gerhardt, H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. Annual Review of Ecology and Systematics. no.25: 293-324.

Gibbons, J. W; Winne, C. T; Scott, D. E; Willson, J. D; Glaudas, X; Andrews, K. M; Todd, B. D; Fedewa, L. A; Wilkinson, L; Tsaliagos, R. N; Harper, S. J; Greene, J.

L; Tuberville, T. D; Metts, B. S; Dorcas, M. E; Nestor, J. P; Young, C. A; Akre, T; Reed, R. N; Buhlmann, K. A; Normal, J; Croshaw, D. A; Hagen, C; Rothermel, B. B. 2006. Remarkable Amphibian Biomass and Abundance in an Insolated Wetland: Implications for Wetland Conservation. *Conservation Biology*. 20 (5): 1457-1465.

Gómez, I. A; Gallopín, G. C. 1991. Estimación de la productividad primaria neta de ecosistemas terrestres del mundo en relación a factores ambientales. *Ecología Austral*. no.1: 24-40.

Gunzburger, M. S; Travis, J. 2004. Evaluating predation pressure on green treefrog larvae across a habitat gradient. *Oecologia*. 140 (3): 422-429.

Hooper, N. M; Robinson, G. C. 1976. Primary production of epiphytic algae in a marsh pond. *Canadian Journal of Botany*. 54 (24): 2810-2815.

IICA y el CATIE/ Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura; Centro Agronómico Tropical de investigación Y enseñanza, CR). 1999. Redacción de referencias bibliográficas: normas técnicas. 4 ed. Turrialba, CR.

Instituto Alexander Von Humboldt. 1998. El bosque seco Tropical en Colombia. Programa de Inventario de Biodiversidad. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA. Disponible en: <http://media.utp.edu.co/ciebreg/archivos/bosque-seco-tropical/el-bosque-seco-tropical-en-colombia.pdf>

Jakob, C; Poizat, G; Veith, M; Seitz, A; Crivelli, A. J. 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia*. 499 (1-3): 51-61.

Janzen, D. H. 1988. Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75 (1): 105-116.

Janzen, D. H. 1983. Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*. 41 (2):274-283.

Joly, P; Morand, C; Cohas, A. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes Rendus Biologies*. no.326: 132-139 (Issue null).

- Klum, G. M; Gerhard, H. C. 1987. Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature*. no.326: 286-288.
- Lawler, S. P; Morin, P. J. 1993. Temporal overlap, competition and priority effects in larval anurans. *Ecology*. 74 (1): 174-182.
- Leeper, D. A; Taylor, B. E. 1998. Abundance, biomass and production of aquatic invertebrate in Rainbow Bay, a temporary wetland in South Carolina, USA. *Archiv für Hydrobiologie*. 143 (3): 335-362.
- Livezey, R. L. 1986. The eggs and tadpoles of *Bufo coniferus* Cope in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 34(2): 221-224.
- Marsh, D. M; Trenham, P. C. 2001. Metapopulation Dynamics and Amphibians conservation. *Conservation Biology*. 15 (1): 40-49.
- Miles, L; Newton. A. C; De Fries, R. S; Ravilious, C; May, I; Blyth, S; Kapos, V; Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*. 33 (3): 491-505.
- Mitsch, W. J; Gosselink, J. G. 2000. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics*. 35 (1): 25-33.
- Monge, J; Gómez, P; Rivas, M. 2005. Dinámica de los ecosistemas. Algunos conceptos básicos relacionados con la energía. *Biología General*. ISBN: 9968-31-189-8. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.
- Mooney, H. A; Bullock, S; Medina, E. 1995. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press. Cambridge. 146-194.
- Morand, A; Joly, P. 1995. Habitat variability and space utilization by the amphibian communities of the French Upper-Rhone floodplain. *Developments in hydrobiology. Space Partition within Aquatic Ecosystems*. no.104: 249-257.
- Morin, P. J. 1983. Predation, competition and the composition of larval Anuran Guilds. *Ecological Monographs*. 53 (2): 119-138.
- Morin, P. J. 1987. Predation breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology*. 68 (3): 675-683.

Morin, P. J; Alder, H. B. 1990. Effects of larval density on jumping Ability and Stamina in Newly Metamorphosed *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia*. 1990 (3): 856-860.

Mora, G; Arias, J; Reyes, A; Jiménez, A; Padilla, S; Gómez-Mestre, I; Sasa, M. 2012. Fenología reproductiva de anuros en humedales del bosque seco tropical seco de Costa Rica. *Ambientales*. no.43: 29-38.

Murphy, P. G; Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. no.17: 67-88.

Murphy, P. G; Lugo, A. E. 1995. Dry Forest of Central America and the Caribbean. *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S., Mooney H. A. and Medina, E. ISBN 0 521 43514 5 pp. 9-29.

Nelson, R. J. 2005. *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. 3ra Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

Oseen, K. L; Wassersug, R. J. 2002. Environmental factor influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*. 133 (4): 616-625.

Paruelo, J; Batista, W. 2006. El flujo de energía de los ecosistemas. *Fundamentos de ecología: su enseñanza con enfoque novedoso*. Miguel van Esso (ed). ISBN 987-538-168-3.

Paton, P; Crouch, W. 2002. Using the Phenology of Pond-Breeding Amphibians to Develop. *Conservation Strategies*. 16 (1): 194–204.

Pough, F.H; Andrews, R. M; Cadle, J. E; Crump, M. L; savitzky, A. H; Well, K. D. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall. New Jersey.

Quesada, R. 2007. Los bosques de Costa Rica. IX Congreso Nacional de Ciencias Explotaciones fuera y dentro del aula. Instituto Tecnológico de Costa Rica Cartago, Costa Rica pp. 7.

Ramsar. 2007. Misión Ramsar de Asesoramiento: Informe No. 39, Palo Verde, Costa Rica (1998). Disponible en: http://www.ramsar.org/cda/en/ramsar-documents-rams-mision-ramsar-de-16021/main/ramsar/1-31112%5E16021_4000_0__



Real academia española. Fenología (2009). 22^a edición. Disponible en: <http://lema.rae.es/drae/?val=fenología>.

Ryand, M. J. 1985. The tungara Frog. A study in sexual selection and communication. The University of Chicago press, Chicago.

Salvador, A; Carrascal, L. M. 1990. Reproductive Phenology and Temporal Patterns of Mate Access in Mediterranean Anurans. *Journal of Herpetology*. 24 (4): 438-441.

Sasa, M; Bolaños, F. 2004. Biodiversity and Conservation of Mesoamerican Dry-Forest Herpetofauna. *Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in a seasonal dry forest*. Eds. Frankie, G. W., Mata, A. y Bradleigh, S. pp. 177-193.

Sasa, M; Chaves, G; Porras, L. 2003. Costa Rica's herpetofauna: conservation status and future perspectives.

Sasa, M; Solórzano, A. 1995. The amphibians of Santa Rosa National Park, Costa Rica, with comments about the herpetofauna of xerophytic áreas. *Herpetological Natural History*. 3 (2):113-126.

Savage, J. M. 2002. Declining amphibian populations: The phenomenon and possible causes. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. The University of Chicago Press. ISBN: 0-226-73537-0 (cloth). p. 111-112.

Savage, J. M. 2002. Frogs and toads (order anura). *Living amphibians. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. The University of Chicago Press. ISBN: 0-226-73537-0 (cloth) p. 183-184, 199-201, 203-6, 208-209, 215-217, 221-222, 224-225, 316-318, 340-342, 347-351, 394-395, 399-400.

Segura-Solís, S; Bolaños, F. 2009. Época reproductiva y distribución geográfica del sapo *Incilius aucoinae* (Bufonidae) en Golfito, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* no.57: 3001-311.

Shipley, B. 2000. Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis, structural equation and causal inference. Cambridge University press. Cambridge.

Smith, M. A; Green, D. M. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography, Pattern and Diversity in ecology*. 28 (1): 110-128.

Sredl, M. J; Collins, J. P. 1991. The effect of ontogeny on interspecific interactions in larval amphibians. *Ecology*. 72 (6): 2232-2239.

Stolk, M. E; Verweij, P. A; Stuij, M; Baker, C. J; Oosterberg, W. 2006. Valoración socioeconómica de los humedales en América Latina y el Caribe. *Wetland International. Los países bajos*.

Suazo, I; Alvarado, J. 2004. Anfibios: centinelas de la biodiversidad. *Ciencia y desarrollo*. 30 (178): pp.6-13 (México).

Taigen, T. L; Wells. K. D. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B*. 115 (2): 163-170.

Valverde, T; Cano-Santana, Z. 2005. *Ecología y medio ambiente*. Pearson Education, México, ISBN: 26-0636-9. 230 p.

Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*. 64 (6): 1549-1555.

Wright, J; Muller-Landau, H. 2006. The Future of Tropical Forest Species *Biotropica*. 38 (3): 287-301.

ANEXO

Descripción de especies registradas

Referencias utilizadas para las descripciones de todas las especies: *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas.*

Fotos: Sergio Padilla Álvarez.

Chaunus marinus (Linnaeus, 1758).



DESCRIPCIÓN: El más grande de anfibios en Costa Rica y uno de los anuros más grandes del mundo; machos adultos miden de 85 a 145 mm de longitud estándar, las hembras adultas 90 a 175 mm, las hembras pesan hasta 1,5 kg; superficie superior relativamente suave, con verrugas grandes y pequeñas dispersas; vientre con pequeños tubérculos granulares; cabeza más ancha que larga; hocico redondeado; glándulas parótidas muy grande, triangular, relativamente lisa; altura del tímpano externo alrededor de un medio diámetro del ojo; saco vocal en los machos adultos, los brazos y las piernas cortas.

BIOLOGÍA: Estos sapos son nocturnos y son más activos durante la temporada de lluvias (abril/mayo a julio), pero en las noches con poca lluvia. Durante el día se esconden debajo de objetos en el medio ambiente. Aparentemente se utilizan regularmente una o unas pocas estaciones de alimentación. Los juveniles, a diferencia de los adultos, son activos durante el día. La especie es un depredador agresivo, conocido por comer casi cualquier cosa que se mueve si no es demasiado grande como para capturar y tragar.

Reproducción oportunista, se presenta esporádicamente comenzando con las primeras lluvias de la temporada, y los congrios de cría puede ser oído a partir de entonces durante toda la temporada de lluvias. Los machos llaman desde el borde de casi cualquier cuerpo de agua lenticó temporal y permanente. Los huevos negros y crema son depositados en las aguas poco profundas de un

mismo cuerpo de agua lenticos. Cada cadena de huevo contiene desde 2.500 hasta 12.500 huevos, 1,7 a 2 mm de diámetro.

Incilius coccifer (Cope, 1866)



DESCRIPCIÓN: Los machos adultos tienen de 45 a 65 mm de longitud estándar, y las hembras de 53 a 83 mm; superficies superiores con mezcla de grandes y pequeñas verrugas muy juntas; glándulas parótidas moderadas, ovoides y diagonal, lisa o con pocas espículas; área de parótidas igual o

mayor que el área de párpado superior; tímpano externo, altura alrededor de la mitad el diámetro del ojo; machos adultos con grandes hendiduras vocales pareadas; los brazos y las piernas cortas; una raya mediana estrecha por la espalda.

BIOLOGÍA: Esta especie es relativamente común y principalmente nocturno. Estos sapos probablemente permanecen por debajo de la superficie del suelo durante la mayor parte de la estación seca. El apareamiento tiene lugar en los estanques poco profundos, generalmente temporales o campos inundados. Los machos llegan al lugar de cría durante las primeras lluvias de la temporada, pero no empiezan llamando durante tres a cuatro semanas. Las primeras hembras aparecen como la temporada de lluvias se instala. La época de reproducción principal es desde esa época. El amplexo es axilar y la puesta de huevos tiene lugar en las aguas poco profundas con la hembra generalmente sumergida en el fondo a excepción de la cabeza. Los huevos negros y crema son depositados en dos cadenas individuales de aproximadamente 2.000-4.000, huevos pequeños.

Incilius luetkenii (Boulenger, 1891)



DESCRIPCIÓN: Machos adultos miden de 77 a 96 mm de longitud estándar, hembras adultas normales de 73 a 107 mm; superficie superior del cuerpo y los miembros cubiertos por verrugas bajas de tamaño moderado; ninguna o pocas verrugas laterales agrandados; cabeza más ancha que larga, ampliamente redondeada en su contorno dorsal; ojos grandes; piel de co-oscificada a la superficie superior del cráneo; glándulas parótidas muy pequeñas, ovoides, son la mitad o menos que la de párpado superior; altura del tímpano externo alrededor de una media de diámetro del ojo. Dorso de los machos adultos y algunas hembras uniformes marrones de color amarillo pálido a verde amarillo; la mayoría de las hembras con marrón oscuro, verde oliva, u oxidado, color de fondo del dorso marrón, una amplia franja media dorsal amarilla por lo menos la parte anterior y una amplia franja oscura lateral; barras transversales oscuras en la superficie superior de las extremidades en las hembras y juveniles estampadas, ausentes en los machos adultos; la garganta de los machos adultos verde descolorido.

BIOLOGÍA: Estos anuros nocturnos relativamente comunes se congregan durante la primera mitad de la temporada de lluvias (junio a agosto) alrededor de estanques temporales de poca profundidad, zanjas y cursos de agua permanente o temporal. Los machos llaman desde la costa, cerca de la orilla del agua. Al parecer, se retiran a refugios subterráneos durante la larga estación seca (noviembre a mayo). Dos hembras colocan sobre 1.000 y 5.600 huevos en dos cadenas. Huevos individuales de 1,5 mm de diámetro y rodeados por un espesor de 1,5 mm de material gelatinoso. Los huevos eclosionan en tres días, y las larvas de 5 mm de longitud total. Metamorfos son de 9 a 12 mm de longitud corporal. Los juveniles pequeños son de 20 mm de longitud estándar.

***Dendropsophus microcephalus* (Cope, 1886)**



DESCRIPCIÓN: Los machos adultos miden de 18 a 25 mm de longitud estándar, en las hembras es de 24 a 31 mm, superficie superior lisa, la cabeza un poco más larga que ancha; hocico redondeado desde arriba, de forma aguda redondeada en el perfil, el diámetro de un tercio a las tres quintas partes de diámetro del ojo; hendiduras vocales pareadas y totalmente distensible saco vocal externo en los machos adultos; dedos cortos y anchos; discos del dedo pequeño. Dorso marrón a amarillo con manchas fragmentadas o grandes marrones oscuros; estrecha franja oscura lateral de la fosa nasal hasta la mitad del cuerpo; coloración más pálida de noche que de día, saco vocal amarillo.

BIOLOGÍA: agrupaciones reproductivas nocturnas de esta especie son muy comunes, se forman a lo largo de la temporada de lluvias, en respuesta a las fuertes lluvias. Los machos llaman en la hierba alta o juncos o en los márgenes de reproducción. El llamando por lo general comienza al atardecer y continúa hasta cerca del amanecer, con un pico de 9:00 a 11:00 pm. Cientos de machos forman coros, sobre todo después de las lluvias torrenciales en la zona de bosque estacional sub-húmedo en el noroeste de Costa Rica, grandes coros similares se encuentran comúnmente en las cunetas.

En esta región, los machos pueden llamar individualmente a lo largo de la temporada de lluvias, pero están inactivos el resto del año (enero a febrero o marzo). Como en todos los hílidos centroamericanos, el amplexo es axilar y tiene lugar en las aguas poco profundas. Los huevos son depositados en pequeños grupos, por lo general vinculados a la vegetación cerca de la superficie del agua. Metamorfos son de 16 a 17 mm de longitud estándar.

Trachycephalus venulosus (Laurenti, 1768)



ESCRIPCIÓN: Los machos adultos miden de 70 a 101 mm de longitud estándar, en las hembras es de 93 a 114 mm; piel dorsal espesa y glandular, la cabeza más ancha que larga, ojos moderados; tímpano grande, un poco más grande en hembras que en machos; dedos cortos y robustos. Superficie dorsal de color amarillento,

marrón rojizo o gris pálido; algunos individuos de color marrón uniforme arriba; sin marcas distintivas de los flancos; vientre sucio color marrón claro a crema.

BIOLOGÍA: Estas ranas arborícolas nocturnas son las más comúnmente encontradas en huecos de los árboles, bajo la corteza de árboles vivos, se ven con poca frecuencia. Por la noche, emergen y se posan en las ramas u otras superficies de las plantas para alimentarse. Los machos suelen llamar mientras se posando o flotando en el agua poco profunda. Los sacos vocales inflados se asemejan a los globos flotantes por encima de los lados de la cabeza. El amplexo tiene lugar en el agua, y los huevos se ponen como una película superficial que cubre alrededor de 1,5 m².

Las secreciones glandulares, aunque volátil y aparentemente venenosa, también pueden reducir la permeabilidad de la piel al agua y limitar la deshidratación en los tiempos más secos del año. Esto puede ser un paso más en la reducción de la desecación. Al igual que con las secreciones de la piel producen irritación extrema, la hinchazón y el dolor si se frota accidentalmente en los ojos, ni tocar otras membranas mucosas (Smith; Duellman; Shannon y Humphrey; Neil y Allen; Janzen, citados por Savage 2002).

Scinax staufferi (Cope, 1865)



DESCRIPCIÓN: Los machos adultos miden 21 a 29 mm de longitud estándar, las hembras adultas 21 a 32 mm; la cabeza más larga que ancha; hocico puntiagudo desde arriba, que sobresale en el perfil, la punta redondeada; tímpano distinto, a veces con margen

superior oscurecida por pliegue supra timpánico, diámetro del tímpano 48-67% del diámetro del ojo en los machos, 48 a 71% en hembras; dedos relativamente cortos y robustos; dedo III aproximadamente igual al diámetro del tímpano. Dorso generalmente de color gris, pero en algún momento varios tonos de marrón; marcas dorsales más oscuras que la tierra; flancos de color blanco cremoso con cremoso de color canela.

BIOLOGÍA: Es una especie nocturna muy común es semi-terrestre y por lo general se encuentra en la estación seca (noviembre a mayo) cerca o sólo unos pocos centímetros por encima del sustrato, escondiéndose en las axilas de las hojas de las plantas herbáceas. La reproducción tiene lugar en cuerpos de aguas temporales, poco profundas a lo largo de la mayor parte de la temporada de lluvias después de fuertes lluvias. Los machos suelen llamar de arbustos bajos, hierbas y pastos de 50-800 mm por encima del suelo en el margen de la laguna, pantano, o una zanja, pero en algún momento llaman mientras están posados en el suelo o de las aguas poco profundas. Las congregaciones de cría incluyen numerosos machos que producen un coro estridente. El amplexo y la deposición de huevos tienen lugar en aguas poco profundas. Las masas de huevos se encuentran en pequeños grupos.

Smilisca baudinii (C. Duméril y Bibron, 1841)



DESCRIPCIÓN: Los machos miden adultos de 47 a 75 mm de longitud estándar, en las hembras es de 56 a 90 mm; superficie dorsal lisa; la cabeza más ancha que larga; tímpano grande; dedos moderadamente largos y gruesos; discos de los dedos moderados. La superficie dorsal es verde en general, pálido, verde oliva o

marrón pálido, uniformes o generalmente con verde oliva oscuro, marrón o manchas marrones oscuras, respectivamente; manchas y zonas oscuras generalmente descritos por el negro; lado de la cabeza de color verde pálido o marrón claro, por lo general marcados con barras oscuras verticales; superficies de las extremidades superiores con barras transversales oscuras; superficie posterior del muslo marrón con pequeñas manchas de color amarillo pálido; vientre blanco.

BIOLOGÍA: Al igual que otros miembros del género, se trata de una rana arbórea nocturna, durante la estación seca se refugia en agujeros de los árboles, bajo la corteza, en las axilas de las plantas, y en la envoltura externa de plantas de plátano. Esta especie forma un capullo anti-deseccación similar a los encontrados en otros anuros. Es un criador explosivo que utiliza cuerpos de agua temporales poco profundos incluyendo zanjas como sitio de reproducción.

Ambos sexos emiten distrés agudo, llama con la boca abierta cuando es atacado por un depredador o tratados con rudeza. Los machos suelen llamar desde el borde del agua, pero a veces llaman desde las aguas poco profundas o vegetación baja. El amplexo tiene lugar en las aguas poco profundas, y las hembras ponen 2500 a 3500 huevos en una película superficial. Los huevos negros y cremas tienen alrededor de 1,3 a 1,5 mm de diámetro incluyendo la membrana vitelina.

Leptodactylus fragilis (Cope, 1877)



DESCRIPCIÓN: Machos adultos tienen de 24 a 36 mm de longitud estándar, hembras adultas de 25 a 40 mm; el dorso y vientre es liso; cabeza más larga que ancha; ojos grandes; tímpano grande, ancho de aproximadamente tres quintas partes diámetros de los ojos; dientes vomerianos; hendiduras

vocales laterales externas emparejadas; sacos vocales en machos adultos.

BIOLOGÍA: Son principalmente nocturnos, pero los machos pueden llamar de forma esporádica durante el día. Se alimenta principalmente de artrópodos. El cortejo y el apareamiento tiene lugar después de las fuertes lluvias a lo largo de la temporada de lluvias (abril/mayo a noviembre). Los machos construyen madrigueras y llaman en estos sitios, justo debajo de la superficie del suelo, por lo que es extremadamente difícil localizarlos. Las hembras se sienten atraídas por el llamado del macho, y la reproducción tiene lugar en su madriguera.

Durante la fertilización de huevos el macho los cubre de secreciones corporales mucosas formando una espuma gelatinosa. La metamorfosis se produce en unos quince días. El tamaño menor de los juveniles es de 13 mm de longitud estándar.

Leptodactylus melanonotus (Hallowell, 1860, 1861)



DESCRIPCIÓN: Machos adultos de 30 a 45 mm en longitud estándar, hembras adultas 35 a 55 mm; tubérculos dorsales; sin pliegues dorsolaterales y glándulas lumbares; vientre liso; cabeza más larga que ancha; hocico supelíptico casi señalado en el contorno dorsal, ojos grandes; tímpano grande; hendiduras

vocales pareadas alargadas y un solo saco vocal subgular interno en adultos machos; dientes vomerianos en serie corta transversalmente. Dorso de color marrón oscuro con manchas más oscuras.

BIOLOGÍA: Esta especie comúnmente es nocturna, es más abundante en la zona de bosque seco de tierras bajas del noroeste de Costa Rica. Aunque aparentemente es activa durante la mayor parte del año en las zonas húmedas del país, en la búsqueda de alimento al noroeste y se concentran en la temporada de lluvias (mayo a noviembre) para el apareamiento. Tanto los machos como las hembras se congregan en los márgenes de los cuerpos de agua poco profundos. La reproducción parece ocurrir principalmente durante las primeras lluvias fuertes y de forma esporádica, a partir de entonces a agosto. El amplexo tiene lugar en las aguas poco profundas. A medida que se depositan los huevos, los machos producen secreciones glandulares y envuelven los huevos en una espuma. En algunos casos, el cuerpo de agua puede secarse sin la descomposición de espumas, y las fuertes lluvias podrán dispensar a los renacuajos como los recambios sitios de cría.

Engystomops pustulosus (Cope, 1864)



DESCRIPCIÓN: Machos adultos tienen de 25 a 30 mm en longitud estándar, hembras adultas de 26 a 35 mm; tienen extremidades cortas; superficie con concentraciones semejantes a verrugas glandulares cubiertas con granulas y pústulas; la región dorsal es de color marrón gris

casi uniforme o con manchas de color marrón oscuro.

BIOLOGÍA: Esta especie es completamente nocturna tanto larvas como los adultos. Habitan en hojarasca en las que se esconden durante el día. Esta rana está inactiva la mayor parte de la estación seca (diciembre a abril), en Costa Rica, puede excavar en lo profundo de la tierra y estivar en la región de bosque seco de tierras bajas durante este período. Los renacuajos son detritívoros pero a veces comen huevos flotantes de otras ranas. En Costa Rica la reproducción ocurre temprano en la temporada de lluvias (mayo a junio) y esporádicamente a partir de entonces hasta que la estación seca comienza en noviembre.

Hypopachus variolosus (Cope, 1866)



DESCRIPCIÓN: Una especie de tamaño moderado, machos adultos miden de 33 a 39 mm en longitud estándar, hembras adultas de 30-53 mm; cuerpo rechoncho; extremidades cortas; piel lisa, algo engrosada en las superficies superiores; cabeza pequeña, estrecha y triangular en su

contorno dorsal; hocico redondeado en el perfil; fosas nasales laterales, casi en la punta del hocico, muy por delante de la órbita; ojos pequeños, pupila redonda; sin dientes vomerianos; saco vocal subgular externo simple y hendiduras vocales pareadas en machos adultos; dedos con tubérculos subarticulares individuales; dorso de color violáceo a marrón lavanda al chocolate claro; y un par irregular de manchas oscuras se originan en la ingle y diversamente extienden en el dorso.

BIOLOGÍA: Una especie nocturna, fosorial que vive en madrigueras, huecos debajo de los árboles, y otras cavidades. Locomoción es principalmente saltando. Esta es una especie que hace madrigueras utilizando los tubérculos metatarsianos, modificados para cavar. La especie tiende a preferir las áreas abiertas dominadas por pastos, por lo que se encuentran con frecuencia en situaciones alteradas, especialmente pastos. Su alimentación se compone principalmente de hormigas, junto con algunos otros tipos de artrópodos. Es una especie de reproducción explosiva que utiliza principalmente charcas, sitios pantanosos, o agua estancada en pastos y campos de cultivo. La reproducción suele comenzar poco después de las primeras lluvias fuertes de la temporada de lluvias. Los 600 a 800 huevos pigmentados (polo superior negro, polo inferior amarillo) se depositan como una masa suelta en la superficie del agua.

Lithobates forreri (Boulenger, 1883)



DESCRIPCIÓN: Los machos adultos tienen de 65 a 90 mm de longitud estándar, hembras adultas de 85 a 114 mm, la piel de la superficie superior y ventral es lisa, a veces con tubérculos cortos suaves prominentes o salientes entre pliegues lisos dorsolaterales; cabeza más larga que

ancha, tímpano grande, más o menos igual que el diámetro de los ojos, no presentan dimorfismo sexual.

Dorso gris con grandes manchas oscuras; línea ligera supralabial incompleta; posterior del muslo moteado oscuro y claro; superficies superiores de las extremidades marcados como dorso, a veces con pequeñas manchas oscuras; vientre amarillo bajo la superficie blanca, con algunos parches melánicos; iris dorado o amarillo oscuro por encima.

BIOLOGÍA: Esta especie comúnmente es activa tanto de día como de noche. Machos hacen el llamado a la hembra mientras flotan en la superficie del agua, y un par de sacos vocales ovalados laterales son muy evidentes. El apareamiento tiene lugar por la noche en el agua durante la temporada de lluvias (mayo a noviembre), frecuentemente en charcas temporales.

Los huevos blancos y negros se colocan en un pedestal que contiene alrededor de mil que normalmente está adherido a la parte de la planta sumergida o residuos. Escapan de los intrusos saltando en el agua y nadan rápidamente a esconderse debajo de objetos en la parte inferior. Si ya están en el agua, utilizan un baño rápido parecido una inmersión. Los juveniles pequeños son de 45 mm de longitud estándar.

Rhinophrynus dorsalis (C. Duméril y Bibron, 1841)



DESCRIPCIÓN: Especie de tamaño moderado a grande, adultos de 50 a 89 mm de longitud estándar, las hembras adultas hasta 89 mm de longitud estándar, los machos adultos hasta 75 mm; cuerpo ovalado, extremidades cortas; piel relativamente lisa; cabeza pequeña, ancha,

más o menos trapezoidal; hocico truncado en su contorno dorsal; nariz dorsal; ojos pequeños; tímpano oculto; brazos cortos, dedos sin tubérculos; extremidades posteriores apenas sobresalen de la piel del cuerpo. Dorso gris oscuro, marrón a marrón oscuro, manchas de color amarillo pálido a color naranja y por lo general una franja vertebral del mismo color.

BIOLOGÍA: Es activo nocturnamente en la superficie durante el período reproductivo. Pasa el resto del año bajo tierra. En la superficie generalmente caminan torpemente, con las extremidades extendidas hacia fuera a los lados. Cuando se les molesta pueden saltar 150 mm o más. Esta especie hace una pequeña cámara redonda, infla el cuerpo para encajar en el refugio. Se alimenta principalmente hormigas y termitas. Son aparentemente capaces de cavar hacia adelante con las manos en forma de espátula (Trueb y Gans, citado por Savage 2002) para encontrar túneles de las hormigas o las termitas, aunque nadie ha observado este comportamiento. Las reproducciones se producen durante las primeras lluvias fuertes a finales de mayo o principios de junio. En el inicio de la temporada de lluvias, algunos individuos se mueven hacia los estanques o zanjas de reproducción, cuando están empezando a llenar, y luego se introducen en la tierra para esperar allí el siguiente período reproductivo. Durante están internos, los machos pueden ser escuchados llamando desde el subsuelo por la tarde con las fuertes lluvias. La reproducción es explosiva y por lo general ocurre en una población una vez que los estanques se llenan. El tamaño de puesta oscila entre 2.000 a 8.000. La defensa es inflando los pulmones y resoplando el cuerpo para estirar la piel floja, convirtiendo el animal aparentemente flexible en un objeto muy amplio y bastante rígido.