



# Revista de CIENCIAS AMBIENTALES Tropical Journal of Environmental Sciences



## Fenología reproductiva de anuros en humedales del bosque tropical seco de Costa Rica

### *Reproductive Phenology of Frogs in Wetlands of the Tropical Dry Forest of Costa Rica*

**Gabriela Mora<sup>a</sup>, Jazmín Arias<sup>b</sup>, Arelly Reyes<sup>c</sup>, Argery Jiménez<sup>d</sup>, Sergio Padilla<sup>e</sup>, Iván Gómez-Mestre<sup>f</sup> y Mahmood Sasa<sup>g</sup>**

<sup>a</sup> y <sup>d</sup> G. Mora y A. Jiménez son estudiantes de biología en la Universidad de Costa Rica. <sup>b</sup> y <sup>g</sup> J. Arias y M. Sasa son funcionarios del Instituto Clodomiro Picado de la Universidad de Costa Rica. <sup>c</sup> y <sup>e</sup> A. Reyes y S. Padilla laboran como naturalistas en la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales, Costa Rica. <sup>f</sup> I. Gómez-Mestre es investigador del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España.

#### Director y Editor:

Dr. Eduardo Mora-Castellanos

#### Consejo Editorial:

Enrique Lahmann, UICN, Suiza  
Enrique Leff, UNAM, México  
Marielos Alfaro, Universidad Nacional, Costa Rica  
Olman Segura, Universidad Nacional, Costa Rica  
Rodrigo Zeledón, Universidad de Costa Rica  
Gerardo Budowski, Universidad para la Paz, Costa Rica

#### Asistente:

Rebeca Bolaños-Cerdas



# Fenología reproductiva de anuros en humedales del bosque tropical seco de Costa Rica

Gabriela Mora, Jazmín Arias, Arelly Reyes, Argery Jiménez, Sergio Padilla, Iván Gómez-Mestre y Mahmood Sasa

G. Mora y A. Jiménez son estudiantes de biología en la Universidad de Costa Rica. J. Arias y M. Sasa son funcionarios del Instituto Clodomiro Picado de la Universidad de Costa Rica. A. Reyes y S. Padilla laboran como naturalistas en la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales. I. Gómez-Mestre es investigador del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España.

## Resumen

Los 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 de la mayoría de los anfibios y de varias especies de reptiles que caracterizan el bosque seco. En un intento por determinar la importancia de estos humedales en la transferencia de materia y energía entre hábitats acuáticos y terrestres, este estudio caracteriza la fenología reproductiva de la comunidad de anuros que utilizan los humedales estacionales del Parque Nacional Palo Verde, ubicado en la cuenca baja del río Tempisque. Entre mayo de 2009 y febrero de 2010 se monitorearon los anfibios que usan el humedal Palo Verde utilizando un muestreo intensivo con cercas de desvío y trampas de caída. Un total de 13 especies de anuros fueron observadas empleando el humedal. Su productividad secundaria se determinó en términos de

## Abstract

Seasonal wetlands in the dry environments of Pacific Costa Rica are extremely important in maintaining high biological diversity. They constitute the main breeding sites of most amphibians and several species of reptiles that characterize the seasonal or dry forest. In an attempt to determine the importance of these wetlands in the transfer of matter and energy between aquatic and terrestrial habitats, this study describes the reproductive phenology of the community of anurans that use seasonal wetlands of Palo Verde National Park, located in the lower basin of the Rio Tempisque. From May 2009 to February 2010 we monitored the anurans that use seasonal wetlands using drift fences and pitfall traps. Thirteen species of anurans were observed using this habitat. Secondary productivity was determined by estimating wet biomass of recently emerged froglets produced at the wetlands. Adult males and females of

Al inicio del siglo XVI existían unos 550 000 km<sup>2</sup> de bosque seco a lo largo de la costa pacífica y en valles del interior de Mesoamérica, distribuyéndose desde el nivel del mar hasta cerca de los 900 m (Gillespie, Grijalva y Farris, 2000; Janzen, 1988a; Quesada y Stoner, 2004). Al ser ambientes estacionales, los bosques secos fueron rápidamente degradados con la llegada de los europeos a la región, dando paso a extensas ganaderías y otros usos del terreno. Como resultado, el bosque seco es uno de los ecosistemas terrestres tropicales bajo mayor amenaza y en Mesoamérica se ha reducido a fragmentos con rangos de tamaño que van desde pocos cientos de hectáreas hasta áreas que contienen solo unos pocos árboles (Janzen, 1988b). Más aun, del territorio original tan solo el 0,09% (aproximadamente 480 km<sup>2</sup>) se encuentra actualmente bajo alguna categoría oficial de conservación (Janzen, 1988a), lo que complica más el futuro de estos ecosistemas en la región.

Los bosques secos tropicales son reconocidos por presentar una menor biodiversidad que sus contrapartes húmedas, especialmente en grupos como anfibios que tienen gran dependencia de ambientes acuáticos y húmedos. Unas 57 especies de

biomasa de los metamorfos emergentes de la laguna y se investigó el efecto de variables biológicas y fisicoquímicas sobre esa productividad. Machos y hembras adultos de la mayoría de las especies emergen de sitios de estivación durante el inicio de la época lluviosa (mayo-julio), desplazándose de la montaña hacia el humedal, o saliendo de las grietas de este último en las primeras lluvias. Durante ese período, los adultos son observados forrajeando en los bosques y alrededores de la laguna, donde esperan que el nivel de agua aumente con los primeros aguaceros torrenciales. En ese momento, acuden masivamente a sus sitios de canto y ovoposición. Los juveniles recién metamórficos salen masivamente de la laguna en julio y agosto e inician su ciclo de vida en tierra. Durante el periodo reproductivo 2009, un total de 6 730 g fue producido en 300 m lineales de perímetro del humedal durante cuatro horas continuas de monitoreo/día, lo que equivale a casi una tonelada producida a lo largo del perímetro de la laguna. Esta aproximación constituye una novedosa forma de evaluar la importancia ecológica de humedales y de las posibles implicaciones que su modificación podrían tener en los ecosistemas circundantes.

**Palabras clave:** anuros, productividad secundaria, bosque seco tropical, Parque Nacional Palo Verde.

most species emerge from estivation sites during the onset of the rainy season (May-July), moving from the mountain to the wetland. During this period, adults are observed foraging in the woods and around the wetland, where they wait for ponds and puddles that are form with the first rains. At that time, they move to their oviposition sites. In most species, recently metamorphosed froglets emerge synchronously between the months of July-August, and continue their life cycle on the forest. During the studied breeding season a total of 6,730 g/day was produced in 300 m of the wetland perimeter. This measure represents close to a ton of amphibian biomass produced along the perimeter of this single lagoon. This approach constitutes a novel way to assess the ecological importance of wetlands and the possible implications that wetland loss could have on the surrounding ecosystems.

**Key words:** anurans, dry forest herpetofauna, secondary productivity, Palo Verde National Park, Tempisque river.

anfibios habitan estos ecosistemas en Mesoamérica (Sasa y Bolaños, 2004). De esa cifra, cerca del 90% son anuros adaptados a la variación en la disponibilidad de agua que supone la estacionalidad pluvial y que –por lo tanto– logran sobrevivir durante los extensos periodos secos que caracterizan estos ambientes. Además, muchas de las especies que habitan el bosque seco no se distribuyen en ningún otro entorno, por lo que son considerados como endémicos regionales (Savage, 2002; Duellman, 1966).

A diferencia de ambientes méxicos donde la humedad relativa, patrones de precipitación y permanencia de los cuerpos de agua admiten el establecimiento de una gran variedad de sitios y modos reproductivos para anfibios, los ambientes estacionales del bosque seco imponen serias limitaciones a estos vertebrados. En general, los anuros que habitan ambientes estacionales exhiben pocos modos reproductivos y requieren cuerpos de aguas lentas para realizar cortejos, ovopositar y desarrollar sus larvas. A lo largo de la costa pacífica, extensos humedales estacionales proveen estas condiciones y mantienen un volumen de agua adecuado durante la época de lluvias. Allí, esos humedales constituyen lugares de residencia y refugio además de formar los centros generadores de la inmensa mayoría de los anfibios que eventualmente ocuparán los bosques aledaños (Sasa y Solórzano, 1995). Es decir que la transferencia de biomasa y energía (de origen anfibio) al ecosistema circundante depende directamente de la productividad secundaria (Gibbons et al. 2006) en esos humedales.

Desgraciadamente, así como sucede en los bosques secos que los rodean, muchos de los humedales estacionales han sido destruidos o modificados, situación

que ha afectado severamente a los organismos que dependen de ellos. Al ser más fácilmente drenados y quemados, estos ambientes han sido sustituidos para dar paso a diferentes usos del terreno, principalmente a ganadería extensiva y agricultura intensiva de cultivos altamente dependientes de agua (Murphy y Lugo, 1986; Mateo-Vega, 2002; Quesada y Stoner, 2004; Gillespie et al., 2000). La degradación de estos ambientes disminuye la cantidad de sitios reproductivos empleados por anfibios y reduce su calidad. Además, perjudica el éxito reproductivo y hace inefectivo el reclutamiento poblacional. La pérdida de productividad de anfibios por perturbaciones de sus sitios reproductivos puede agravarse en humedades que estén aislados, pues aunada a la marcada estacionalidad podría limitar la posibilidad de que los anfibios puedan encontrar otros sitios aptos para su reproducción. En el caso de la comunidad que utiliza lagunas temporales en el bosque seco, la capacidad de absorber perturbaciones sin alterar su funcionalidad (resiliencia) puede ser menor debido a que son ecosistemas menos complejos. Esto hace indispensable tomar medidas para la protección de estos ambientes, no solo para la conservación y recuperación de los anfibios amenazados sino, además, para el mantenimiento del equilibrio trófico en los bosques secos tropicales.

En un esfuerzo por contrarrestar su destrucción, Costa Rica ha realizado importantes acciones para proteger sus humedales, incluyendo más de 70 en alguna categoría de protección (Minae, Ley 7554, artículo 32). Esta cifra contiene 19 humedales en regiones de bosque seco, siendo los más importantes los ubicados en el Parque Nacional Palo Verde (PNPV), en la cuenca baja del río Tempisque.

Con una extensión cercana a las 20 000 ha, el PNPV posee una altísima riqueza de especies, comparado con otros bosques secos neotropicales (Gillespie et al., 2000). El Parque protege además una de las áreas con mayor diversidad ecológica a lo largo del Pacífico mesoamericano (Kalacska,

Sánchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Rivard y Quesada, 2005; Murphy y Lugo, 1986), destacándose las cerca de 9 000 has de humedales declaradas sitio Ramsar en 1991 (Mateo-Vega, 2002).

Como parte de un estudio mayor orientado a evaluar la resiliencia de la comunidad de herpetofauna que habita el bosque seco ante perturbaciones de los humedales, este trabajo describe la fenología de las especies que emplean los humedales de Palo Verde como sitios de reproducción, cuantificando además su productividad secundaria en términos de la biomasa de metamorfos que emerge de las lagunas y evaluando los factores ambientales que podrían afectar esta respuesta.

## Métodos

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Palo Verde, provincia de Guanacaste (10°20' N, 85°20' O). En el sitio la temperatura media anual es 24 °C y el patrón de lluvias estacional es de una media anual de 1 263 mm. Presenta una estación seca de larga duración y severa, que comienza en noviembre y se extiende hasta mayo. Un segundo periodo seco, mucho más corto, generalmente ocurre en julio (Daubemire, 1972b; Frankie, Baker y Opler, 1974). La estación de lluvias suele comenzar a mediados o finales de mayo, extendiéndose generalmente hasta noviembre. Los meses de mayor precipitación suelen ser septiembre y octubre.

La herpetofauna del Parque Nacional Palo Verde es conocida, aunque existe aún controversia sobre la presencia de una especie de cecílido y algunas especies de ranas (Savage, 2002). Nosotros reconocemos 14 especies de anfibios y 46 de reptiles (28 serpientes, 15 saurios, 2 quelonios y 1 crocodílido).

El monitoreo se realizó de manera diaria y permanente desde mayo de 2009 hasta marzo de 2010. Para esto se contó con dos arreglos de trampas de caída con barreras de desvío, sumando un

total de 300 m de trampa, con el fin de determinar qué especies utilizan mayormente los humedales (abundancias relativas). Cada trampa de caída fue colocada a nivel de suelo, con una distancia de 6 m entre sí y fueron colocadas a ambos lados de la cerca de desvío de 70 cm de altura (figura 1), de modo que es posible reconocer la dirección hacia donde se dirigen los individuos. Los arreglos fueron ubicados en dos sitios diferentes al borde de la laguna de Palo Verde (figura 2), uno en las inmediaciones del albergue de guardaparques (sitio 1) y el otro en las proximidades del área de acampar (sitio 2). Durante el periodo de estudio las trampas fueron abiertas todos los días a partir de las 5 p. m., y se revisaron en lapsos de cuatro horas a lo largo de la noche con el fin de determinar qué especies y bajo qué condiciones ambientales entran o salen de la laguna y sus patrones de actividad.

Cada espécimen capturado fue medido con un vernier ( $\pm 0,1$  mm) para determinar la longitud hocico-ano y pesado con una balanza analítica ( $\pm 0,01$  g). También se tomaron datos del lado de la cerca del que provenía con el fin de determinar su dirección (del bosque hacia el humedal, o del humedal hacia el bosque), su estado de madurez sexual (metamorfo reciente, juvenil o adulto) y si era hembra o macho (adultos). Los especímenes fueron marcados mediante corta de falange.

Durante todo el periodo de muestreo se midieron los niveles de la laguna, la temperatura media ambiental y la cantidad de lluvia diaria empleando la estación meteorológica de la Estación Palo Verde (<http://www.ots.ac.cr/meteoro/default.php?pestacion=1>). Para saber cómo se relacionan estas variables con las diferentes abundancias de los individuos se empleó análisis de regresión múltiple.

**Figura 1.** Trampas de foso y cerca de desvío. PNPV.



**Figura 2.** Localización de sitios de muestreo pasivo. Laguna Palo Verde, PNPV.



## Resultados

Durante el periodo de muestreo, se capturaron 6 865 anuros, representando 13 de las 14 especies reconocidas para el Parque Nacional

(cuadro 1). La especie capturada con mayor frecuencia durante todo el periodo de muestreo fue *Hypopachus variolosus* (43% de los individuos), seguida de *Leptodactylus fragilis* (24,3%) y de *Engystomops pustulosus* (17,4% de individuos), mientras que las especies arborícolas mostraron frecuencias de captura muy bajas (<1% combinadas, cuadro 1).

Un total de 72 individuos (1%), entre adultos y juveniles, fue recapturado durante este periodo.

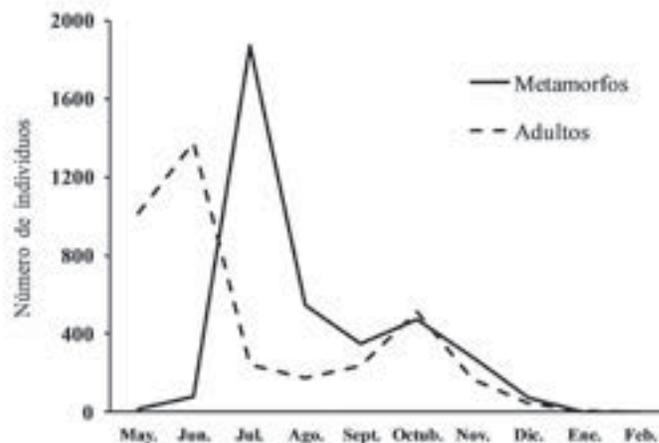
**Cuadro 1.** Especies de anuros encontrados en monitoreos intensos en dos sitios de la laguna Palo Verde y número de individuos. \* Especies de hábitos arborícolas.

Familia/especie	# Individuos capturados
<b>BUFONIDAE</b>	
<i>Chaunus marinus</i>	57
<i>Incilius coccifer</i>	98
<i>Incilius luetkenii</i>	143
<b>HYLIDAE</b>	
<i>Dendropsophus microcephalus*</i>	4
<i>Scinax stauferi*</i>	4
<i>Smilisca baudinii*</i>	31
<i>Trachycephalus venulosus*</i>	3
<b>LEIOPELMATIDAE</b>	
<i>Engystomops pustulosus</i>	1 196
<b>LEPTODACTYLIDAE</b>	
<i>Leptodactylus fragilis</i>	1 675
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	575
<b>MICROHYLIDAE</b>	
<i>Hypopachus variolosus</i>	2 984
<b>RANIDAE</b>	
<i>Litobathes forreri</i>	22
<b>RHINOPHRYNIDAE</b>	
<i>Rhinophrynus dorsalis</i>	73

En el mes de mayo y coincidiendo con las primeras lluvias de temporada, se capturó la mayor cantidad de individuos adultos de todas las especies, disminuyendo en su abundancia con-

forme progresaba la estación reproductiva. Los recién metamorfos emergen colectivamente de la laguna entre 8 y 14 semanas después, durante julio y agosto, aunque la emergencia de metamorfos de *L. fragilis*, *L. melanonotus*, *E. pustulosus* y *Dendropsophus microcephalus* ocurre también entre septiembre y diciembre (figura 3).

**Figura 3.** Variación temporal de adultos (línea discontinua) y recién metamorfos (línea continua) capturados durante el periodo mayo 2009– febrero 2010. PNPV.



La emergencia de los adultos durante las primeras lluvias es principalmente del bosque (figura 4a), aunque en algunas especies (*Incilius luetkeni*, *Leptodactylus fragilis*, *L. melanonotus*) se encontraron adultos saliendo de las grietas del piso del humedal antes del periodo de inundación. La mayoría de las especies se reproducen durante la formación de las primeras charcas, que coincide con los primeros aguaceros fuertes al inicio de la temporada. Conforme el humedal se inunda, los adultos regresan masivamente al bosque, lo que produce un pulso en la transferencia de anuros al ambiente terrestre (figura 4a).

Los tiempos de emergencia de las larvas varía en las diferentes especies: desde cuatro días

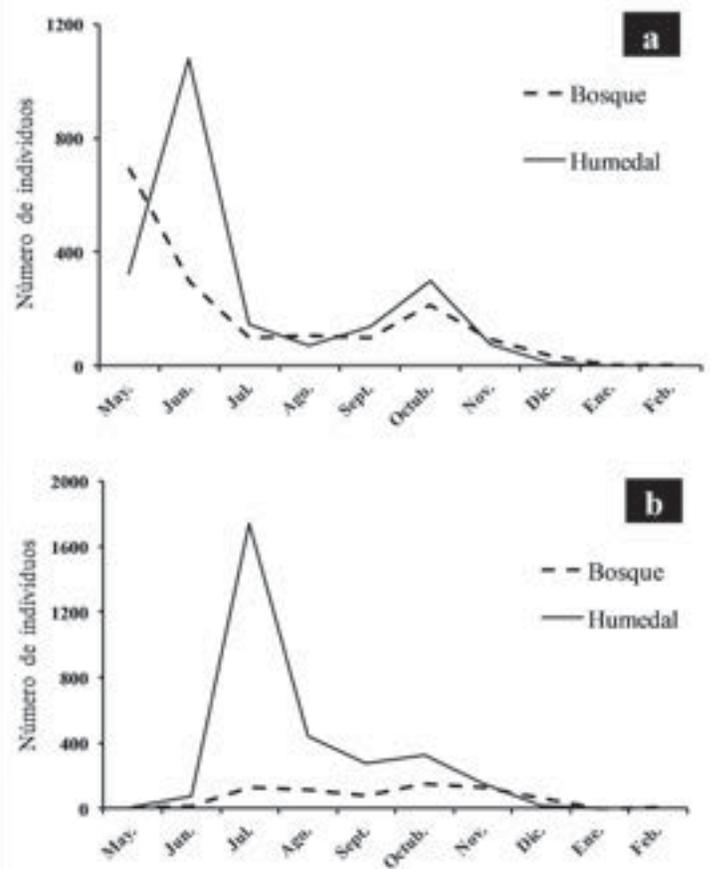
en el caso de *Engystomops pustulosus* hasta seis en el caso de *Rhinophrynus dorsalis*. De igual manera, los tiempos de desarrollo de la metamorfosis difiere entre las distintas especies. Los intervalos más cortos fueron observados en *Incilius luetkeni* (61 días máximo) y en *Smilisca baudini* (58 días máximo), los más lentos aparentemente en *Litobathes forreri* y *Chaunus marinus*.

Una vez las larvas de todas las especies realizan metamorfosis, los recién metamorfos emergen del humedal en dirección al bosque. Sincronización de emergencias fue anotada para los bufonidos *Incilius luetkeni*, *I. coccifer*, *Chaunus marinus* y el microhílido *Hypopachus variolosus*. Estas salidas sincronizadas de recién metamorfos tiene un pico mayor en julio y uno menor en octubre (figura 4b). Algunos emergentes regresan al humedal a lo largo de la época lluviosa, especialmente hacia el final de esta (diciembre y enero), donde posiblemente estivan a lo largo de la época seca.

Los pulsos de entrada y salida de la laguna pueden traducirse en pulsos de biomasa anfibia que se transfiere desde y hacia el humedal. Así, de julio a octubre se registra la mayor productividad secundaria (biomasa de metamorfos), que coincide con los picos de emergencia de especies de reproducción explosiva (*H. variolosus*, *Rhinophrynus dorsalis*, *I. luetkenii*) y de las especies que extienden sus periodos hasta entrada la estación lluviosa (*L. fragilis* y *L. melanonotus*), respectivamente (figura 5).

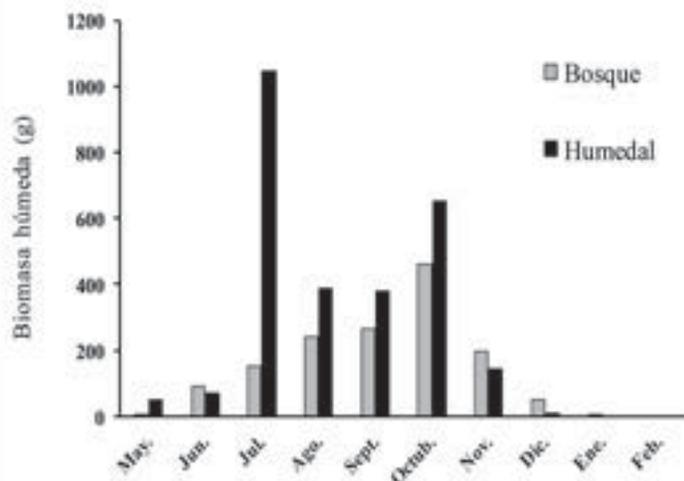
Durante el periodo de estudio se registró una biomasa emergente de 2 737,48 g en 300 m de líneas de trampa, muestreadas por cuatro horas durante la noche. Si se asume homogeneidad en el perímetro del humedal Palo Verde (21 561 m) y constancia en el flujo de emergencia desde la laguna a lo largo de la noche (10 horas), esa figura representa un máximo de 487 kg de biomasa anfibia exportada anualmente en este humedal.

**Figura 4.** Individuos capturados por mes durante la temporada reproductiva de 2009 en 300 m de líneas de trampas. Los datos incluyen solo los registros durante las primeras cuatro horas de muestreo para (a) adultos y (b) recién metamorfos. Se muestran registros del lugar de procedencia de los individuos capturados: humedal (línea sólida) y bosque (línea punteada). PNPV.



Entre las variables meteorológicas investigadas solo la temperatura media mensual parece asociarse con pulsos de anuros que entran y salen de la laguna, relacionándose con las abundancias relativas totales, los individuos que se movilizan desde el bosque hacia los humedales y la cantidad de *H. variolosus* detectados en el muestreo

**Figura 5.** Biomasa total producida (g) en 300 m lineares de perímetro, durante el periodo de muestreo, mayo 2009–febrero 2010. PNPV.



(cuadro 2). Por otra parte, la abundancia relativa de *L. fragilis* parece estar más asociada positivamente con los niveles de la laguna.

## Discusión

Nuestros estimados de biomasa producida son conservadores si se considera que individuos de algunas especies no abandonan el humedal durante la época reproductiva y que existe un sesgo en la captura de especies de hábitos arborícolas, las cuales logran evadir las trampas. Además, algunos individuos terminan metamorfosis tarde en la época de lluvias (especialmente los de especies con periodos reproductivos prolongados, como *L. fragilis* y *L. melanonotus*), por lo que permanecen en el hábitat acuático aun después de completar metamorfosis. Otra importante limitación en nuestro estimado es el corto recorrido que las líneas de trampas representan en relación al perímetro total de la laguna (~21 430 m).

Sin embargo, a pesar de estas restricciones varios elementos sugieren que la productividad secundaria en el humedal Palo Verde es alta. El gran número de individuos adultos capturados y la biomasa producida durante la estación reproductiva de 2009 demuestra que los anuros son un

**Cuadro 2.** Significancias de regresión lineal múltiple aplicada entre las diferentes abundancias relativas de anuros y las variables ambientales, obtenidas durante el periodo de muestreo, mayo 2009–febrero 2010. PNPV.

	R <sup>2</sup>	gl	P	P Nivel de agua	P Temperatura media	P Precipitación media
Total individuos/mes	0,390	3	0,085	0,553	0,038*	0,277
Adultos/mes	0,185	3	0,284	0,623	0,060	0,733
Juveniles/mes	0,174	3	0,316	0,150	0,679	0,291
Individuos en humedal	0,113	3	0,525	0,667	0,180	0,456
Individuos en bosque	0,404	3	0,022*	0,143	0,032*	0,295
Biomasa/mes	0,222	3	0,198	0,148	0,401	0,227
<i>H. variolosus</i>	1,266	3	0,125	0,961	0,031*	0,447
<i>E. pustulosus</i>	0,199	3	0,250	0,064	0,292	0,348
<i>L. fragilis</i>	0,288	3	0,099	0,049*	0,514	0,226



Arriba: Rana arborea  
Abajo: Rana de charco  
Federico Rizo-Patrón



componente clave en ese humedal estacional, donde suplen una porción apreciable de la materia que es transferida entre el ambiente acuático y el terrestre.

Dado que los sitios de muestreo no difieren significativamente en la cantidad de individuos capturados ni en las especies observadas, pareciera que nuestros estimados en las líneas de trampas son relativamente homogéneos a lo largo del perímetro del humedal, o por lo menos en el frente este del mismo. Apoya este hecho el que en múltiples visitas a diferentes sectores del perímetro de la laguna se hayan observado las mismas especies que en los sitios de estudio y que los estimados de productividad para la estación reproductiva siguiente (mayo 2010-febrero 2011) mantienen el mismo orden de magnitud (datos no publicados).

Extrapolando estos datos a otros humedales similares en el área, se concluye que los anuros en humedales estacionales de la cuenca baja del Tempisque posiblemente desempeñen una importante función en la transferencia de materia entre el ambiente acuático y el terrestre.

Estudios sobre la productividad en humedales se han centrado principalmente en la productividad primaria, que depende de factores como: hidrología del humedal, hidroperiodo, macrofitas presentes y ciclos de nutrientes (Hooper y Robinson, 1976; Brinson, Lugo y Brown, 1981). En humedales de zonas templadas la productividad de materia vegetal ronda los 774 g/m<sup>2</sup>/año (Busbee, Conner, Allen y Lanham, 2003), ligeramente menor a la estimada en el humedal de Palo Verde (~ los 1 700 g/m<sup>2</sup>/año -datos no publicados-).

Por otro lado, la productividad secundaria en humedales ha sido medida también, aunque en menor frecuencia y prácticamente se limita a estimados de producción de macroinvertebrados



Atardecer en el Humedal Palo Verde, Sergio Padilla / Sapos, Mahmood Sasa

(Leeper y Taylor, 1998) y peces en algunas regiones templadas.

Nuestros estimados de productividad en anuros son mucho más reducidos que los reportados en otras regiones. Por ejemplo, para zonas templadas, densidades de 2 000 a 2 500 individuos/ha de salamandras en New Hampshire (Burton y Likens, 1975). Gibbons et al. reportan una productividad secundaria de anfibios de 159 kg/ha/año en un humedal aislado en Carolina del Sur, después de un prolongado periodo de sequía, lo que demuestra que humedales aislados también pueden contribuir con la producción general del paisaje aledaño.

Varios investigadores han reportado la influencia de precipitación y temperatura en la reproducción de anuros (Donnelly y Guyer, 1994; Bertoluci y Rodríguez, 2002) y han sugerido que las especies difieren en sus respuestas a estos factores exógenos dependiendo de si tienen uno o varios picos reproductivos durante el año o de si su reproducción es explosiva o prolongada. En zonas templadas, para aquellos anuros que se reproducen de manera prolongada usualmente la temperatura no ejerce un efecto en sus patrones de reproducción, como sí lo hace en las especies que se reproducen en invierno. En nuestro caso, la temperatura media afecta los patrones reproductivos de *H. variolosus*, una especie con reproducción explosiva, pero el significado de esta relación es aún desconocido.

La mayoría de las especies distribuidas en bosque seco presentan una época reproductiva bien definida que, en el caso de los anfibios, incluye reproducción sincronizada y fuerte dependencia a disponibilidad de agua. Sin embargo, nuestros análisis sugieren que ni el hidropериodo ni el nivel de agua de la laguna son determinantes para el ingreso o egreso de individuos al humedal. Esto indica entonces que el acceso inicial al agua es lo que determina el uso y la productividad del humedal por parte de estos anuros. De ser así, posiblemente sea el uso de charcas pequeñas, con suficiente agua para ovopositar pero sin la permanencia de depredadores acuáticos, lo que medie en la selección del sitio reproductivo (Woodward, 1983).

Las respuestas fenológicas de las diferentes especies de anuros en el humedal Palo Verde reflejan y generan oportunidades para su coexistencia en ese hábitat. Nuestro estudio demuestra que, además de su diversidad, la comunidad de anuros que emplea los humedales estacionales aporta un importante componente de la materia que es transferida entre los ambientes acuáticos y terrestres en la cuenca baja del Tempisque. Por lo tanto, mecanismos de regulación y manejo de los humedales protegidos pero degradados de la región, como es el caso del humedal Palo Verde, son necesarios para el mantenimiento del equilibrio ecológico no solo del ambiente acuático sino además del ambiente terrestre del bosque seco que los rodea.

## Referencias bibliográficas

- Bertoluci, J. y Rodrigues, M. T. (2002). Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans of South-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23, 161-167.
- Brinson, M. M., Lugo, A. E. y Brown, S. (1981). Primary productivity, decomposition, and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 123-161.
- Burton, T. M. y Likens, G. E. (1975b). Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Copeia* 1975, 541-546.
- Busbee, W. S., Conner, W. H., Allen, D. M. y Lanham, J. D. (2003). Composition and above ground productivity of three seasonally flooded depressional forested wetlands in coastal South Carolina. *Southeastern Naturalist*, 2, 335-346.
- Daubenmire, R. (1972b). Phenology and Other Characteristics of Tropical Semi-Deciduous Forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.* 6(1), 147-170.
- Donnelly, M. A. y Guyer, C. (1994). Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical Hydrid frogs. *Oecologia*, 98, 291-302.
- Duellman, W. (1966). The Central American Herpetofauna: An Ecological Perspective. *Copeia* 1966 (4), 700-719.
- Frankie, G. W., Baker, H. G. y Opler P. A. (1974). Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62(3), 881-919.
- Gibbons, J. W. et al. (2007). Remarkable amphibian biomass and abundance in an isolated wetland: Implications for wetland conservation. *Conservation Biology* 20, 1457-1465.
- Gillespie, T. W., Grijalva, A. y Farris, C. N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecol.* 147, 37-47.
- Hooper, N. M. y Robinson, G. C. (1976). Primary production of epiphytic algae in a marsh pond. *Canadian Journal of Botany* 54, 2810-2815.
- Janzen, D. H. (1988a). Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem. En Wilson, E. O. (Ed). *Biodiversity* (pp. 130-137). Washington, D. C.: National Academic Press.
- Janzen, D. H. (1988b). Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75(1), 105-116.
- Kalacska, M. E. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Calvo-Alvarado, J. C., Rivard, B. y Quesada, M. (2005). Effects of Season and Successional Stage on Leaf Area Index and Spectral Vegetation Indices in Three Mesoamerican Tropical Dry Forests. *Biotropica* 37(4), 486-496.
- Leeper, D. A. y Taylor, B. E. (1998). Abundance, biomass and production of aquatic invertebrates in Rainbow Bay, a temporary wetland in South Carolina, USA. *Archiv für Hydrobiologie* 143, 335-362.
- Mateo-Vega, J. (2002). Características generales de la cuenca del río Tempisque. En Peters, G. (Ed). *La cuenca del Tempisque: una perspectiva histórica* (pp. 32-71). Organización para los Estudios Tropicales. San José, Costa Rica.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. (1986). Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 17, 67-88.
- Quesada, M. y Stoner, K. E. (2004). Threats to the conservation of tropical dry forest in Costa Rica. En Frankie, G. W., Mata, A. y Vinson, S. B. (Ed). *Biodiversity in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonally dry forest* (pp. 266-280). University of California Press: Los Angeles.
- Sasa, M. y Bolaños, F. (2004). Biodiversity and Conservation of Mesoamerican Dry-Forest Herpetofauna. En Frankie, G. W., Mata, A. y Vinson, S. B. (Ed). *Biodiversity in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonally dry forest* (pp. 173-195). University of California Press: EU.
- Sasa, M. y Solórzano, A. (1995) The reptiles and amphibians of Santa Rosa National Park, Costa Rica, with comments about the herpetofauna of xerophytic areas. *Herpetological Natural History* 3, 113-126.
- Savage, J. (2002). *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. The University of Chicago Press: Chicago.
- Woodward, Bruce Douglas. (1983). Predator-Prey Interactions and Breeding-Pond Use of Temporary-Pond Species in a Desert Anuran Community. *Ecology* 64, 1549-1555.

## Agradecimientos

Al personal de la Estación Biológica Palo Verde por su asistencia en la investigación. A Gerardo Boa, Erick Ballesteros, Michael Méndez y José Alfredo García por el apoyo a la labor en el campo. A la Vicerrectoría de Investigación de UCR y a Holcim, Costa Rica por el apoyo financiero.