

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias Básicas
Escuela de Biología

Distribución y abundancia de anfibios en bosques tropicales húmedos con diferente estado de sucesión, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica.

Proyecto de Tesis para optar por el grado de Licenciado en Biología con énfasis en Zoología

Postulante:
Branko Hilje Rodríguez

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
II Semestre 2004

Este Trabajo Final de Graduación fue aprobado por la Comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Zoología.

Miembros del Tribunal Examinador

M.Sc. Federico Bolaños
Director de Trabajo Final de Graduación

M.Sc. Daniel Briceño
Director de la Escuela de Biología

Dr. Gilbert Barrantes
Miembro del Tribunal

Dr. José M. Mora
Miembro del Tribunal

Dr. William Eberhard
Miembro del Tribunal

Branko Hilje Rodríguez
Postulante

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 14 de diciembre del 2004

Dedicatoria

*Una virtud hay que quiero mucho, una sola.
Se llama obstinación.
Todas las demás, sobre las que leemos en los libros
y oímos hablar a los maestros, no me interesan tanto.
En el fondo se podría englobar todo ese sinfín de virtudes
que ha inventado el hombre en un solo nombre.
Virtud es: obediencia. La cuestión es a quien se obedece.
La obstinación también es obediencia. Todas las demás virtudes,
tan apreciadas y ensalzadas, son obediencia a leyes
dictadas por los hombres.
Tan sólo la obstinación no pregunta por esas leyes.
El que es obstinado obedece a otra ley, a una sola,
absolutamente sagrada, a la ley que lleva en sí mismo,
al "propio sentido".*

Hermann Hesse, Obstinación

Agradecimientos

A mi familia por su incondicional apoyo, comprensión y cariño en todos los momentos de mi carrera. Al programa REU de la Organización para Estudios Tropicales (OET) y al esfuerzo de todas las personas que lo hicieron posible, entre ellos Evan Notman y Karin Gastreich. A los miembros de mi comité evaluador, Federico Bolaños por el apoyo brindado como profesor, tutor y consejero durante los años de mi carrera, a Gilbert Barrantes por su siempre atenta disposición y apoyo, por sus ideas y comentarios durante la investigación y consejos en pruebas estadísticas y a José Ml. Mora por sus revisiones y consejos sobre la tesis. A los miembros del Comité Revisor de Anteproyectos de Graduación, por su colaboración y consejos. A los compañeros y amigos, quienes de una o muchas formas me brindaron ayuda durante el período de mi investigación: Andrés Vega, Kristen Bell, Marco Barquero, Eduardo Toral, Tania Chavarría, Esteban Loría, Gerardo Celis, Melissa Arce, Paul Oviedo, Tatiana Arias, Luis D. Gómez, Diego Rodríguez, Willy Pineda, Guido Saborío, Viviana Arguedas y Mauricio Vides. A todo el personal de la Estación Biológica La Selva y CRO, por su atención y colaboración durante mi estadía en la estación.

Índice General

Contenido	Página
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Índice General	v
Índice de Figuras	vi
Índice de Cuadros	viii
Capítulo I	
1.1. Justificación	9
1.2. Antecedentes	10
Capítulo II	
2.1. Marco Teórico	14
2.2. Objetivo General	17
2.3. Objetivos Específicos	17
Capítulo III	
3.1. Metodología	18
• Área de estudio	18
• Muestreo de anfibios	18
• Caracterización del hábitat	20
• Análisis estadístico	21
Capítulo IV	
4.1. Resultados	25
• Composición de especies en los bosques	25
• Descripción de los bosques	26
• Caracterización de los bosques	28
• Variables Climáticas	30
• Relación Especies-Ambiente	30
Capítulo V	
5.1. Discusión	42
• Composición de especies en los bosques	42
• Caracterización de los bosques	45
• Relación Especies-Ambiente	47
Capítulo VI	
6.1. Conclusiones y Recomendaciones	52
Literatura Citada	54
Anexos	
1. Fotografías de los bosques	
2. Resultados del Análisis de Correspondencias Canónicas	

Índice de Figuras

Contenido	Página
Figura 1. Similitud de especies de ranas entre los diferentes bosques utilizando índices de Jaccard.	34
Figura 2. Promedio de los porcentajes de similitud de especies para los muestreos en cada bosque.	35
Figura 3. Distribución de los transectos según edad del bosque (a = 1-12, b = 13-17, c = 18-24, d = primario) y sus respectivas características ambientales (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap).	36
Figura 4. Profundidad promedio del mantillo (cm) por transecto según tipo de bosque.	37
Figura 5. Porcentaje de cobertura del sotobosque (densidad) según el tipo de bosque.	37
Figura 6. Densidad promedio de árboles (m) entre según edad del bosque.	38
Figura 7. Número de árboles por categorías diamétricas según edad del bosque.	38
Figura 8. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap) y variables ambientales (temperatura, precipitación y humedad relativa). Las especies son <i>Bufo haematiticus</i> (Bh), <i>B.melanochlorus</i> (Bm), <i>Dendrobates pumilio</i> (Dp), <i>Eleutherodactylus bransfordii</i> (Eb), <i>E.cerasinus</i> (Ece), <i>E.crassidigitus</i> (Ecra), <i>E.cruentus</i> (Ecro), <i>E.diastema</i> (Ed), <i>E.fitzingeri</i> (Ef), <i>E.mimus</i> (Em), <i>E.noblei</i> (En), <i>E.ridens</i> (Er), <i>E.talamancae</i> (Et), <i>Leptodactylus pentadactylus</i> (Lp), <i>L.poecilochilus</i> (Lpoe), <i>Rana warszewitschii</i> (Rw).	39
Figura 9. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap) y variables ambientales (temperatura, precipitación y humedad relativa) utilizando las especies presentes en más del 10% de los transectos. Las especies son <i>Dendrobates pumilio</i> (Dp), <i>Eleutherodactylus bransfordii</i> (Eb), <i>E.cruentus</i> (Ecro), <i>E.diastema</i> (Ed), <i>E.fitzingeri</i> (Ef), <i>E.mimus</i> (Em), <i>E.ridens</i> (Er), <i>E.talamancae</i> (Et).	40
Figura 11. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap). Las especies son <i>Bufo haematiticus</i> (Bh), <i>B.melanochlorus</i> (Bm), <i>Dendrobates pumilio</i> (Dp), <i>Eleutherodactylus bransfordii</i> (Eb),	

E.cerasinus (Ece), *E.crassidigitus* (Ecra), *E.cruentus* (Ecro),
E.diastema (Ed), *E.fitzingeri* (Ef), *E.mimus* (Em), *E.noblei* (En),
E.ridens (Er), *E.talamancae* (Et), *Leptodactylus pentadactylus* (Lp),
L.poecilochilus (Lpoe), *Rana warszewitschii* (Rw).

Índice de Cuadros

Contenido

Página

Cuadro 1. Número de especies observadas y su abundancia en los diferentes tipos de bosque.

33

CAPÍTULO I

1.1 Justificación

Las tasas de extinción de plantas y animales se han acelerado durante los últimos años, y en la mayoría de los casos esto se ha debido a actividades humanas que han destruido o fragmentado hábitats adecuados para las especies (Blaustein *et al.* 1994). Los anfibios son uno de los grupos animales que han sufrido fuertes disminuciones en sus poblaciones desde hace varios años atrás hasta la actualidad, así como de extinciones a nivel local y mundial (Blaustein y Wake 1990, Alford y Richards 1999, Houlahan *et al.* 2000).

Desafortunadamente las razones de esta disminución no están claras, y se han propuesto una serie de factores que de forma individual o en conjunto serían los causantes de este fenómeno. Dentro de estos sobresalen la destrucción de hábitats por actividades humanas, el calentamiento global, la radiación ultravioleta, e infecciones por patógenos principalmente. Este fenómeno ha sido más severo en zonas de elevaciones altas e intermedias, y se piensa que esto se debe a una mayor influencia del calentamiento global, la radiación ultravioleta, e infecciones por patógenos en las especies que habitan estas zonas. Sin embargo, la destrucción y/o degradación del hábitat parece haber exterminado a más poblaciones de anfibios en el mundo que cualquier otra causa (Blaustein 1994).

Esta disminución de poblaciones de anfibios ha despertado en la actualidad un interés mundial sobre el tema, lo que ha llevado a investigadores alrededor del mundo al estudio del efecto de diferentes factores sobre las poblaciones en

diversos ambientes. Si bien se han logrado descifrar y contestar ciertas preguntas, no ha sido posible llegar a una conclusión general sobre como se debe actuar para preservar a este grupo o de como recuperar poblaciones afectadas. Hoy día es muy valiosa cualquier tipo de información que se pueda generar no solo sobre el fenómeno de disminución de poblaciones, sino también de las especies que aún habitan los bosques, porque al analizar a las especies se puede obtener información que podría ser útil en su preservación o en la prevención de disminuciones en sus poblaciones, y se necesita aún mucho más información del estatus de muchas especies en diferentes hábitats (Heinen 1992).

Se debe tener en cuenta que lo que es aplicable y efectivo en la preservación y manejo de poblaciones amenazadas para cierta especie no precisamente lo es para otra.

1.2 Antecedentes

Para las poblaciones de anfibios de Costa Rica se ha informado de 5 familias de anuros con problemas de disminución (Chaves y Bolaños 2002, Infonatura 2004). Según criterios para la Lista Roja de Especies establecidos por la UICN se informa de una especie extinta, 13 especies en peligro crítico, 7 en peligro y 4 vulnerables (Infonatura 2004).

En Costa Rica los estudios que se han realizado con anfibios comprenden diferentes aspectos de la biología y ecología de algunas especies. Dentro de los aspectos evaluados destacan principalmente estudios de diversidad de especies

de anfibios para el país, estudios de monitoreo de poblaciones en diferentes zonas del país, y estudios de comportamiento y actividad reproductiva de varias especies de ranas, los cuales incluyen tanto a especies asociadas a cuerpos de agua como a especies más relacionadas a ambientes terrestres para su reproducción y desarrollo. Otros han estudiado la composición y abundancia de especies de anfibios en la hojarasca comparando diferentes ambientes, y actualmente algunos investigadores extranjeros han iniciado con la evaluación del efecto de la fragmentación de los bosques, el tamaño de los fragmentos del bosque y el grado de aislamiento de estos fragmentos de una matriz boscosa sobre la composición de especies de anfibios en los bosques. Gracias a muchos de estos trabajos de largo y corto plazo, más el esfuerzo de investigadores, colectores, aficionados y estudiantes, y a la situación histórica y política de Costa Rica, se ha logrado obtener una muy buena descripción de las especies de anfibios que habitan su área, así como conocer muchos aspectos de la biología y ecología de muchas de sus especies (Savage 2002). Esta información producida es muy útil en la actualidad para el estudio de las diferentes especies, sin embargo aún quedan vacíos de información en cuanto a comportamientos, reproducción y relaciones con el ambiente, entre otros, de muchas especies, principalmente de las que son de difícil observación y que se consideran raras.

Uno de los problemas más grandes para el estudio de anfibios en Costa Rica en la actualidad, es como se mencionó anteriormente, la disminución de poblaciones por la destrucción del hábitat y la desaparición de especies en zonas

de elevaciones altas e intermedias. Esta disminución de poblaciones ha restringido los estudios actuales a sitios de elevaciones bajas y a especies asociadas a ambientes más perturbados que a ambientes de bosques más maduros.

Los estudios sobre composición de especies de hojarasca en diferentes sitios han generado información sobre preferencias y composición de especies de anfibios en diferentes ambientes, como por ejemplo bosques, cacaotales abandonados y cacaotales en actividad. Con este tipo de estudios se ha obtenido información de hábitos de muchas especies, así como de abundancias y preferencias de muchas de ellas a diferentes ambientes (Lieberman 1986, Heinen 1992, Vonesh 2001). Sin embargo, aún existen vacíos sobre cuales factores están influenciando la herpetofauna característica de este tipo de ambiente y de las variables que estarían influyendo en la composición de especies (Heinen 1992).

Dentro de los primeros y escasos estudios realizados sobre la relación de las características de los bosques en la composición y abundancia de especies de anfibios, destacan tres principales estudios, los cuales se basan en el efecto de la fragmentación de los bosques sobre las especies. El primero de ellos fue realizado en un bosque en la Fila Las Cruces, Coto Brus, en la cual predominan especies de anfibios características de la zona de vida de Holdridge de bosque premontano húmedo (Schlaepfer y Gavin 2001, L.D. Gómez *com. pers.*), por lo tanto los resultados obtenidos fueron para este tipo de zona de vida. Otro de ellos evaluó el efecto de la distancia del borde del bosque en esta composición y abundancia de

las especies, utilizando bosques y fragmentos de bosque, y el último estudio analizando esta composición de especies según diferentes tamaños de fragmentos de bosque. Estos dos estudios utilizaron bosques de la Estación Biológica La Selva, así como fragmentos de bosque de diferentes tamaños y edades cercanos a la Estación, los cuales se ubican en la zona de vida de Holdridge de bosque tropical húmedo (McDade y Hartshorn 1994, Toral *en prep.*, Bell *en prep.*). Por su naturaleza y objetivo, ambos estudios centran como características más importantes la distancia al borde del bosque y el tamaño y edad de los fragmentos, sin embargo no evalúan características físicas de los bosques como por ejemplo cobertura del dosel, densidad del sotobosque, densidad de árboles, entre otros. Este tipo de características puede proporcionar información importante sobre los bosques, así como valiosas conclusiones sobre la relación de estas características con la composición y abundancia de las especies.

Por estos motivos sería interesante determinar la composición de especies de anfibios en un ambiente continuo, es decir, a lo largo de un bosque que presente zonas con diferentes edades. Un estudio que analice las especies de anfibios presentes y su abundancia en una matriz boscosa que posea áreas o zonas en diferente estado de regeneración o sucesión como producto de actividades humanas, incluyendo bosques maduros, y que además determine relaciones entre variables físicas de los bosques y las especies, vendría a aportar

información de apoyo para estudios de fragmentación de bosques y para la conservación de anfibios y de sus ambientes naturales.

CAPÍTULO II

2.1 Marco Teórico

La sucesión ecológica es el proceso de cambio en la estructura de una comunidad con el tiempo. Existen dos tipos de sucesión: la sucesión primaria en la que se establecen y desarrollan comunidades en áreas de nueva formación o desocupadas anteriormente, y la sucesión secundaria que ocurre en áreas perturbadas. Estas perturbaciones ocurren cuando se da una alteración que cambia la composición de especies o su proporción en un sitio dado. En el caso de los bosques neotropicales, éstos han sufrido perturbaciones humanas desde hace cientos de años. Sin embargo, la destrucción de los ambientes naturales se ha acelerado en las últimas décadas, con lo cual se han generado mosaicos de vegetación en diferentes estados sucesionales (Guariguata y Ostertag 2002).

La mayor diversidad biológica del planeta se encuentra en los trópicos. Sin embargo, la transformación de los bosques tropicales que resulta de las actividades humanas, ha llevado a la destrucción de una gran cantidad de ambientes naturales. A su vez, la pérdida de estos ambientes es considerada una de las principales causas de la pérdida de la diversidad biológica en el mundo. Al eliminarse la cobertura boscosa se originan cambios ambientales severos. Éstos, además de incrementar la probabilidad de extinciones locales, afectan la

composición de especies, principalmente las que habitan en bosques maduros o de sucesión tardía, pues se crean hábitats con características ambientales diferentes, las cuales son mejor aprovechadas por especies que habitan bosques alterados o de sucesión más temprana (Kattan 2002, Guariguata y Ostertag 2002). Estas alteraciones pueden presentar diferente grado, y así, la regeneración puede tomar un menor o mayor tiempo para restablecer las condiciones originales o iniciales. No obstante, si los disturbios ambientales causan extinciones locales, es muy difícil que el bosque regrese a su estado original o anterior (Jordan 1986).

La deforestación del bosque y la destrucción o modificación del hábitat han sido propuestas como unas de las causas directas o indirectas de la acelerada disminución de muchas poblaciones de anfibios en el mundo durante los últimos años (Pechmann y Wilbur 1994, Blaustein y Wake 1995, Hecnar y M'Closkey 1996, Stebbins y Cohen 1997). La disminución de poblaciones de anfibios es un fenómeno que se ha presentado con mayor intensidad en Australia y Centroamérica, y actualmente se cree que al menos 20 especies pueden haberse extinguido en el mundo (Blaustein 1994, Blaustein y Wake 1990, UICN 2000 Houlahan *et al.* 2000). Muchas especies de anfibios en Latinoamérica, las cuales se caracterizan por un alto grado de endemismo y rangos restringidos de distribución, han desaparecido de sus ambientes naturales habituales, por lo tanto pueden considerarse hoy en día extintas (Savage 2002). Se cree que esto se debe a que la piel de los anfibios es altamente sensible a cambios ambientales. Estos organismos son considerados como “esponjas” ambientales, presentando una

mayor sensibilidad a cambios ambientales que otros grupos de vertebrados (Alford y Richards 1999). Así, varias especies del género *Eleutherodactylus* que habitan en altitudes bajas en bosques primarios tropicales parecen ser especialmente susceptibles a cambios ambientales como la deforestación y el efecto de borde principalmente. Otras especies arborícolas que habitan el dosel en estos sitios (Hylidae), sufren un efecto directo con este tipo de cambios provocados por la destrucción de sus hábitats (Pearman 1997).

2.2 Objetivo General

Determinar el efecto de la sucesión en la composición y abundancia de especies de anfibios en un bosque maduro y bosques intervenidos de diferentes edades: 18-24 años, 13-17 años y 1-12 años.

2.3 Objetivos Específicos

1. Comparar las diferentes especies y su abundancia entre bosques con diferentes estado sucesional.
2. Determinar como afecta la estructura fisonómica del bosque tropical la composición y abundancia de las especies de anfibios.
3. Determinar algunos factores ambientales que están afectando la distribución y abundancia de especies de anfibios.

CAPÍTULO III

3.1. Metodología

• Área de estudio

El estudio se realizó durante los meses de agosto a noviembre del 2004 en la Estación Biológica La Selva en Puerto Viejo de Sarapiquí, provincia de Heredia (10°26' N, 83°59' O). La estación se caracteriza por tener una precipitación anual promedio de 4000 mm, ubicándose en la zona de vida de Holdridge de bosque tropical húmedo (McDade y Hartshorn 1994). El área presenta bosques maduros o "primarios" sin alteración humana por al menos 200 años, así como bosques en diferentes estados sucesionales (Clark 1994).

En la estación, las especies de anfibios han sido bien documentadas y su lista de especies se encuentra en constante actualización. Hasta el momento se ha informado de un total de 48 especies de anfibios, de las cuales 44 corresponden a anuros (Donnelly 1994).

• Muestreo de anfibios

Para los muestreos se consideraron 4 bosques en diferente estado de sucesión, uno maduro, un bosque con sucesión tardía (18-24 años), y dos de sucesión más temprana (1-12 años y 13-17 años). En cada bosque se realizaron 4 muestreos, y cada muestreo consistió en ubicar 5 transectos de 100 m de longitud por 1 m de ancho en cada área boscosa, es decir 20 transectos por cada

muestreo y 20 diferentes transectos totales por bosque. Los transectos fueron trazados en sitios boscosos, evitando quebradas, lagunas o cualquier tipo de cuerpo de agua. Esto con el fin de observar especies más relacionadas a los bosques y sus características, y de hacer más homogéneos los muestreos, pues incluir alguno de estos cuerpos de agua implicaría observar especies más relacionadas a estos sitios que a los bosques en sí. La duración de cada muestreo fue de 15 días aproximadamente, y las observaciones y mediciones se efectuaron secuencialmente en los bosques, es decir que se iniciaba y terminaba con un bosque para continuar con el siguiente. La duración de los 4 muestreos comprendió alrededor de 65 días. La distancia mínima entre transectos fue de 15 m y éstos fueron revisados de día y de noche. En estos transectos, se capturaron y determinaron hasta especie a todos los individuos encontrados desde el suelo hasta una altura máxima de 2 m mediante el método de encuentros visuales (Crump & Scott 1994), cuantificando además el número de individuos por especie. El muestreo diurno inició a las 7:30 am, mientras que el muestreo nocturno inició a las 7:30 pm aproximadamente. Cada transecto fue recorrido y revisado por un tiempo mínimo de 20 minutos. Para la identificación de las especies se utilizó la clave de anfibios y reptiles de Costa Rica (Savage 2002). La idea de no repetir transectos entre los muestreos fue con el fin de obtener réplicas reales, con esto se logra una mejor noción de lo que está ocurriendo en estos bosques. Además, esto permite abarcar una mayor área para cada tipo de bosque y disminuir el efecto de la presencia humana periódica en un mismo sitio, la cual podría afectar

el comportamiento y presencia de los anfibios así como modificar el hábitat de los transectos conforme aumenta el número de muestreos.

Se cuantificaron, además, características del microhábitat (mantillo, arbusto, entre otros) en el cual se observa a los individuos y la altura de su percha. Posterior a la identificación, los individuos fueron liberados en el mismo sitio en el cual fueron capturados.

• **Caracterización del hábitat**

Se tomaron en cuenta variables ambientales como cantidad de precipitación, humedad relativa del ambiente y temperatura durante el período de muestreo, pues estas variables influyen en la actividad de la mayoría de los anfibios, y por consiguiente en su presencia y abundancia (Zug *et al.* 2001). Estos datos se obtuvieron de la información suministrada por la Estación. Para la obtención de los datos de las especies se ubicaron transectos dentro de los bosques, y en estos mismos se evaluaron las características físicas de los bosques. Las características fueron profundidad del mantillo (cantidad de hojarasca en el suelo), cobertura del dosel, densidad del sotobosque, densidad de árboles mayores a 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) y promedio de DAP de árboles mayores a 10 cm de DAP.

La profundidad del mantillo se midió con una regla metálica ($\pm 0,5$ mm) cada 10 m a lo largo de cada transecto, para obtener un promedio de esa profundidad en cm para cada transecto. La cobertura del dosel se determinó con

un Densitómetro esférico modelo-A (Forestry Suppliers, Inc.), evaluando tres puntos sobre cada transecto, a una distancia de 25 m entre cada uno. Para ello se realizan 4 mediciones en cada punto, obteniendo un promedio cada 25 m y finalmente un promedio para el transecto respectivo. Para medir la densidad del sotobosque se utilizó una regla de madera de 2 m de alto por 5 cm de ancho, la cual tiene barras blancas y negras intercaladas de un grosor de 5 cm cada una. La medición consiste en colocar en forma vertical esta regla en un punto fuera del transecto a 4 m de distancia del observador. Luego se determinó el número de barras cubiertas por vegetación y con esto se obtuvo un porcentaje de cobertura a partir del total de barras de la regla. Se hizo una medición cada 25 m a lo largo del transecto para obtener un promedio de densidad del sotobosque por transecto. Para determinar la densidad de árboles mayores a 10 cm de DAP, así como el promedio de DAP de estos mismos árboles se utilizó el método del cuadrante de Cottam y Curtis (1956). Este se aplicó cada 25 m en el transecto, para así obtener la densidad promedio de árboles y el promedio de DAP de estos árboles para cada transecto en su respectivo tipo de bosque.

•Análisis estadístico

Se emplearon índices de Jaccard para determinar la similitud en la composición de especies entre los diferentes tipos de bosque. A su vez, la similitud entre los bosques se representó mediante un análisis de conglomerados (utilizando el método de unión simple) con las distancias transformadas a los

porcentajes de similitud. Además, la variación en la composición de especies a lo largo de los muestreos entre los bosques se analizó utilizando una prueba de homogeneidad de varianza de Bartlett (Dytham 2003), y se comparó además la similitud de especies entre los bosques para los muestreos con un análisis de varianza (ANDEVA) (Dytham 2003).

Se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) (ter Braak 1986, 1994), con el programa MVSP versión 3.13I (Kovach Computer Services). Este es un análisis de ordenamiento que ha demostrado ser muy eficiente para describir la asociación entre variables ambientales y presencia, distribución y abundancia de especies en diferentes grupos de organismos (Jongman *et al.* 1995, Palmer 1993, McCune 1997). Este análisis permite describir la relación, ya sea positiva o negativa, entre una matriz ordenada de especies, y sus abundancias, con respecto a un grupo de variables ambientales que se espera puedan afectar la presencia y abundancia de las especies incluidas en el estudio. Además, el ACC permite establecer en primer lugar, la relación (positiva o negativa) entre las variables ambientales incluidas, así como la importancia relativa de cada una de las variables ambientales en la determinación de la presencia y abundancia de las especies. Los resultados que se obtienen de este análisis son graficados en dos ejes, en donde se muestran las variables medidas como las especies incluidas, y la relación entre las variables ambientales y las especies. Esta asociación puede ser además positiva o negativa. El ACC también muestra cuanto de la variación en la composición de especies es explicado por las

variables ambientales (factores canónicos). Otro de los resultados de este análisis son los coeficientes canónicos, los cuales proporcionan la fuerza o peso de cada variable en los ejes. Los valores de las variables del ACC muestran la fuerza de asociación de las especies a los ejes. Se utilizó primeramente este análisis para determinar si la similitud de los transectos, basado en las características ambientales medidas (profundidad del mantillo, cobertura del dosel, densidad del sotobosque, densidad de árboles y DAP de los árboles), era mayor dentro de cada uno de los bosques, o si por el contrario la heterogeneidad ambiental es tan alta, que transectos de diferentes bosques se asemejan en sus características. En este caso el análisis permite observar y agrupar los transectos respectivos de cada bosque según las características evaluadas para los bosques. Además, para determinar si las variables ambientales difieren entre los bosques se utilizó un Análisis de Varianza Múltiple (ANDEVAM) (Dytham 2003) con pruebas *a posteriori* de Diferencia Mínima Significativa (DMS) para determinar las respectivas diferencias entre los bosques. Se aplicó además una prueba de χ^2 (Dytham 2003) para comparar los diámetros de los árboles a la altura del pecho entre los bosques.

Finalmente se utilizó de nuevo el ACC para determinar la relación de las características ambientales y variables climáticas de los transectos en los diferentes bosques con la presencia y abundancia de las especies, y cómo estas se distribuyen según esas variables. Se aplicó este análisis para todas las especies presentes y para las especies presentes en al menos el 10% de los

transectos (8), esto basándose en un estudio anterior en el cual Pearman (1997) sugiere que este análisis es más robusto al eliminar las especies raras, y se obtiene entonces un mejor ordenamiento de las especies. Se empleó además este análisis para determinar la relación únicamente de las características ambientales de los transectos en los diferentes bosques, excluyendo las variables climáticas (precipitación, temperatura y humedad relativa), con la presencia, abundancia, y distribución de las especies según esas características.

CAPÍTULO IV

4.1. Resultados

• Composición de especies en los bosques

Encontré un total de 19 especies de anuros pertenecientes a 6 familias, siendo Leptodactylidae la familia con mayor número de especies (Cuadro 1). Las especies más abundantes para la mayoría de los bosques fueron *Eleutherodactylus bransfordii* y *Dendrobates pumilio* (Cuadro 1). La mayoría de las especies son consideradas por Savage (2002) como especies de bosque, y algunas de ellas como de bosques poco perturbados o bosques maduros, entre ellas destacan *E. talamancae*, *E. noblei*, *E. mimus*, *E. cruentus* y *E. ridens*. Estas especies estuvieron ausentes en el bosque de sucesión más temprana, con la excepción de un individuo de *E. ridens* y *E. mimus* observado en este bosque. Estas dos especies fueron más abundantes en bosques de sucesión más tardía que en el bosque de sucesión más temprana. Dos especies descritas por Savage (2002) como de bosques alterados o más abiertos, como *Bufo melanochlorus* y *Leptodactylus poecilochilus*, fueron exclusivas de este bosque más joven. El bosque con mayor número de especies fue el de sucesión tardía de 18-24 años, mientras que en el bosque de sucesión más temprana se muestreó el menor número (Cuadro 1). Los bosques con el mayor porcentaje de similitud en la composición de sus especies fueron los de sucesión de 13-17 años y el de 18-24 años, mientras que la menor similitud se dio entre los bosques de sucesión más

temprana (1-12 años) y el de 18-24 años (Fig. 1). La composición de especies a lo largo de los muestreos entre los bosques fue similar ($X^2 = 5.410$, gL.= 3, $p = 0.144$) (Fig. 2). La similitud de especies entre los bosques para los muestreos también fue similar ($F_{(3,20)} = 0.446$, $p = 0.722$) (Fig. 2).

- **Descripción de los bosques**

- Bosque 1-12 años de sucesión**

Este es un bosque que hasta hace poco tiempo fue un pastizal, y es relativamente un bosque más abierto y homogéneo en cuanto a estratos del bosque que los demás bosques. Por otro lado, gran parte de este bosque se encuentra aislado de la matriz boscosa de la estación por el caudal permanente y amplio del río Sarapiquí. El dosel está dominado por árboles de Gavilán (*Pentaclethra maculosa*) (Mimosaceae) y el sotobosque dominado por el arbusto *Psychotria officinalis* (Rubiaceae) y plántulas de Gavilán. El suelo es limpio en gran parte de sus sitios, es decir que la hojarasca es poca y los suelos se observan muchas veces desnudos. Hay diferenciación notable en cuanto a dosel y sotobosque, lo que hace ver a los árboles de Gavilán muy altos y el bosque en general se vuelve más abierto. Esto significa que no se observa un subdosel marcado, sino que más bien estas plantas de *P. officinalis* alcanzan un tamaño menor a 2 m de altura y luego aparece el dosel. Además la distancia entre los árboles (densidad de árboles) es muy variable, y se observa en algunos sitios a

estos árboles de Gavilán muy cercanos unos de otros y en algunos otros muy alejados (*obs. pers.*) (Anexo 1).

Bosque 13-17 años de sucesión

Este bosque se caracteriza por la presencia de muchas lianas en el sotobosque, lo cual hace difícil el acceso y tránsito dentro del bosque, y por la dominancia de árboles con DAP bajos que no alcanzan mucha altura y con poca distancia entre ellos. Gracias a esto, este parece un bosque más protegido y cubierto que el bosque de sucesión más temprana. Se observan además ocasionalmente algunas especies de plantas pioneras dentro de este bosque, como por ejemplo árboles de guarumo (*Cecropia sp.* y *Pouroma sp.*) (Janzen 1991). Hay hojarasca en el suelo a lo largo de muchos de sus sitios, y en algunos de éstos esta cantidad es considerable (*obs. pers.*) (Anexo 1).

Bosque 18-24 años de sucesión

Este es el bosque más difícil caracterizar, debido a que es el bosque más heterogéneo de todos en cuanto a la composición de estratos del bosque y cantidad de ambientes. No se observa, a manera general, una separación evidente entre el dosel y sotobosque, sino que se observan varios estratos del dosel. Son comunes árboles con DAP bajos y con fustes que alcanzan gran altura, sin embargo estos árboles no llegan a alcanzar la altura del dosel. El sotobosque no se encuentra dominado por un tipo o especie de planta en particular, sino que más bien se observa mucha variación en la composición del sotobosque a lo largo

del área de este bosque. Por otro lado, la densidad de árboles es más constante a lo largo de su área que en los otros dos bosques, y es en apariencia un bosque protegido y cubierto, por lo cual es limitada la cantidad de luz que llega hasta el suelo (*obs. pers.*) (Anexo 1).

Bosque primario

El bosque primario se asemeja mucho al bosque de sucesión de 18-24 años, sin embargo, el sotobosque en muchos sitios es más homogéneo en este bosque. Se observan varias especies de palmas pequeñas como *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* y *Synechanthus warscewiczianus* (Arecaceae) en altas densidades dominando el sotobosque. El espacio que ocupan estas palmas, unido a la sombra que brindan con sus hojas, limita el crecimiento de otras plantas, y esto además disminuye la cantidad de mantillo del suelo, con lo cual se observan algunos sitios con suelos desnudos. En este bosque tampoco se aprecia una separación evidente entre el dosel y el sotobosque y la densidad de árboles es muy constante a lo largo de su área. Al igual que el bosque de sucesión de 18-24 años, este es en apariencia un bosque protegido y cubierto, con limitada cantidad de luz que llega al suelo (*obs. pers.*) (Anexo 1).

• Caracterización de los bosques

El análisis de correspondencias canónicas (ACC) muestra que la mayoría de los transectos de los 4 bosques tienen características ambientales similares,

con lo cual no se puede distinguir o clasificar específicamente a cada uno de los bosques (Fig. 3). En este análisis se observa que la mayoría de los transectos no se asocian con alguna característica en particular de los bosques. No obstante, algunos de los transectos parecen estar relacionados positivamente con la profundidad del mantillo, con la densidad de árboles, con el DAP o con la densidad del sotobosque (Fig. 3) (Anexo 2). Se debe tomar en cuenta que la longitud de los vectores de las variables es indicadora de la fuerza de asociación de las variables y los ejes de ordenamiento (Floeter *et al.* 2001), y las variables con mayor asociación son la profundidad del mantillo, la densidad del sotobosque y el DAP (Fig. 3). Esta clasificación de los bosques según sus características ambientales tampoco se observa al aplicar un ANDEVAM (Wilks = 0.768, gL. = 15, 199, $p = 0.188$), sin embargo algunos bosques sí difieren entre sí para algunas de estas características. Las variables que difieren en mayor magnitud entre los distintos bosques son la profundidad del mantillo, la densidad de árboles y la densidad del sotobosque. Así, la profundidad del mantillo y la densidad del sotobosque difieren entre los bosques de sucesión más temprana (1-12 y 13-17 años) (DMS, $p = 0.033$ y $p = 0.049$, respectivamente) (Figs. 4 y 5). También la profundidad del mantillo es diferente entre el bosque de 13-17 años y el primario (DMS, $p = 0.029$) (Fig. 4), mientras que la densidad de árboles difiere entre el bosque de sucesión más temprana y el de 18-24 años de sucesión (DMS, $p = 0.026$) (Fig. 6). Asimismo la distribución de los árboles según el DAP es diferente entre los bosques y en la mayoría de los bosques los árboles más dominantes

poseen diámetros entre 10 y 20 cm. El bosque primario es el que posee el mayor número de árboles con diámetros entre 10 y 20 cm, pero además, son menos abundantes los árboles con tamaños de DAP grandes, y hay un descenso en el número de árboles según aumenta el DAP ($X^2 = 34.08$, gL.= 15, $p = 0.003$) (Fig. 7).

• Variables Climáticas

El promedio de precipitación (\pm desviación estándar) para los días de muestreo fue de 14.37 ± 15.94 mm. Mientras que el promedio de temperatura fue de 25.46 ± 1.18 °C y el porcentaje promedio de humedad relativa de 97.79 ± 3.22 %.

• Relación Especies-Ambiente

En el ACC para las especies se observa la relación entre la composición de las especies de anfibios registradas en los bosques y las características del bosque y las variables climáticas (Fig. 8). El eje 1 explica el 74% de la variación en la composición de especies según las variables medidas, mientras que el eje 2 explica el 57% de esta variación, esto significa que la composición de especies está altamente relacionada con las variables medidas. En algunos casos las especies se asocian positivamente con variables climáticas, en otros con características del bosque y en otros con la combinación de ambos. Así, puede verse como la presencia de algunas especies encontradas en este estudio se

asocia positivamente con la precipitación (*E. ridens*, *E. crassidigitus* y *E. cerasinus*) y con la humedad relativa del ambiente (*E. mimus*, *E. talamancae*, *B. melanochlorus* y *R. warszewitschii*), mientras que para otras especies son más importantes características del bosque como profundidad del mantillo (*E. diastema*, *E. noblei* y *B. haematiticus*) (Fig. 8) (Anexo 2). Se debe recalcar además que la mayoría de las especies no se asocian con la densidad de árboles, el DAP, la densidad del sotobosque ni la temperatura (Fig. 8). Por otro lado, se observa que la distribución de las dos especies más comunes en los bosques, *E. bransfordii* y *D. pumilio*, así como de otra especie considerada como de bosques maduros o poco perturbados (*E. cruentus*) (Savage 2002), no está determinada por cambios en las características de los bosques o climáticas específicas, sino que más bien pareciera que su distribución depende de la combinación de un conjunto de factores (Fig. 8) (Anexo 2). Al analizar solo las especies presentes en el 10% o más de los transectos la distribución sigue un patrón similar que al incluir a todas las especies, por lo tanto no se ve afectada la robustez del análisis (Figs. 8 y 9) (Anexo 2). Además, el eje 1 explica el 65% de la variación en la composición de especies según las variables medidas y el eje 2 explica el 49% de esta variación, por lo que no difiere tanto con el análisis que incluyó a todas las especies, y se sigue observando una alta relación entre la composición de especies y las variables medidas. Algo similar ocurre al comparar la distribución y abundancia de las especies al utilizar las características ambientales de los bosques y las variables climáticas en conjunto en un mismo análisis que al utilizar

únicamente las variables climáticas, pues la mayoría de las especies siguen un patrón semejante de distribución con cualquiera de estos dos análisis (Figs. 8 y 10). Por ejemplo, especies asociadas al mantillo, como *E. noblei* y *E. diastema*, continúan asociándose al mantillo (Figs. 8 y 10) (Anexo 2). Otras especies que no se asociaron a alguna característica o variable en particular, así como las dos especies más comunes del estudio, continúan sin relacionarse a alguna característica del bosque o a un conjunto de factores, respectivamente. Lo más relevante es que al excluir las variables ambientales, las especies que se asociaron a éstas variables en el análisis que sí las incluyó, no se asocian a ninguna característica del bosque (Figs. 8 y 10) (Anexo 2). Además, la relación entre las características del bosque es diferente entre los dos análisis, porque al eliminar las variables ambientales aumentan las asociaciones negativas con el eje 2 (Anexo 2). Tanto para los CCA en los que se tomaron en cuenta las características físicas de los bosques y variables ambientales, así como en los que se excluyeron las variables ambientales, se observa que la composición de especies está altamente relacionada con las variables medidas (Anexo 2). Esta relación también se observa al analizar todas las especies observadas o al analizar solo las especies presentes en el 10% o más de los transectos en los bosques (Anexo 2).

Cuadro 1. Número de especies observadas y su abundancia en los diferentes tipos de bosque.

Bosque					
Especie	1-12	13-17	18-24	primario	Total
Bufonidae					
<i>Bufo haematiticus</i>	1			2	3
<i>B.melanochlorus</i>	2				2
Centrolenidae					
<i>Centrolenella prosoblepon</i>			1		1
<i>Cochranella spinosa</i>			1		1
Dendrobatidae					
<i>Dendrobates pumilio</i>	62	25	17	31	135
Leptodactylidae					
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	54	58	10	32	154
<i>E.cerasinus</i>		1	3		4
<i>E.crassidigitus</i>				2	2
<i>E.cruentus</i>		7	4	1	12
<i>E.diastema</i>	6	13	12	7	38
<i>E.fitzingeri</i>	2	1	10	8	21
<i>E.mimus</i>	1	4	6	4	15
<i>E.noblei</i>			2		2
<i>E.ridens</i>	1	1	7	2	11
<i>E.talamancae</i>		1	3	7	11
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>		2	1		3
<i>L.poecilochilus</i>	2				2
Hylidae					
<i>Hyla rufitela</i>				1	1
Ranidae					
<i>Rana warszewitschii</i>			2		2
Número de especies	9	10	14	11	19
Total de individuos	131	113	79	97	420

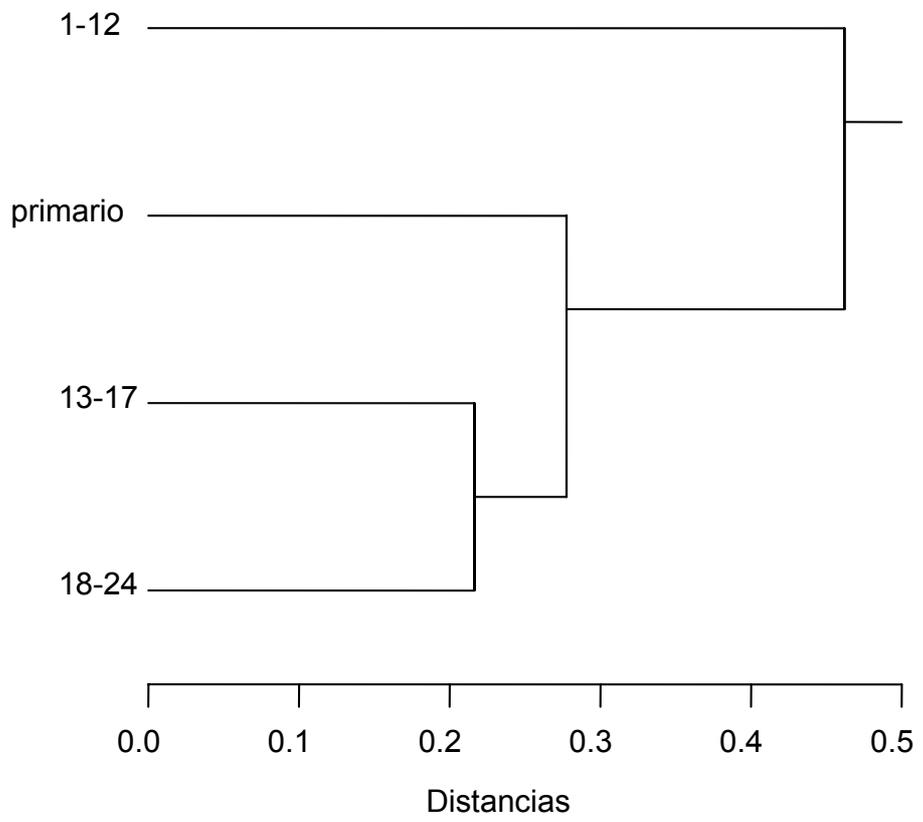


Fig. 1. Similitud de especies de ranas entre los diferentes bosques utilizando índices de Jaccard.

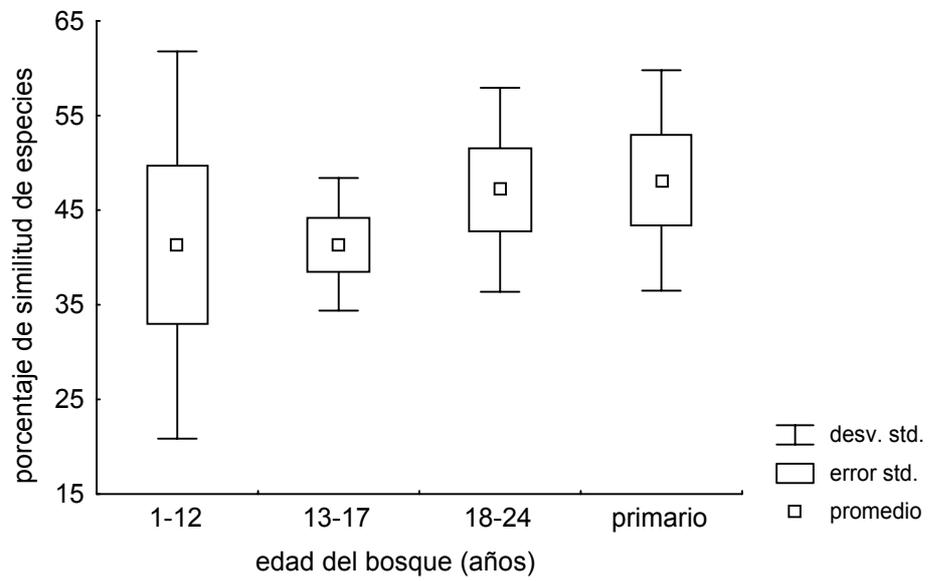
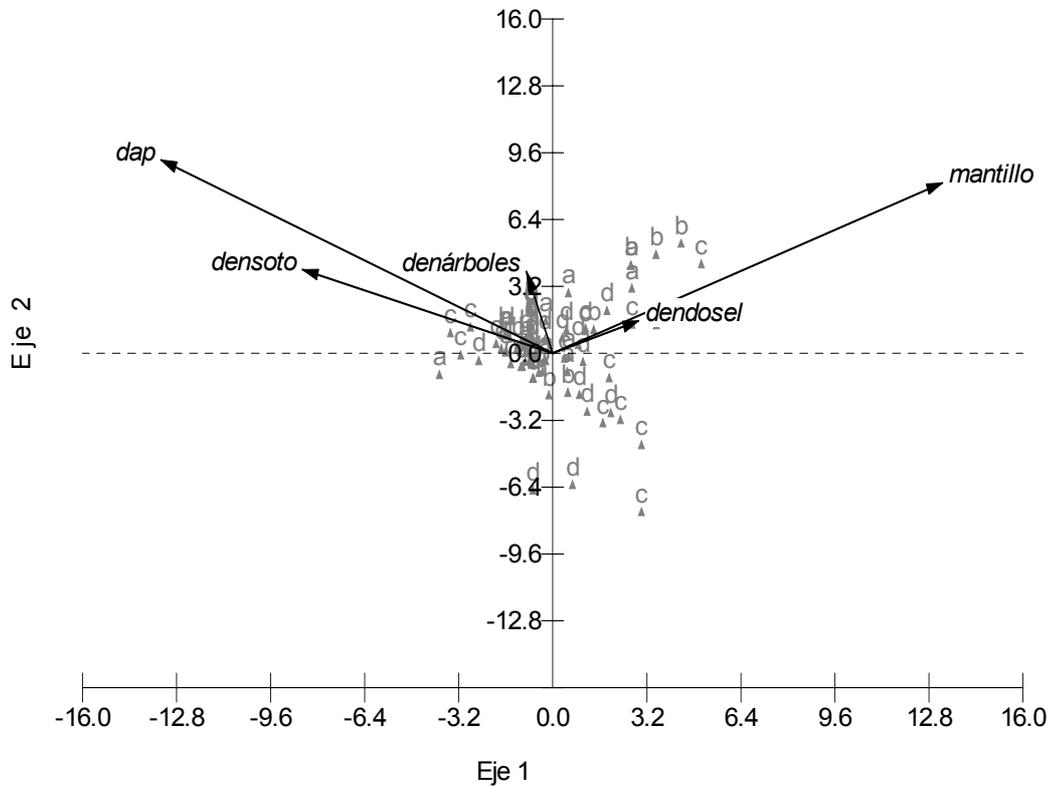


Fig. 2. Promedio de los porcentajes de similitud de especies para los muestreos en cada bosque.



Vector scalina: 16.94

Fig. 3. Distribución de los transectos según edad del bosque (a = 1-12, b = 13-17, c = 18-24, d = primario) y sus respectivas características ambientales (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap).

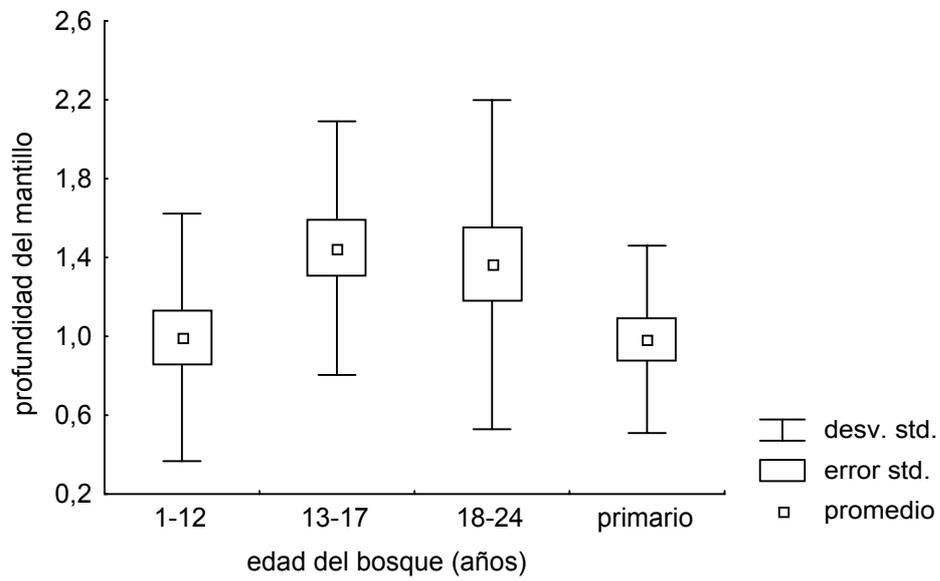


Fig. 4. Profundidad promedio del mantillo (cm) por transecto según tipo de bosque.

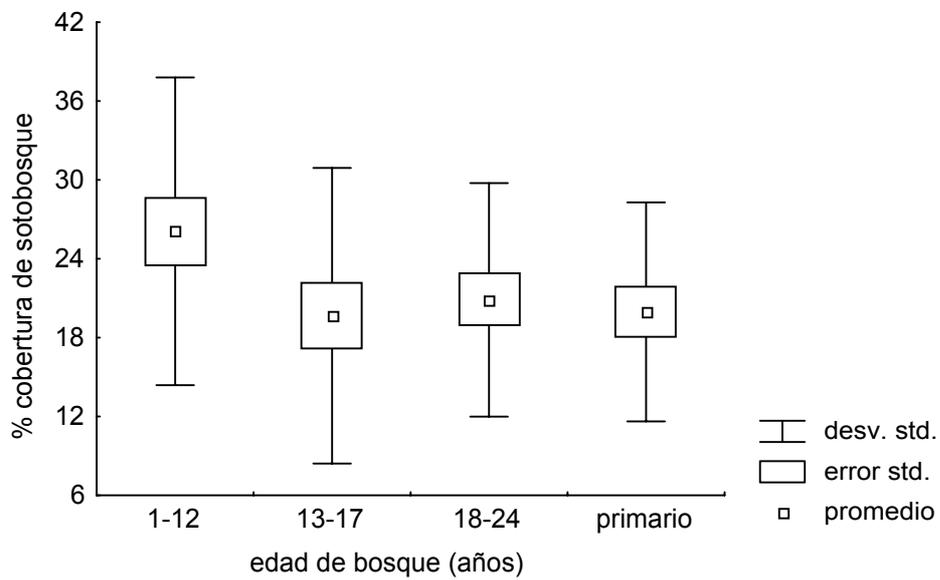


Fig. 5. Porcentaje de cobertura del sotobosque (densidad) según el tipo de bosque.

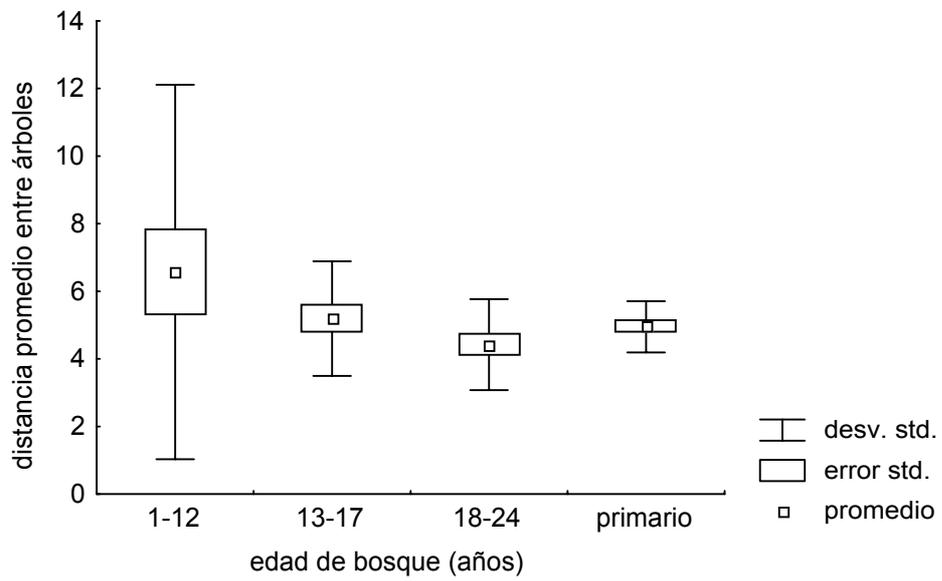


Fig. 6. Densidad promedio de árboles (m) entre según edad del bosque.

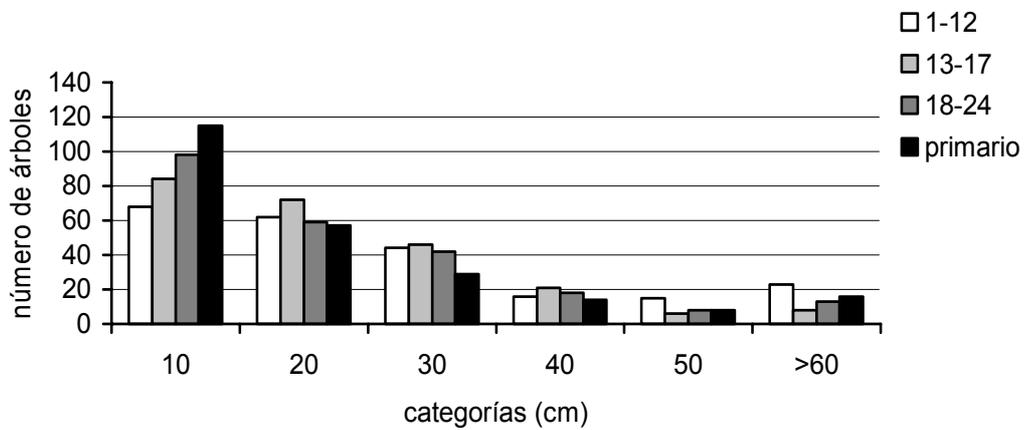
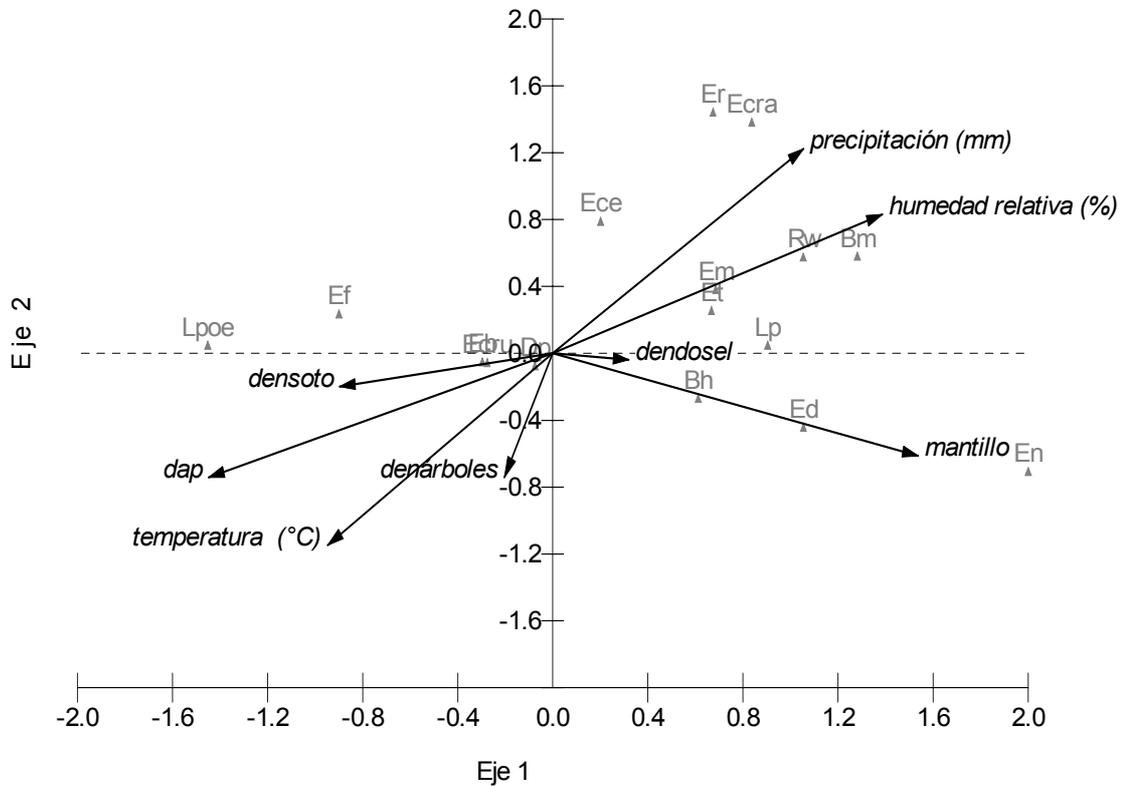
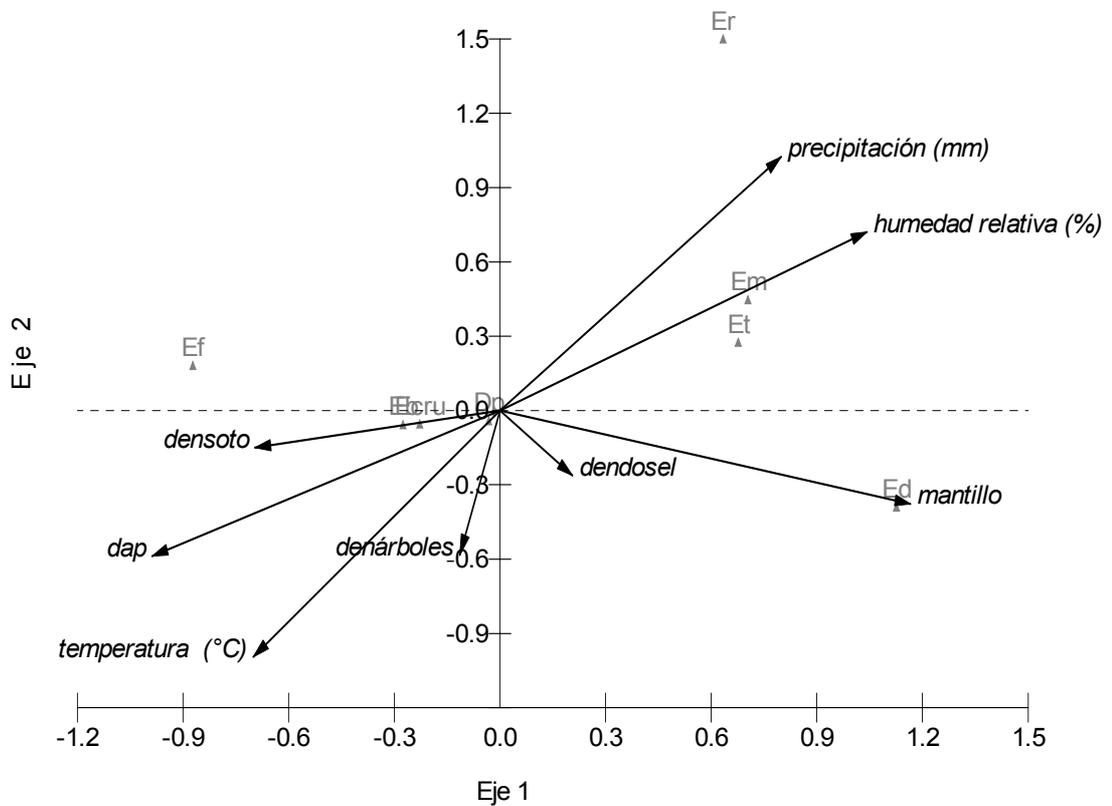


Fig. 7. Número de árboles por categorías diamétricas según edad del bosque.



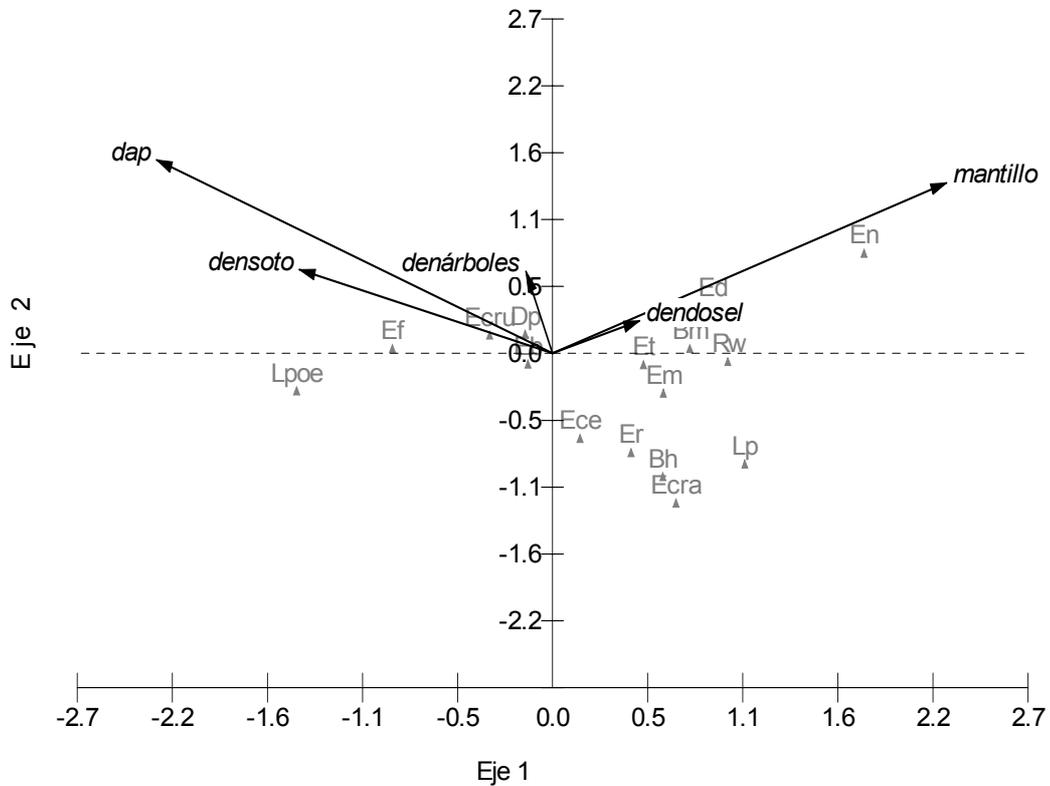
Vector scaling: 2.10

Fig. 8. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap) y variables ambientales (temperatura, precipitación y humedad relativa). Las especies son *Bufo haematiticus* (Bh), *B.melanochlorus* (Bm), *Dendrobates pumilio* (Dp), *Eleutherodactylus bransfordii* (Eb), *E.cerasinus* (Ece), *E.crassidigitus* (Ecra), *E.cruentus* (Ecro), *E.diastema* (Ed), *E.fitzingeri* (Ef), *E.mimus* (Em), *E.noblei* (En), *E.ridens* (Er), *E.talamancae* (Et), *Leptodactylus pentadactylus* (Lp), *L.poecilochilus* (Lpoe), *Rana warszewitschii* (Rw).



Vector scaling: 1.60

Fig. 9. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap) y variables ambientales (temperatura, precipitación y humedad relativa) utilizando las especies presentes en más del 10% de los transectos. Las especies son *Dendrobates pumilio* (Dp), *Eleutherodactylus bransfordii* (Eb), *E.cruentus* (Ecr), *E.diastema* (Ed), *E.fitzingeri* (Ef), *E.mimus* (Em), *E.ridens* (Er), *E.talamancae* (Et).



Vector scaling: 2.85

Fig. 10. Distribución y abundancia de individuos por especie según características físicas de los transectos (profundidad del mantillo, densidad del sotobosque, densidad del dosel, densidad de árboles y dap). Las especies son *Bufo haematiticus* (Bh), *B. melanochlorus* (Bm), *Dendrobates pumilio* (Dp), *Eleutherodactylus bransfordii* (Eb), *E. cerasinus* (Ece), *E. crassidigitus* (Ecra), *E. cruentus* (Ecr), *E. diastema* (Ed), *E. fitzingeri* (Ef), *E. mimus* (Em), *E. noblei* (En), *E. ridens* (Er), *E. talamancae* (Et), *Leptodactylus pentadactylus* (Lp), *L. poecilochilus* (Lpoe), *Rana warszewitschii* (Rw).

CAPÍTULO V

5. Discusión

• Composición de especies en los bosques

El hecho de que la familia Leptodactylidae sea la más representativa se debe principalmente a la metodología aplicada en este estudio, porque los muestreos se enfocaron a ambientes que son principalmente microhábitats de muchas especies del género *Eleutherodactylus*, como mantillo y vegetación baja dentro del bosque. Muchas especies de esta familia son habitantes típicos del mantillo, y otras alternan su actividad entre el mantillo y ambientes de mayor altura en el mismo sitio, moviéndose verticalmente en la vegetación (Miyamoto 1982, Slowinski *et al.* 1987, Pearman 1997, Savage 2002).

Las especies *E. bransfordii* y *D. pumilio* son habitantes comunes y abundantes de la hojarasca del suelo de bosques en elevaciones bajas de la vertiente atlántica de Costa Rica (Bee 2003, Norman 1998). Estas dos especies parecen estar explotando una combinación de condiciones ecológicas en estos bosques, y se estarían relacionando tanto a un conjunto de características ambientales del bosque como a variables climáticas, los cuales se traducirían en refugio, alimento y sitios adecuados para la reproducción y oviposición (Scott 1976). Ambas especies poseen altas densidades para los bosques de La Selva, y podrían estar jugando diferentes roles ecológicos en estos bosques, como lo

hacen otras especies comunes a estos ambientes en los trópicos (Lieberman 1986, Scott 1976, Savage 2002, Schlaepfer y Gavin 2001).

La madurez de los bosques parece afectar la presencia y abundancia de algunas especies descritas como de bosques poco perturbados. El bosque de sucesión más temprana posee ciertas características físicas que estarían excluyendo a algunas de estas especies. Por ejemplo, como se dijo anteriormente, la homogeneidad de este bosque produciría una menor cantidad de perchas y ambientes, y además el hecho de que sea un sitio más abierto haría de este bosque un sitio con mayor variación microclimática durante el día que los otros bosques más cerrados y por ello con microclimas más estables. Estas características se apoyarían con haber encontrado en este bosque de sucesión más temprana especies más tolerantes y comunes a este tipo de ambiente más abierto, y a las cuales este tipo de condiciones facilitan su presencia y abundancia debido a su morfología y respectivos hábitos (Savage 2002). Por el contrario, microclimas más estables y una mayor cantidad y diferencia de ambientes, favorecerían la presencia de más especies, como ocurre en los otros bosques (Savage 2002). Otro factor que estaría influenciando esta presencia y abundancia de especies es el aislamiento de este bosque más joven de la matriz boscosa de la Estación por el cauce considerable de un río. Se podría pensar que aunque este sitio ya es un bosque en su totalidad, muchas especies, sobretodo las menos dependientes del agua y habitantes de bosques maduros, no habrían colonizado aún este sitio o al menos no habrían logrado establecer poblaciones ahí. El río

podría estar funcionando como barrera geográfica, pero además es posible que estas especies consideradas de bosque hubieran estado presentes en este bosque joven antes de la eliminación del bosque por intervención humana. Debe tenerse en cuenta que la colonización de nuevos sitios o de sitios habitados anteriormente por parte de los anfibios es un proceso frágil, que está influenciado por restricciones fisiológicas, por la tendencia de los anfibios a desplazarse distancias cortas y a que muchas especies presentan fidelidad de sitios (Blaustein *et al.* 1994, Sinsch 1990, Duellman y Trueb 1986).

La baja similitud en la composición de especies entre el bosque más joven y el de sucesión de 18-24 años podría explicarse también por la disponibilidad y cantidad de perchas y ambientes en los respectivos bosques, los cuales posiblemente también influyen en la disponibilidad y cantidad de presas. Una mayor complejidad en la estructura fisonómica del bosque podría estar favoreciendo una mayor riqueza de especies. Con esto se podría explicar la alta similitud en la composición de especies entre los bosques de sucesión secundaria intermedia (13-17) y tardía (18-24). Además, las condiciones microclimáticas en los bosques de La Selva que han estado por más de 15 años en regeneración tienden a ser más estables que en bosques más jóvenes, y son bastante similares entre los bosques a partir de esos estados avanzados de sucesión (R. Chazdon *com. pers.*). Sin embargo, esto no explica porqué la mayor similitud en la composición de especies para el bosque más joven sea con el bosque primario. Las diferencias observadas en algunas de las características cuantificadas para

los bosques son principalmente entre el bosque más joven con respecto a otros bosques. Lo mismo ocurre entre el bosque primario con respecto a otros bosques, y las diferencias son en las mismas características tanto para el bosque más joven como para el primario. Estas diferencias en cuanto a cantidades respectivas de las variables podrían influenciar la distribución de algunas especies y volver más semejante al bosque joven con el bosque primario.

- **Caracterización de los bosques**

A pesar de que algunos bosques son más heterogéneos que otros, como se dijo anteriormente, todos parecen presentar una alta heterogeneidad ambiental, la cual hace difícil separar o clasificar respectivamente a cada uno de los bosques según las características evaluadas. Sin embargo, algunas características difieren entre ellos, como por ejemplo la profundidad del mantillo, la cual es menor en los bosques de sucesión más temprana y el bosque primario. En la descripción de los bosques se mencionó que los árboles de Gavilán son los que dominan el dosel del bosque más joven, y éstos no aportan realmente gran cantidad de sustrato al mantillo, pues sus hojuelas son muy pequeñas y finas, pero además estos árboles en el proceso de fijación de nitrógeno por sus raíces bajan considerablemente el pH del suelo, y esto dificulta el crecimiento de plántulas de otras especies cerca de estos árboles (Parker 1994). En el bosque primario la poca profundidad del mantillo se debe a la abundancia y dominancia de palmas a lo largo de su área. La densidad del sotobosque es mayor en el bosque

de sucesión de 13-17 años porque este bosque presenta zonas con presencia de muchas lianas en su sotobosque (*obs. pers.*), características de primeros estados sucesionales (Brokaw 2002). La baja densidad de árboles para el bosque más joven se debería a la misma edad del bosque y al corto tiempo que lleva en regeneración. Este corto tiempo no ha permitido aún el establecimiento y crecimiento de especies; primero porque este bosque fue anteriormente un pastizal, y las especies que pudieron llegar serían de sucesión secundaria (colonizadoras) y segundo, porque entre estas especies colonizadoras destaca el Gavilán (Clark 1994). Este árbol posee crecimiento anual rápido y se mantiene en estos sitios de regeneración aún cuando estos sitios se vuelven bosques, impidiendo además el establecimiento y crecimiento de plántulas de otras especies cerca de ellos por aumentar la acidez del suelo en sus alrededores (Clark 1994, Parker 1994). La edad de los bosques también explicaría el hecho de que árboles más grandes sean más escasos que árboles pequeños en áreas de regeneración temprana, pues requiere de mayor tiempo de regeneración para alcanzar tamaños mayores. Además, la densidad de árboles grandes y viejos en los bosques tiende a ser menor, pues la competencia por demanda de luz es grande, y esto apoya que el número de árboles con DAP grandes sea menor (Hogan y Machado 2002).

Es importante destacar que en este estudio se cuantificaron las características que se pensó podían clasificar mejor a los bosques según su estado sucesional, sin embargo algunos factores que no se tomaron en cuenta, por lo difícil de

cuantificar, podrían ser importantes también en esta clasificación. Por ejemplo cuales son las especies presentes en el dosel, subdosel y sotobosque y las diferentes asociaciones entre estas especies. Es decir que pueden haber distintas especies de plantas en el dosel y el sotobosque de los diferentes bosques. Por otro lado, al cuantificar la cobertura del dosel o del sotobosque no se obtiene información acerca de la existencia de un subdosel o de la cantidad de estratos del dosel en el bosque, y es probablemente este subdosel el que hace a un bosque más protegido y menos variable en cuanto a sus condiciones microclimáticas.

• **Relación Especies-Ambiente**

La distribución de las especies de anfibios observadas en este estudio va a depender de diferentes características del bosque y variables climáticas, que individualmente, en conjunto o en asociación con otros factores no evaluados estarían determinando la presencia y abundancia de las especies en el ambiente. Este estudio permite predecir de una forma más precisa cómo algunos factores están influenciando la presencia o ausencia de las especies en los bosques y su respectiva abundancia. Si bien esto no es un hecho puntual para cada especie, si puede verse cómo la presencia y abundancia de ciertas especies se asocia positivamente con algunas de las variables. Anteriormente otros estudios han descrito a las especies *E. ridens*, *E. crassidigitus* y *E. cerasinus* como habitantes de mantillo, y aunque son especies raras, se les considera como dependientes y

asociadas a este tipo de ambiente. Es importante destacar que la profundidad o cantidad de mantillo es importante para estas especies probablemente por la preferencia de artrópodos en sus dietas, los cuales son más comunes en los suelos del bosque. Sin embargo, lo observado en este estudio es que la presencia y abundancia de estas especies es principalmente por la cantidad de precipitación. La descripción de los comportamientos y hábitos reproductivos de estas especies es realmente escasa o desconocida, pero existe la posibilidad de que la cantidad de precipitación desempeñe un papel importante en su actividad reproductiva. Otro factor influyente en la distribución de las especies es la humedad relativa del ambiente, y es que esta humedad es importante para la supervivencia de los anfibios porque de ésta depende su respiración cutánea, y su presencia, distribución, movilidad y termorregulación (Stebbins y Cohen 1998, Duellman y Trueb 1986, Sinsch 1990, Blaustein *et al.* 1994). Pareciera que algunas especies son más dependientes de esta humedad que otras, y por ejemplo *B. melanochlorus* y *R. warszewitschii*, se asocian positivamente a esta variable climática. Debe recalcarse que los adultos de ambas especies son generalmente habitantes de suelos en sitios abiertos o bosques perturbados, mientras que los estados larvales son acuáticos, por lo cual estos adultos estarían expuestos a cambios severos en el ambiente, y quizá mantener la humedad de su piel por medio de la humedad del ambiente sea más trascendente para su supervivencia que por ejemplo la precipitación en sí. Otra posibilidad es que también esta humedad influya de algún modo en la disponibilidad y cantidad de alimento en el

ambiente. Para otras especies que se asocian a la humedad del ambiente como *E. mimus* y *E. talamancae*, pareciera que más bien esto se debe a que la eclosión de subadultos de los nidos en la hojarasca en los que se desarrollan sus huevos y larvas (Savage 2002, Norman 1998) depende de cierto grado de humedad en el ambiente, pues otras especies de este género que habitan en la hojarasca del bosque requieren de un gradiente de humedad en el ambiente cuando son juveniles (Pough *et al.* 1983). En estudios anteriores se ha demostrado que la profundidad del mantillo se relaciona positivamente con la riqueza de especies de herpetofauna de hojarasca (Fauth *et al.* 1989), sin embargo en este estudio la profundidad del mantillo es importante únicamente en la presencia y abundancia de tres especies, *E. diastema*, *E. noblei* y *B. haematiticus*. Algo valioso acá es que se obtuvo información sobre *E. noblei*, una especie bastante rara y de la que no se conoce ningún aspecto sobre su biología o ecología. La única información conocida sobre esta especie es que es un habitante raro del mantillo (Savage 2002). Aunque en este estudio se observaron muy pocos individuos de esta especie, y tal vez por esto sea difícil afirmar realmente cuales son los factores que están interviniendo en la presencia y abundancia de esta especie, se logró determinar una asociación positiva con la cantidad de mantillo del bosque. Se podría relacionar a este mantillo con la disponibilidad, diversidad y abundancia de alimento (Pearman 1997).

Otro aspecto a destacar es que las dos especies más abundantes de este estudio *E. bransfordii* y *D. pumilio* no se asocian a ninguna característica de los

bosques o variable ambiental específica. Si bien estas dos especies son consideradas habitantes comunes del mantillo (Bee 2003, Norman 1998), la profundidad del mantillo no es lo más importante para su presencia y abundancia. Es decir, que a pesar de habitar el mantillo hay otras características participando en esta distribución. Ambas especies se pueden considerar muy exitosas en los bosques tropicales húmedos, incluso cuando éstos se encuentran muy perturbados, y a lo mejor este éxito se deba a que no son tan dependientes de una característica o variable en particular sino que pueden tener asociaciones con muchas de éstas. Además, como se dijo al principio, estas especies podrían estar explotando una combinación de condiciones ecológicas en estos bosques y relacionándose tanto a un conjunto de factores físicos del bosque como ambientales, los cuales significarían refugio, alimento y sitios adecuados para la reproducción y oviposición (Scott 1976). No obstante *E. cruentus* tampoco se asocia a ninguna variable en particular y esta viene a ser información nueva sobre una especie relativamente rara de observar en elevaciones bajas, a la cual se le relaciona con ambientes de mantillo en bosques húmedos, en los cuales permanece escondida durante el día. Esta especie, al igual que las dos especies anteriores, podría estar explotando diferentes características del bosque o climáticas (Savage 2002).

Al tomar en cuenta las características físicas de los bosques y las variables en conjunto o separadas en el CCA, la mayoría de las especies muestran un patrón semejante en cuanto a su distribución. Al unir esto con el hecho de que al

excluir las variables ambientales, las especies que se asociaron a éstas variables en el análisis que sí las incluyó no se asocian a ninguna característica del bosque, y de que además al eliminar variables en un análisis, las especies que no se asociaron a ninguna variable continúan sin ninguna asociación, se refuerza la asociación de las especies con las distintas variables. Es decir que si se eliminan las variables que influyen en los patrones de distribución de las especies estos patrones no cambian, y aunque las asociaciones con los ejes cambien (+ o -) esto solamente significa un cambio en el ordenamiento del análisis y no en la distribución de las especies con respecto a las variables. También se puede reforzar lo anterior por el hecho de que en todos los CCA la composición de especies está altamente relacionada a las variables evaluadas.

CAPÍTULO VI

6. Conclusiones y Recomendaciones

La importancia de conservar bosques primarios o de regeneración tardía es que estos son hábitats exclusivos para muchas especies de organismos y en el caso de bosques tropicales, éstos son sitios que presentan la mayor diversidad y endemismo en el mundo. Sin embargo, unido a esto, son fundamentales los procesos que permitan la regeneración de zonas alteradas por actividades humanas, pues esto generará eventualmente el establecimiento de nuevas zonas boscosas. Esto es primordial para muchos grupos de organismos habitantes de bosques tropicales como es el caso de los anfibios, porque permite la recolonización y establecimiento de sus poblaciones. No obstante, se debe tener en cuenta que no todas las especies poseen las mismas características o condiciones para reestablecer sus poblaciones una vez extirpadas de un sitio. Algunas especies presentan una mayor capacidad y rapidez de volver a establecerse en un lugar, mientras que otras parecen ser más susceptibles a cambios en el ambiente, lo que a su vez limita la recolonización de un sitio. A esto se asocian diversos factores como barreras geográficas, disponibilidad de alimento y la fisiología, capacidad de desplazamiento y fidelidad de sitios de la especie en sí.

La distancia entre un área en recuperación y una matriz boscosa importante es fundamental, pues esto permite el eventual flujo de individuos de un sitio a otro. Así, la recuperación de áreas alteradas adyacentes a un bosque maduro origina

un mayor espacio de desplazamiento que será utilizado primeramente por especies menos susceptibles a cambios ambientales y posteriormente podría convertirse en un sitio de tránsito de especies o incluso en hábitat para especies más dependientes de áreas boscosas. En este estudio se observa como algunas especies se comparten entre los bosques, y pese a que la abundancia de estas especies en bosques más jóvenes es menor, esto apoyaría la idea de permitir la regeneración de ambientes muy perturbados cercanos a un bosque de sucesión tardía o maduro.

Si bien con este estudio se pudieron establecer algunas relaciones entre especies de anfibios y diferentes características del ambiente y del clima, se necesitan aún más estudios que puedan predecir este tipo de relaciones tomando en cuenta otras variables y evaluando la composición de especies en otros ambientes. Una mayor información al respecto sobre estas relaciones podría lograr definir otras metodologías para el estudio de especies de anfibios en general o para especies de difícil observación, y establecer medidas sobre como se podrían recuperar poblaciones de especies que han sufrido disminución en los bosques de nuestro país.

Literatura Citada

- Alford, R.A. & S.J. Richards. 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133-165.
- Bee, M.A. 2003. A test of the "dear enemy" in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 601-610.
- Blaustein, A.R. 1994. Chicken Little or Nero's Fiddle? A perspective on declining amphibian populations. *Herpetologica* 50: 85-97.
- Blaustein, A.R. & D.B., Wake. 1990. Declining amphibians: a global phenomenon? *Trends Ecol. Evol.* 5: 203-204.
- Blaustein, A.R., D.B. Wake & W.P. Sousa. 1994. Amphibian declines: Judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, 8(1): 60-71.
- Blaustein, A.R. & D.B. Wake. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American* 272: 52-57.
- Brokaw, N. 2002. La persistencia de las especies vegetales en los fragmentos de bosque neotropical, pp. 564-565. *En: M.R. Guariguata & G.H. Kattan. Ecología y conservación de los bosques neotropicales. LUR, Costa Rica. 691p.*
- Chaves, G.A. & F. Bolaños. 2002. Declinación de poblaciones de anfibios en Costa Rica. Talleres Internacionales sobre el Monitoreo de Anfibios en Latinoamérica. (<http://lternet.edu/la/Informe.html>)
- Clark, D.A. 1994. Plant demography, pp. 90-105. *In: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest. University of Chicago. 485p.*
- Cottam, G. & J.T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Crump, M.L. and N.J. Scott Jr. 1994. Visual Encounter Surveys. p. 84-92. *In: W.R. Heyer et al. (eds.). Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution. EUA.*

- Donnelly, M.A. 1994. Amphibians, pp. 199-209. *In*: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago. 485p.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York. 670p.
- Dytham, C. 2003. *Choosing and using statistics: a biologist's guide*. 2nd ed. Blackwell Publishing Group, USA. 248p.
- Fauth, J.E., B.I. Crother & J.B. Slowinski. 1989. Elevational patterns of richness, evenness, and abundance of the Costa Rican leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 21(2): 178-185.
- Floeter, S.R., R.Z.P. Guimaraes, L.A. Rocha, C.E.L. Ferreira, C.A. Rangel & J.L. Gasparini. 2001. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 423-431.
- Guariguata, M.R. & R. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria, pp. 591-623. *In*: M.R. Guariguata & G.H. Kattan, (eds.). *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica. 691p.
- Hecnar, S.J. & R.T. M'Closkey. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology*, 77: 2091-2097.
- Heinen, J.T. 1992. Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some implications for faunal restoration. *Biotropica*, 24(3): 431-439.
- Hogan, K.P. & J.L. Machado. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición, pp. 119-143. *En*: M.R. Guariguata & G.H. Kattan, (eds.). *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica. 691p.
- Houlahan, J.E., C.S. Finlay, B.R. Schmidt, A.H. Meyer & S.L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752-755.
- Infonatura. 2004. <http://www.natureserve.org/infonatura/servlet/InfoNatura>
- Janzen, D.H. 1991. Plants: Species accounts. 184-350. *In*: D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican natural history*. The University of Chicago. 816p.

- Jongman, R.R., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Second edition. Cambridge University.
- Jordan, C.F. 1986. Local effects of tropical deforestation, pp. 410-426. *In*: M.E. Soulé. Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sinauer, Massachusetts.
- Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies, pp. 561-590. *In*: M.R. Guariguata & G.H. Kattan. Ecología y conservación de los bosques neotropicales. LUR, Costa Rica. 691p.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana*, 15: 1-72.
- McCune, B. 1997. Influence of noisy environmental data on canonical correspondence analysis. *Ecology*, 78:2617-2623
- McDade, L. A. & G. S. Hartshorn. 1994. La Selva biological station, pp. 19-33. *In*: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (eds.). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest. University of Chicago. 485p.
- Miyamoto, M.M. 1982. Vertical habitat use by Eleutherodactylus frogs (Leptodactylidae) at two Costa Rican localities. *Biotropica* 14(2): 141-144.
- Norman, D. 1998. Anfibios comunes de Costa Rica. David Norman, Heredia, Costa Rica. 96p.
- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74: 2215-30.
- Parker, G.G. 1994. Soil fertility, nutrient acquisition and nutrient, pp. 54-63. *In*: L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespeneide & G.S. Hartshorn (eds.). La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest. University of Chicago. 485p.
- Pearman, P.B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*, 11 (5): 1211-1225.
- Pechmann, J.H.K. & H.M. Wilbur. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50: 65-84.

- Pough, F.H., T.L. Taigen, M.M. Stewart & P.F. Brussard. 1983. Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology* 64: 244-252.
- Savage, J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas. The University of Chicago. 934p.
- Schlaepfer, M.A. & T.A. Gavin. 2001. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15(4): 1079-1090.
- Scott, N.J., Jr. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8(1): 41-58.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology & Evolution* 2: 65-79
- Slowinski, J.B., B.I. Crother & J.E. Fauth. 1987. Diel differences in leaf-litter abundances of several species of reptiles and amphibians in an abandoned cacao grove in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35(2): 349-350.
- Stebbins, R.C. & N.W. Cohen. 1997. *A Natural History of Amphibians*. Princeton University, New Jersey. 316p.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1:127-140.
- UICN. 2000. Red List of Threatened Animals. UICN, Gland, Suiza. (<http://www.redlist.org>)
- Vonesh, J.R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical african leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*, 33(3): 502-510.
- Zug, G.R., L.J. Vitt & J.P. Caldwell. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. 2nd ed. Academic Press, USA. 630p.

ANEXOS

Anexo 2. Resultados de los Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC)

Factores canónicos para todas las especies observadas en los bosques utilizando únicamente las características ambientales de los bosques.

	Eje 1	Eje 2
Eigenvalues	0,207	0,068
Porcentaje restringido acumulado	59,508	78,982
Correlación especie-ambiente	0,654	0,494

Coefficientes canónicos para todas las especies observadas en los bosques utilizando únicamente las características ambientales de los bosques.

	especies Eje 1	Especies Eje 2
Mantillo	0,606	0,958
Densoto	-0,249	0,08
Dendosel	0,026	-0,148
Densidad de árboles	0,362	0,147
Dap	-0,527	0,892

Factores canónicos para todas las especies observadas en los bosques utilizando las características ambientales y variables climáticas de los bosques.

	Eje 1	Eje 2
Eigenvalues	0,263	0,103
Porcentaje restringido acumulado	47,231	65,61
Correlación especie-ambiente	0,735	0,572

Coefficientes canónicos para todas las especies observadas en los bosques utilizando las características ambientales y climáticas de los bosques.

	Especies Eje 1	especies Eje 2
Mantillo	0,564	-0,531
Densoto	-0,066	0,235
Dendosel	-0,061	0,505
Densidad de árboles	0,206	-0,433
Dap	-0,305	-0,273
temperatura (°C)	0,621	-1,288
precipitación (mm)	0,201	0,643
humedad relativa (%)	0,874	-1,094

Valores del análisis de correspondencias canónicas para todas las especies observadas utilizando características ambientales y climáticas de los bosques.

	Eje 1	Eje 2
<i>B.melanochlorus</i>	1,257	0,57
<i>D.pumilio</i>	-0,073	-0,074
<i>E.bransfordii</i>	-0,291	-0,051
<i>E.cerasinus</i>	0,197	0,775
<i>E.crassidigitus</i>	0,821	1,357
<i>E.cruentus</i>	-0,271	-0,055
<i>E.diastema</i>	1,034	-0,433
<i>E.fitzingeri</i>	-0,882	0,231
<i>E.mimus</i>	0,672	0,374
<i>E.noblei</i>	1,961	-0,693
<i>E.ridens</i>	0,661	1,414
<i>E.talamancae</i>	0,654	0,251
<i>L.pentadactylus</i>	0,887	0,048
<i>L.poecilochilus</i>	-1,424	0,048
<i>R.warszewitschii</i>	1,033	0,564

Factores canónicos para las especies observadas en al menos el 10% de los transectos utilizando características ambientales y climáticas de los bosques.

	Eje 1	Eje2
Eigenvalues	0,229	0,088
Porcentaje restringido acumulado	56,5	78,17
Correlación especie-ambiente	0,677	0,5

Coefficientes canónicos para las especies observadas en al menos el 10% de los transectos utilizando características ambientales y climáticas de los bosques.

	especies Eje 1	especies Eje 2
Mantillo	0,618	-0,454
Densoto	-0,122	0,228
Dendosel	-0,11	0,334
Denárboles	0,222	-0,45
Dap	-0,201	-0,247
temperatura (°C)	0,689	-1,224
precipitación (mm)	0,186	0,671
humedad relativa (%)	0,96	-1,026

Valores del análisis de correspondencias canónicas para las especies observadas en al menos el 10% de los transectos utilizando características ambientales y climáticas de los bosques.

	Eje 1	Eje 2
<i>D.pumilio</i>	-0,031	-0,041
<i>E.bransfordii</i>	-0,272	-0,057
<i>E.cruentus</i>	-0,225	-0,054
<i>E.diastema</i>	1,11	-0,385
<i>E.fitzingeri</i>	-0,86	0,179
<i>E.mimus</i>	0,694	0,441
<i>E.ridens</i>	0,625	1,479
<i>E.talamancae</i>	0,667	0,272

Valores del análisis de correspondencias canónicas para todas las especies observadas en los bosques utilizando únicamente características ambientales de los bosques.

	Eje 1	Eje 2
<i>B.melanochlorus</i>	0,777	-0,012
<i>D.pumilio</i>	-0,147	0,161
<i>E.bransfordii</i>	-0,138	-0,088
<i>E.cerasinus</i>	0,136	-0,662
<i>E.crassidigitus</i>	0,672	-1,304
<i>E.cruentus</i>	-0,344	0,119
<i>E.diastema</i>	0,925	0,326
<i>E.fitzingeri</i>	-0,898	0,009
<i>E.mimus</i>	0,62	-0,315
<i>E.noblei</i>	1,775	0,951
<i>E.ridens</i>	0,423	-0,787
<i>E.talamancae</i>	0,515	-0,126
<i>L.pentadactylus</i>	1,077	-1,076
<i>L.poecilochilus</i>	-1,453	-0,174
<i>R.warszewitschii</i>	1	-0,231