

Anfibios y reptiles de los pantanos dominados por la palma de yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en el noreste de Costa Rica

Fabián Bonilla-Murillo¹, Davinia Beneyto³ & Mahmood Sasa^{1,2}

1. Instituto Clodomiro Picado, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; fbonillamurillo@gmail.com
2. Estación Biológica Palo Verde, Organización para Estudios Tropicales; msasamarin@gmail.com
3. Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, España; begada@alumni.uv.es

Recibido 16-I-2013. Corregido 22-II-2013. Aceptado 20-III-2013.

Abstract: Amphibians and reptiles in the swamps dominated by the palm *Raphia taedigera* (Arecaceae) in northeastern Costa Rica. The herpetofauna that inhabits Caribbean Costa Rica has received considerable attention in the last two decades. This assemblage includes a total of 141 species of reptiles and 95 amphibians mostly distributed in tropical wet and moist lowland forests. While most information available came from primary and secondary forest sites, little is known about the amphibians and reptiles that inhabit more open habitats, such as wetlands and swamps. For instances, swamps dominated by the yolillo palm *Raphia taedigera* extend through much of the northeastern Caribbean coast of Costa Rica and eastern Nicaragua, but information about the herpetological community that uses such environments remains practically unknown. This situation reflects the little research conducted in such inhospitable environments. Here, we report the results of an intensive survey conducted to assess the herpetological community that inhabit *R. taedigera* palm-swamps. A total of 14 species of amphibians and 17 of reptiles have been recorded from these swamps. Amphibians and reptiles that inhabit yolillo swamps have wide distributions along much of Middle America and are considered common species throughout their range. In general, yolillo swamps are poor environments for herpetofauna: richness of reptiles and amphibians is almost two times higher in the adjacent forest than in the palm dominated swamps. Furthermore, most species observed in this swamps can be considered habitat generalists that are well adapted to the extreme conditions imposed by the changes in hydroperiods, reduce understory cover, low tree diversity and simple forest architecture of these environments. Despite similarities in the herpetofauna, it is clear that not all forest species use yolillo habitat, a characteristic that is discussed in terms of physical stress driven by the prolonged hydroperiod and reduced leaf litter in the ground, as these features drive habitat structure and herpetofaunal complexity. Our list of species using yolillo swamps is not definitive, and is likely to grow as more studies are conducted in this unexplored environment. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Suppl. 1): 143-161. Epub 2013 September 01.

Key words: *Raphia taedigera*, palm wetland, rainforest herpetofauna, Tortuguero, La Selva.

La herpetofauna Mesoamericana, que incluye 731 especies de anfibios y 1 148 reptiles, es una de las más diversas del planeta (Wilson & Johnson 2010). Esta enorme riqueza resulta de la combinación de factores geológicos, geográficos y ecológicos que ha permitido el origen y evolución de linajes autóctonos en la región (Savage 2002, Castoe *et al.* 2009); así como del gran intercambio biótico (Webb 1991) que implicó la emergencia del Istmo Centroamericano cerca de tres millones de años atrás.

Además de esas razones históricas, la riqueza y distribución actual de herpetofauna en la región es esculpida por factores bióticos y abióticos. Los anfibios y reptiles tropicales son poco tolerantes a temperaturas ambientales bajas que limitan funciones fisiológicas importantes para su mantenimiento (Duellman & Trueb 1994). Debido a su ubicación geográfica, el patrón de temperaturas en Mesoamérica está más estrechamente vinculado a diferencias en elevación que a la influencia de los ciclos de las estaciones (Duellman 1966). Por esta razón la

riqueza de especies suele concentrarse en zonas de bajura (menos de 1000m de elevación) que experimentan temperaturas medias más altas. Adicionalmente, la precipitación suele relacionarse positivamente con la diversidad de herpetofauna. Así, ambientes que experimentan mayor precipitación y patrones de lluvias que se extienden durante todo el año son particularmente relevantes en el mantenimiento de comunidades de anfibios, que requieren de humedad ambiental para el intercambio gaseoso a través de su piel y de cuerpos de agua para su reproducción. Un tercer factor, el tipo de cobertura vegetal y su extensión, afecta también la composición y diversidad de las comunidades herpetofaunísticas en la región: en general, ambientes con coberturas complejas suelen cobijar comunidades más diversas de anfibios y reptiles (Sasa *et al.* 2010). En consecuencia, la mayor diversidad de anfibios y reptiles en Mesoamérica se localiza en zonas de vida que experimentan temperaturas relativamente altas, gran precipitación, reducido periodo seco y extensa cobertura boscosa. Tales condiciones prevalecen a lo largo de la costa Caribe de esta región.

En Costa Rica, Savage (2002) reconoce 141 especies de reptiles y 95 de anfibios que integran la unidad faunística del Caribe, un extenso ensamblaje de especies que se distribuye en los bosques húmedos de bajura de las vertientes Caribe y norte del país. Precisamente es esa gran riqueza lo que hace de esta unidad la herpetofauna mejor documentada de la región, especialmente en algunas localidades puntuales. Sirve de ejemplo la comunidad herpetológica que habita la Estación Biológica La Selva, en Puerto Viejo de Sarapiquí, donde 48 especies de anfibios y 87 especies de reptiles han sido reportadas (Guyer & Donnelly 2005) y muchas de ellas han sido objeto de intensas investigaciones en las últimas tres décadas (Guyer 1994). Hacia el noreste, en las llanuras de Tortuguero, se reporta un número similar de anfibios y reptiles (Burger 2001). En esta última región, extensas llanuras con suelos poco drenados mantienen bosques que

se inundan periódicamente, así como amplias zonas de humedales.

La mayor parte de las investigaciones herpetológicas en la región Caribe de Costa Rica se han enfocado en ambientes boscosos, usualmente crecimientos primarios o secundarios con estructuras complejas donde los anfibios y reptiles pueden encontrar gran variedad de micro-hábitats que les sirven de refugio, sitios reproductivos y lugares de cacería o alimentación. En estos ambientes, cerca del 45% de las especies de herpetofauna son terrestres y/o fosoriales, por lo que suelen encontrarse en la hojarasca que cubre el suelo del bosque. Un porcentaje cercano (42%) corresponde a especies arbóricolas que habitan distintos estratos del sotobosque y el dosel. El porcentaje restante (13%) lo integran especies acuáticas o riparias, que habitan cuerpos de agua de la región (Sasa *et al.* 2010).

En contraste, desconocemos cuáles son las especies y cómo son los hábitos de anfibios y reptiles que integran las comunidades en ambientes más sencillos estructuralmente, como son los pantanos y otros humedales que caracterizan la región Caribe. Esta situación es particularmente inquietante en el caso de humedales dominados por palmas, de los que –a pesar de ser ambientes extensos– casi no se tiene información sobre la fauna que los habita. Estos ambientes son conocidos como “yolillales” en Costa Rica y Nicaragua (Myers 2013a).

Los yolillales se desarrollan en extensas áreas en el norte y noreste de Costa Rica (Serrano *et al.* 2013) y se caracterizan por largos hidroperiodos en los que se mantiene una película de agua durante la mayor parte del año. En algunos yolillales, el hidroperiodo es determinado principalmente por depósitos de lluvia y la escorrentía desde zonas de mayor elevación topográfica, mientras que en otros es determinado por influencia de las mareas y eventos periódicos de inundación. La palma de yolillo *R. taedigera* y la palma real *Manicaria saccifera* dominan estos humedales, por lo que la composición arbórea es mucho más simple que la encontrada en bosques aldeaños (Rueda *et al.* 2013). De esta manera, la estructura

vertical en este hábitat es notablemente distinta a la del bosque, lo que podría indicar diferencias en la identidad y composición de la fauna de esos pantanos.

Al tratarse de ambientes muy húmedos, una hipótesis contrastante es que una variada (y abundante) comunidad de anfibios y reptiles habitan los yolillales, especialmente anuros, tortugas y serpientes que requieren de cuerpos de agua permanentes para su reproducción o para conseguir alimentos. La larga fenología reproductiva de las palmas de yolillo, cuya producción de frutos se extiende durante todo el año (Myers 2013b), podría contribuir al mantenimiento de redes tróficas relativamente complejas en estos humedales. Sin embargo, muy pocos trabajos se han realizado sobre la fauna asociada a los pantanos de yolillo, por lo que se desconocen cuáles son las especies que logran sobrevivir en esos ambientes, o si el yolillal, con sus extensos hidroperiodos, es más bien un hábitat limitante para anfibios y reptiles como sucede para algunos otros grupos taxonómicos (Beneyto *et al.* 2013). En este trabajo, pretendemos: (1) describir cuáles especies de anfibios y reptiles utilizan ambientes de yolillo en el Caribe y noreste de Costa Rica; (2) determinar si las especies de anfibios y reptiles presentes en yolillales reflejan las comunidades en bosques adyacentes, (3) determinar posibles limitaciones al establecimiento de herpetofauna en esos ambientes.

Como otros humedales, los yolillales de Costa Rica están protegidos por ley, aunque este reconocimiento no ha prevenido que estén entre los hábitats más amenazados de la región (Calvo *et al.* 2013). Dichosamente, muchas de las grandes extensiones de estos ambientes se localizan dentro de zonas protegidas y de amortiguamiento (Serrano *et al.* 2013), lo que les brinda algún nivel de protección. Entender el papel que juegan los yolillales en el mantenimiento de la riqueza herpetofaunística, es un primer paso para la valoración de los esfuerzos de protección realizados en estos ambientes.

Nuestro estudio debe ser considerado como preliminar. Las dificultades de movimiento dentro de los yolillales impiden esfuerzos

adecuados de búsqueda, observación y captura de ejemplares. Sin duda, un importante número de especies no detectado en este estudio emplea los humedales de yolillo. Su futura identificación es clave para mejorar nuestro entendimiento del papel que cumplen estos ambientes en la biología y conservación de los anfibios y reptiles del bosque húmedo tropical.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio: La región de estudio se localiza en las cuencas hidrográficas número 25 (Río Zapote, 10°50'-11°00' N y 84°45'-85°00' W) y número 32 (Tortuguero, 10°20' - 10°40' N y 83°22' - 83°45' W) del Instituto Geográfico Nacional de Costa Rica (IGN 2008). La cuenca baja del Río Zapote se ubica al sur del lago de Nicaragua y está protegida por el Refugio de Vida Silvestre Los Guatuzos de Nicaragua. La cuenca del Río Tortuguero se sitúa dentro del Área de Conservación Tortuguero, una unidad administrativa del Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica y está principalmente protegida por el Parque Nacional Tortuguero y por la Reserva Biológica de Caño Palma. Ambas regiones se caracterizan por zonas de bajura, situadas a menos de 40msnm, e integran bosque tropical húmedo y bosque tropical muy húmedo como zonas de vida (*sensu* Holdridge 1967).

Cinco sitios de estudio fueron seleccionados basados en: (1) accesibilidad, (2) nivel de dominancia (densidad) de palmas de yolillo *R. taedigera* o palma real *M. saccifera*, (3) presencia de bosque húmedo adyacente y (3) diferencias en hidroperiodos. Los sitios seleccionados (Fig. 1) se detallan a continuación:

- a. *Caño California:* Esta región, contigua al límite sur del Parque Nacional Tortuguero, se desarrolla a lo largo de la cuenca media e inferior del Caño California, que drenan las aguas de Lomas de Sierpe. La vegetación a la orilla del canal mezcla parches de bosque con extensiones de yolillo, algunas de ellas bien drenadas. Los yolillales del Caño California son llenados tanto por

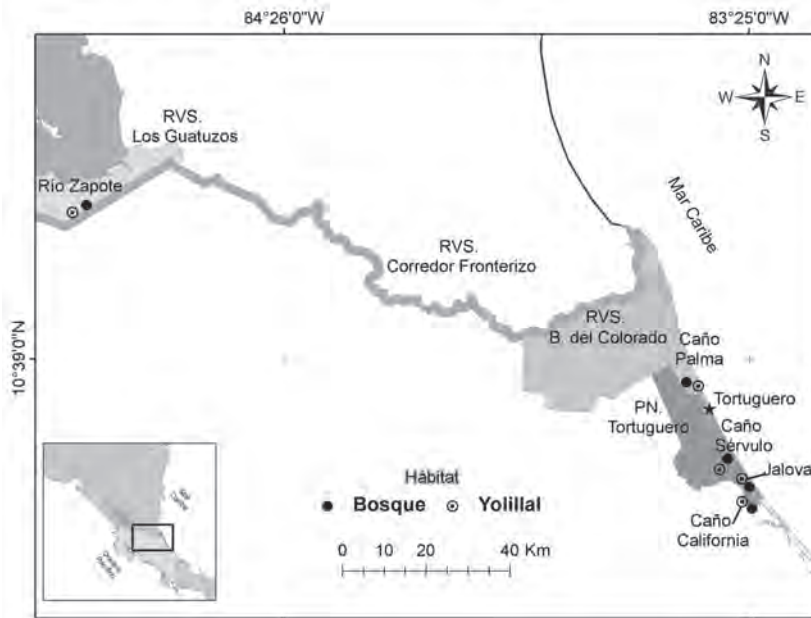


Fig. 1. Sitios muestreados y sus ambientes de yolillal y bosque adyacente: Caño California, Jalova, Caño Sérvulo, Río Zapote y Caño Palma. En este último sitio, el yolillal es dominado por *M. saccifera*. En los otros lugares, *R. taedigera* es la palma dominante en el yolillal.

Fig. 1. Sampling sites and their swamp and adjacent forest environments: Caño California, Jalova, Cano Sérvulo, Río Zapote and Caño Palma. In the latter site, the swamp is dominated by *M. saccifera*. In other sites, *R. taedigera* is the dominant palm in the swamp.

lluvia como por efecto de mareas proveniente de la bocana de Jalova y en muchos tramos muestra claros signos de erosión. Las coordenadas en los sitios de muestreo fueron: 10°20'2.1" N, 83°24'34.9" W (bosque) y 10°19'51.04" N, 83°24'54.05" W (yolillal).

- b. *Jalova*: Se localiza contiguo a la franja de bosque que domina la bocana de Jalova, en el límite sur del área protegida por el Parque Nacional Tortuguero. En este sitio, el yolillal consiste en un humedal irregular que se extiende en un área inundable de unas 800ha. Este humedal es principalmente llenado por lluvias, aunque varias quebradas lo drenan hacia el Río Sierpe Viejo o el Caño California. Las coordenadas en los sitios de muestreo fueron: 10°20'52.65" N, 83°24'6.33" W (bosque) y 10°20'57.07" N, 83°24'29.36" W (yolillal).

- c. *Caño Sérvulo*: Este humedal se caracteriza por su forma ovalada y por parecer una depresión en imágenes aéreas. Myers (1981) sostiene que tal característica podría ser un efecto del tamaño de las palmas en referencia al bosque circundante, que está bien estructurado. Sérvulo está separado del canal del mismo nombre por una lengua de unos 300-500m de ancho cubierta principalmente por bosque. El caño Sérvulo drena el pantano de unas 1 900ha. Aparentemente es uno de los humedales llenados principalmente por lluvias y que permanece inundado gran parte del año. Las coordenadas en los sitios de muestreo fueron: 10°25.30'10.66" N, 83°27'2.03" W (bosque) y 10°24'45.46" N, 83°27'7.30" W (yolillal).
- d. *Caño Palma*: Esta región abarca unas 8000ha y limita con Caño Palma y las estribaciones de Cerros del Coronel y la

banda boscosa a lo largo de la costa Caribe. La vegetación dominante es *M. saccifera* aunque algunos parches importantes de *R. taedigera* están presentes también en las depresiones y en el bosque mixto inundado. Los suelos son hidromórficos y variables. La materia orgánica es depositada y se acumula en áreas poco drenadas. El mayor ingreso al humedal proviene de lluvias. Las coordenadas en los sitios de muestreo fueron: 10°36'2.94" N, 83°33'17.64" W (bosque) 10°35'35.16" N, 83°31'42.25" W (yolillal de *M. saccifera*).

- e. *Guatuso*: Los yolillales se extienden en la banda entre la orilla sur del Lago de Nicaragua y la Cuenca del Río San Juan. Parches de yolillos intermitentes se encuentran a lo largo de la parte baja del río Zapote. Las coordenadas en los sitios de muestreo fueron: 10°58'15.96" N, 84°52'26.96" W (bosque) y 10°57'53.27" N, 84°53'38.46" W (yolillal).

En a los tres primeros sitios de estudio, los muestreos se realizaron en visitas periódicas durante los meses de junio, julio, y noviembre 2008, así como en los meses de febrero y marzo 2009. El trabajo de campo en Caño Palma se realizó del 11 al 19 de noviembre 2008, mientras que en Guatuso se realizó del 29 de abril al 2 de marzo 2008.

Métodos de muestreo: En cada uno de los sitios de estudio se realizaron muestreos en dos tipos de ambiente: el humedal de yolillo y en el bosque adyacente (Fig. 2A, B). En ambos lugares se marcaron transectos de 500m para facilitar la movilización. Sin embargo, debido a las dificultades de desplazamiento efectivo dentro del yolillo (que podría interferir con la fauna bajo estudio) y a las condiciones climáticas durante los muestreos, el esfuerzo de búsqueda entre sitios varió, empleándose como unidad de muestreo el número de horas/persona (h/per).

Durante cada muestreo se empleó búsqueda directa, que consiste en localizar, identificar y registrar individuos a lo largo del transecto, revisando la hojarasca y la vegetación

circundante hasta una altura de 3m. Este método es adecuado con organismos esquivos y de hábitos secretos, como muchas serpientes y anuros, difíciles de obtener en trampas o de ser atraídos con cebos. Realizamos búsquedas diurnas y nocturnas, inspeccionando activamente distintos micro-hábitats. En la metodología de búsqueda directa, no existen más reglas que el conocimiento y experiencia de los investigadores, por lo que la exploración se efectúa en todos los lugares posibles dentro de una serie de estratos preestablecidos (Crump & Scott 1994). Para cada muestreo se registró: sitio, número de especies, número de individuos, esfuerzo (horas/persona), tipo hábitat (bosque, yolillo), fecha y hora de muestreo.

RESULTADOS

Muestreos totales y por sitio: Un total de 30 muestreos fueron realizados en los 5 sitios de estudio, tanto en ambiente de yolillal como en el bosque aledaño. Una de las suposiciones de la técnica de búsqueda directa es que todos los individuos que existan en un hábitat determinado poseen la misma probabilidad de ser encontrados y que la frecuencia de encuentro refleja su abundancia relativa (Crump & Scott 1994). En general esta suposición se sostiene cuando los investigadores poseen la misma capacidad de desplazamiento y observación en todas las localidades cuya fauna desean comparar. Sin embargo, el desplazamiento dentro de los yolillales es particularmente difícil, al tratarse de ambientes con sustratos arcillosos muy suaves, usualmente cubiertos por una película de agua de variada profundidad durante largos periodos (Fig. 3A). En nuestro caso, las condiciones encontradas durante cada visita a los sitios de muestreo difieren notablemente, especialmente en lo referente al nivel de agua y lluvias, por lo que la búsqueda efectiva se realizó en circunstancias contrastantes de humedad. Producto de estas dificultades, la cantidad de muestreos efectivos en cada sitio varió: Caño California (12), Caño Palma (5), Guatuso (4), Jalova (5) y Caño Sérvulo (4). No es sorprendente por lo tanto que los esfuerzos de búsqueda realizados



Fig. 2. Ambientes contrastantes en Jalova, Tortuguero, Costa Rica. (A) Bosque húmedo, nótese apertura de sotobosque y especies leñosas. (B) Yollilal dominado por *R. taedigera*.

Fig. 2. Contrasting environments in Jalova, Tortuguero, Costa Rica. (A) Rain forest, note open understory and woody species. (B) Swamp dominated by *R. taedigera*.

en cada sitio también difieran significativamente ($F_{4,24}=3.42$, $p=0.0236$).

A pesar de esas diferencias en el esfuerzo realizado entre sitios, no se encontró relación entre la intensidad del esfuerzo de búsqueda y el número de especies de anfibios y reptiles observadas; ni entre la intensidad de muestreo y el número de individuos observados (Fig. 4A, B). Esto implica que la diversidad de anfibios y reptiles observada a lo largo de los muestreos no depende del esfuerzo de búsqueda realizado.

Adicionalmente, para cada tipo de ambiente contrastado (yollilal y bosque aledaño) la cantidad de individuos observados por unidad de esfuerzo no difiere entre sitios ($F_{4,24}=1.47$, $p=0.242$), por lo que para los siguientes análisis se combinaron los resultados de los sitios para cada ambiente. Así, en los muestreos realizados en ambientes de yollillo, una media de 20.0 (± 1.33) horas/persona fueron empleadas en cada muestreo, mientras que 22.1 (± 1.88) h/p se emplearon en bosques aledaños, por lo que



Fig. 3. (A) Yolillal anegado. Caño California, Tortuguero, Costa Rica. (B) *Caiman crocodylus* sobre hojarasca de *R. taedigera* en yolillal anegado, Jalova, Tortuguero, Costa Rica.

Fig. 3. (A) Waterlogged *Raphia* swamp. Caño California, Tortuguero, Costa Rica. (B) *Caiman crocodylus* on *R. taedigera* litter in waterlogged *Raphia* swamp. Jalova, Tortuguero, Costa Rica.

la intensidad de búsqueda no difiere en cada ambiente (Kruskal Wallis $H_{1,26}=0.27$, $p=0.602$).

Abundancia y riqueza total observada: Un total de 467 individuos (314 anfibios y 153 reptiles) representando 55 especies (24 anfibios, 31 reptiles) fueron observados durante nuestros muestreos. Esta cifra equivale al 52% de las especies de anfibios y 36% de los reptiles que han sido reportados para esta región

(Cuadro 1). En pantanos dominados por palmas de yolillo se encontraron 277 individuos y el esfuerzo de búsqueda corresponde a un individuo cada 2.81 horas, mientras que en los bosques adyacentes se observaron un total de 190 individuos y el esfuerzo de búsqueda retribuyó un individuo cada 3.6 horas.

Riqueza de especies observada en yolillales y bosques adyacentes: De las 45 especies

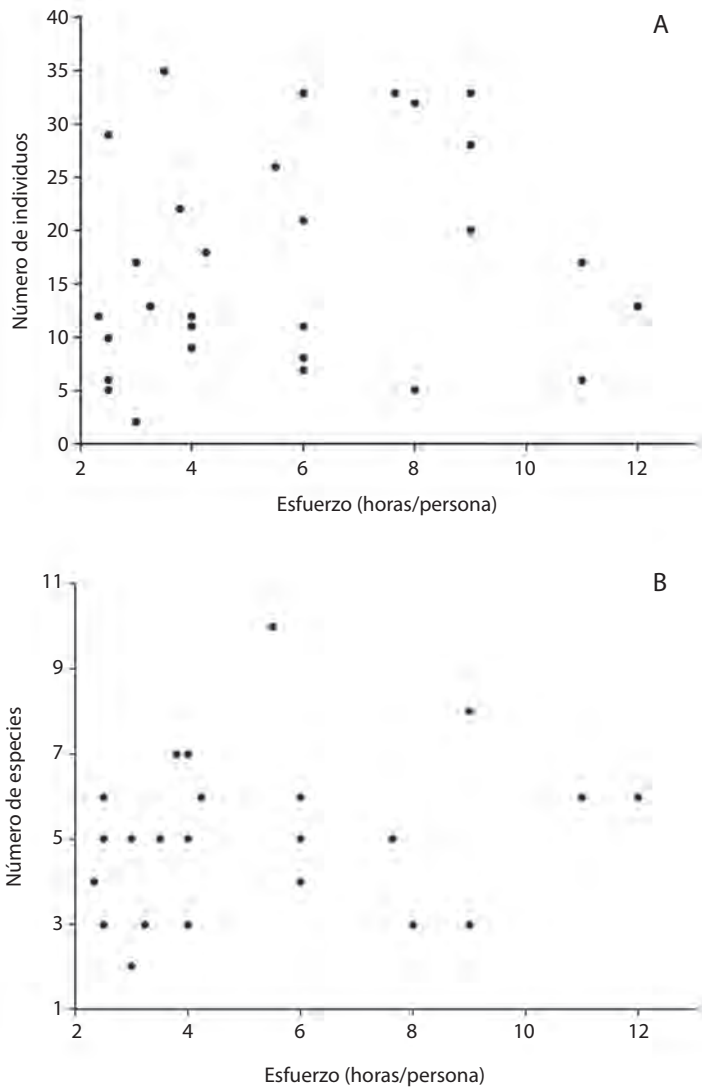


Fig. 4. Número de anfibios y reptiles encontrados en nuestros muestreos no corresponde con esfuerzo invertido en su búsqueda. **(A)** Numero de individuos. **(B)** Numero de especies. En ambos casos no existe una relación entre esfuerzo de búsqueda y número resultante ($p > 0.05$).

Fig. 4. The number of amphibians and reptiles found in our surveys is not for the effort invested in its search. **(A)** Individuals number, **(B)** Species number. In both cases there is no relationship between search effort and resulting number ($p > 0.05$).

de anfibios reportadas para las tierras bajas del noreste de Costa Rica (Cuadro 1), se encontró un total de 14 especies utilizando los yolillales de esta región, todos ellos pertenecientes al orden Anura. Las especies observadas poseen amplias distribuciones y la mayoría (especialmente aquellas de las familias Hylidae y

Ranidae) son encontradas usualmente en coros durante el periodo reproductivo, que en esta región usualmente es de mayo a septiembre.

Los reptiles que habitan el yolillal son generalmente más reservados. Un total de 18 especies (de las 86 identificadas para la región) fueron observadas en ambientes de yolillo. La

CUADRO 1

Anfibios reportados para el Caribe Norte de Costa Rica (según Burger 2001) y especies observadas durante nuestros muestreos en yolillales y bosques adyacentes de la región. Se indica además el hábito de la especie y su ámbito altitudinal

TABLE 1

Amphibians reported for Northern Caribbean Costa Rica (according to Burger 2001) and species observed during our surveys in palm-swamps and adjacent forests in the region. The habits and altitudinal range of the species are shown

Taxa	Hábito*	Yolillo	Bosque	Ámbito altitudinal (m)
Gymnophiona				
Caeciliidae				
<i>Gymnopsis multiplicata</i>	1			1-1 400
Caudata				
Plethodontidae				
<i>Bolitoglossa colonnea</i>	3.4			2-1 350
<i>B. striatula</i>	3.4			10-1 052
Anura				
Bufonidae				
<i>Incilius coccoifer</i>	4			1-1 395
<i>I. coniferus</i>	3.4	1	1	2-1 720
<i>I. melanochlorus</i>	4		1	5-1 400
<i>I. valliceps</i>	4			30-495
<i>Rhaebo haematiticus</i>	4		1	20-1 300
<i>Rhinella marina</i>	4	1	1	1-3 200
Centrolenidae				
<i>Centrolenella prosoblepon</i>	3			20-1 900
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	3			103-1 730
Craugastoridae				
<i>Craugastor bransfordii</i>	4		1	6-880
<i>C. fitzingeri</i>	3.4	1	1	1-2 110
<i>C. megacephalus</i>	4			1-1 062
<i>C. mimus</i>	4			15-1 260
<i>C. noblei</i>	4			4-1 200
<i>C. polypptychus</i>	4		1	2-900
<i>C. ranoides</i>	4			100-1 300
<i>C. talamancae</i>	3.4	1	1	15-1 260
Dendrobatidae				
<i>Dendrobates auratus</i>	4			2-819
<i>Oophaga pumilio</i>	3.4	1	1	1-819
<i>Phyllobates lugubris</i>	4		1	20-601
<i>Silverstoneia flotator</i>	4			
Eleutherodactylidae				
<i>Diasporus diastema</i>	3.4	1	1	1-2 458
Hylidae				
<i>Agalychnis callidryas</i>	3		1	1-800
<i>A. saltator</i>	3			
<i>Cruziohyla calcarifer</i>	3			50-745
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	3	1		2-1 320
<i>D. phlebodes</i>	3	1	1	20-745
<i>Hypsiboas rufitelus</i>	3		1	2-725
<i>Scinax boulengeri</i>	3	1	1	1-700

CUADRO 1 (Continuación) / TABLE 1 (Continued)

Taxa	Hábito*	Yolillo	Bosque	Ámbito altitudinal (m)
<i>S. elaeochroa</i>	3	1	1	1-1 500
<i>Smilisca baudinii</i>	3.4			1-1 400
<i>S. phaeota</i>	3.4	1	1	2-1 800
<i>S. puma</i>	3			
<i>S. sordida</i>	3.4			1-1 800
<i>Tlalocohyla loquax</i>	3			
Leptodactylidae				
<i>Leptodactylus melanotus</i>	4			6-1 440
<i>L. poecilochilus</i>	4			3-1 150
<i>L. savagei</i>	1.4	1	1	5-1 200
Microhylidae				
<i>Gastrophryne pictiventris</i>	1.4			1-800
Ranidae				
<i>Lithobates vaillanti</i>	2.4	1	1	1-700
<i>L. warszewitschii</i>	4		1	1-1 750
Strabomantidae				
<i>Pristimantis cerasinus</i>	3			
<i>P. ridens</i>	3	1	1	15-1 600
Total: 45 especies		14	21	

*fosorial=1, acuático=2, arbóreo=3, terrestre=4

mayoría de ellas son lagartijas y serpientes que tienen hábitos arborícolas o semi-arborícolas. La lista incluye también a especies con hábitos acuáticos, como los caimanes y cocodrilos, varias tortugas dulceacuícolas y algunas especies de serpientes como la terciopelo *Bothrops asper*, que se asocian a ambientes muy húmedos donde capturan sus presas anfibias (Sasa *et al.* 2009).

En contraste, los muestreos realizados en bosques adyacentes revelaron un total de 21 especies de anfibios y 27 especies de reptiles (Cuadros 1 y 2), pese a que en general se encontró un menor número de individuos durante los muestreos en esos ambientes.

Así, el número de individuos observados en nuestras muestras de yolillo es casi un 32% mayor que el número observado en bosques adyacentes. Además, las especies registradas en el yolillo coinciden con aquellas observadas en el bosque aledaño. Por lo tanto, los estimados de la riqueza en ambos ambientes podrían resultar de la variación en el número

de individuos muestreados y no necesariamente representar diferencias en la riqueza de especies entre ellos. Varios autores (ver revisión en Moreno 2001) han sugerido que para realizar una comparación adecuada de riqueza de especies entre comunidades cuyas muestras difieren en abundancia, la muestra más cuantiosa debe ser raleada a un nivel de abundancia común para ambas muestras y así realizar las comparaciones (rarefacción *sensu* Sanders 1968).

Para evaluar si nuestros estimados de riqueza de especies entre ambientes de yolillo y bosque resultan de las diferencias entre el número de individuos muestreados, se empleó rarefacción sobre las muestras de yolillo, empleando el algoritmo implementado en ECOSIM (Gotelli & Entsminger 2001). Este procedimiento permite estimar el número de especies y la diversidad que se esperaría encontrar en ambientes dominados por yolillo si en estos ambientes se hubiera observado el mismo número de individuos que en el bosque adyacente. El procedimiento implementado

CUADRO 2

Reptiles reportados para el Caribe Norte de Costa Rica y especies observadas durante nuestros muestreos en yolillales y bosques adyacentes de la región. Se indica además el hábito de la especie y su ámbito altitudinal

TABLE 2

Reptiles reported for northern Caribbean Costa Rica and species observed during our surveys in palm-swamps and adjacent forests in the region. The habits and altitudinal range of the species are shown

Taxa Reptiles	*Hábitat:	Yolillo	Bosque	Ámbito Altitudinal (m)
Crocodylia				
Alligatoridae				
<i>Caiman crocodilus</i>	2	1	1	1-200
Crocodylidae				
<i>Crocodylus acutus</i>	2	1		0-500
Testudinata				
Cheloniidae				
<i>Caretta caretta</i>				0
<i>Chelonia mydas</i>				0
<i>Eretmochelys imbricata</i>				0
Chelydridae				
<i>Chelydra acutirostris</i>				4-1 164
Dermochelyidae				
<i>Dermochelys coriacea</i>				0
Emydidae				
<i>Trachemys venusta</i>	2	1		2-60
Geoemydidae				
<i>Rhinoclemmys annulata</i>	2, 4	1	1	2-920
<i>Rhinoclemmys funerea</i>	2			2-260
Kinosternidae				
<i>Kinosternon angustipons</i>	2	1	1	2-260
<i>Kinosternon leucostomum</i>	2			1-1 200
Squamata				
Sauria				
Anguidae				
<i>Diploglossus bilobatus</i>	4			83-1 360
Corytophanidae				
<i>Basiliscus plumifrons</i>	3, 4	1	1	1-1 240
<i>B. vittatus</i>	3, 4	1	1	1-745
<i>Corytophanes cristatus</i>	3		1	2-1 640
Gekkonidae				
<i>Hemidactylus frenatus*</i>	3			4-1 231
Gymnophthalmidae				
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	4			2-1 222
<i>Ptychoglossus plicatus</i>	4			
Iguanidae				
<i>Iguana iguana</i>	3	1	1	1-500
Phyllodactylidae				
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	3		1	1-1 760
Polychrotidae				
<i>Anolis biporcatus</i>	3	1	1	5-1 400

CUADRO 2 (Continuación) / TABLE 2 (Continued)

Taxa Reptiles	*Hábitat:	Yolillo	Bosque	Ámbito Altitudinal (m)
<i>Anolis capito</i>	3			2-1 400
<i>Anolis carpenteri</i>	3	1	1	4-1 570
<i>Anolis fungosus</i>				
<i>Anolis humilis</i>	4		1	2-2 000
<i>Anolis lemuringus</i>	3		1	13-970
<i>Anolis limifrons</i>	3	1	1	1-1 340
<i>Anolis oxylophus</i>	3, 2	1	1	20-1 200
<i>Anolis pentaprion</i>	3			2-900
<i>Polychrus gutturosus</i>	3			6-800
Scincidae				
<i>Mabuya unimarginata</i>	4			2-1 500
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	4			2-1 200
Sphaerodactylidae				
<i>Gonatodes albogularis</i>	3			2-530
<i>Lepidoblepharis xanthostigma</i>	4		1	2-1 360
<i>Sphaerodactylus homolepis</i>	4		1	2-745
<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>	4			37-657
Teiidae				
<i>Ameiva festiva</i>	4	1	1	2-1 435
<i>Ameiva quadrilineata</i>	4			0-1 050
Xantusiidae				
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	4		1	2-1 100
Serpentes				
Boidae				
<i>Boa constrictor</i>	3, 4			2-1 360
<i>Corallus annulatus</i>	3			2-745
Colubridae				
<i>Chironius grandisquamis</i>	4		1	2-1 600
<i>Clelia clelia</i>	4			2-1 200
<i>Coniophanes fissidens</i>	4			2-1 200
<i>Dendrophidion percarinatum</i>	4			4-1 200
<i>Dipsas bicolor</i>	3			4-1 100
<i>Drymarchon melanurus</i>	4			2-1 600
<i>Drymobius margaritiferus</i>	4, 2	1	1	1-1 600
<i>Hydromorphus concolor</i>	2			1-1 500
<i>Imantodes cenchoa</i>	3			2-1 500
<i>Imantodes inornatus</i>	3			5-1 450
<i>Leptodeira annulata</i>	3, 4		1	4-1 400
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	3			2-1 200
<i>Leptophis ahaetulla</i>	3, 4			1-1 400
<i>Leptophis depressirostris</i>	3			4-1 120
<i>Leptophis mexicanus</i>	3, 4	1	1	4-1 160
<i>Leptophis nebulosus</i>	3		1	13-1 600
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	4			4-1 760
<i>Ninia maculata</i>	1, 4			36-1 800
<i>Ninia sebae</i>	1, 4			4-1 100
<i>Nothopsis rugosus</i>	4			4-900

CUADRO 2 (Continuación) / TABLE 2 (Continued)

Taxa Reptiles	*Hábitat:	Yolillo	Bosque	Ámbito Altitudinal (m)
<i>Oxybelis aeneus</i>	3	1		2-1 340
<i>Oxybelis brevirostris</i>	3			4-800
<i>Oxybelis fulgidus</i>	3			1-1 600
<i>Oxyrhopus petola</i>	4			5-920
<i>Pliocercus euryzonus</i>	4			2-1 500
<i>Pseustes poecilonotus</i>	3, 4			2-1 320
<i>Rhadinaea decorata</i>	4			2-1 200
<i>Sibon annulatus</i>	3			2-1 500
<i>Sibon longifrenis</i>	3			60-900
<i>Sibon nebulatus</i>	3, 4			3-1 204
<i>Spilotes pullatus</i>	3			2-1 435
<i>Tantilla schistosa</i>	4			40-1 760
<i>Tantilla supracincta</i>	4			2-850
<i>Thamnophis marcianus</i>	2			2-30
<i>Tretanorhinus nigroluteus</i>	2			0-100
<i>Xenodon rabdocephalus</i>	4		1	4-1 360
Elapidae				
<i>Micrurus alleni</i>	2, 4	1	1	1-1 556
<i>Micrurus mosquitensis</i>	2, 4			1-900
<i>Micrurus multifasciatus</i>	4			2-1 160
Ungaliophiidae				
<i>Ungaliophis panamensis</i>	3			4-1 487
Viperidae				
<i>Bothriechis schlegelii</i>	3		1	5-1 530
<i>Bothrops asper</i>	4	1	1	1-1 200
<i>Lachesis stenophrys</i>	4			2-819
<i>Porthidium nasutum</i>	4			2-1 700
Total: 86 especies		18	27	

*fosorial=1, acuático=2, arbóreo=3, terrestre=4

en ECOSIM toma muestras aleatorias de cada comunidad y realiza estimaciones de los índices de diversidad a partir de ellas. Mediante técnicas de remuestreo se establece una distribución nula de estimados de los índices, que son generados a partir de permutaciones de la matriz original de datos. De esta manera, se pueden estimar los intervalos de confianza del índice.

Realizando simulaciones de muestras rari-ficadas, el estimado de riqueza para la muestra de yolillo sería de 28 especies (I.C._{95%}: 24 a 31 especies), significativamente más bajo que el estimado de la riqueza de bosques adyacentes (46 especies). La conclusión de este análisis es que si bien el número de individuos de anfibios

y reptiles encontrados en yolillales es más alto, el estimado de riqueza de especies en el yolillo es significativamente menor que en el bosque adyacente y esta diferencia no parece deberse al muestreo aleatorio.

Intensidad de muestreo y estimados de riqueza de especies observada: Como se mencionó anteriormente, el número de especies observado durante nuestros muestreos es más bajo que el esperado para la región (Cuadros 1 y 2). La relación entre intensidad de muestreo y el número de especies acumulado para cada ambiente estudiado se muestra en la figura 5. Tanto para el yolillal como para el bosque adyacente, las pendientes de las curvas

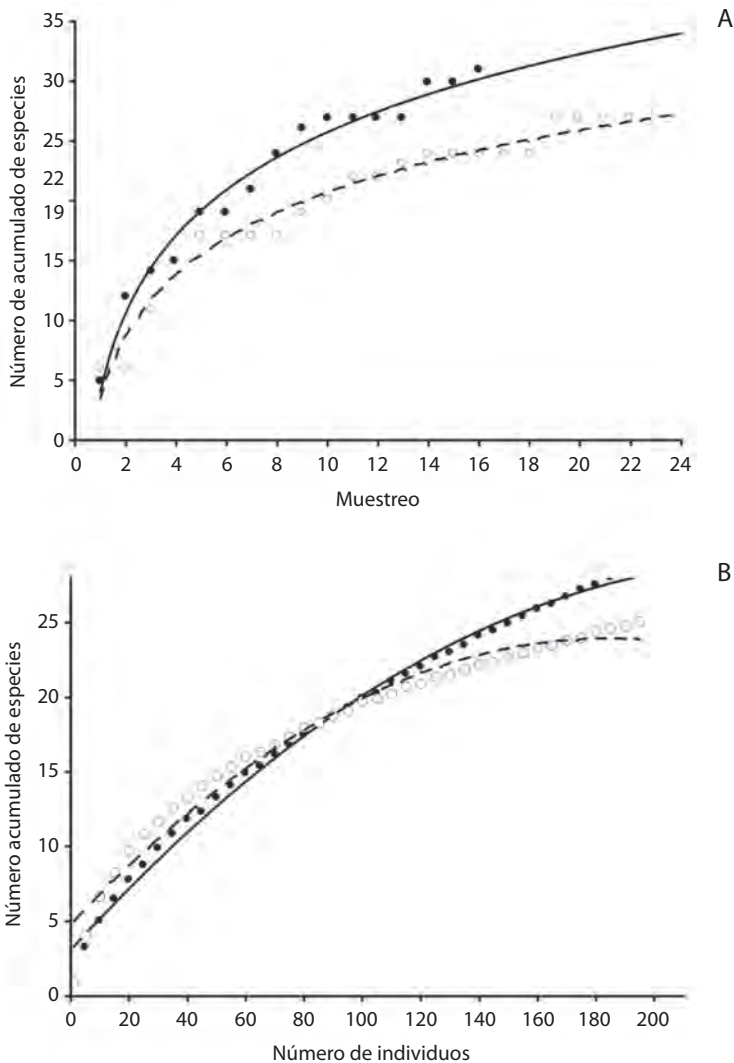


Fig. 5. Curvas de acumulación de especies (A) por muestreo y (B) por número de individuos capturados. Datos combinados para cinco sitios comparando ambientes de yolillal (círculos huecos, trayectoria línea discontinua) y bosque aledaño (círculos negros, trayectoria línea continua).

Fig. 5. Species accumulation curves (A) for sampling and (B) for number of captured individuals. Combined data for five sites comparing swamp environments (open circles, dashed line path) and nearby forest (closed circles, solid line path).

acumuladas reafirman que no se ha alcanzado el número máximo de especies que pueden habitar esos ambientes. Sin embargo, es claro que ambas curvas difieren (Kolmogorov Smirnov $D_{\max}=0.5$, $p<0.05$) y que la proyección del número de especies en el bosque adyacente es mayor que la del yolillal.

En la figura 6 se compara la proporción de especies con distintas abundancias relativas en nuestras muestras de yolillal o bosque. Una mayor proporción de anfibios y reptiles con abundancias relativas altas son observados en el yolillal. En contraste, los bosques adyacentes están compuestos principalmente de especies

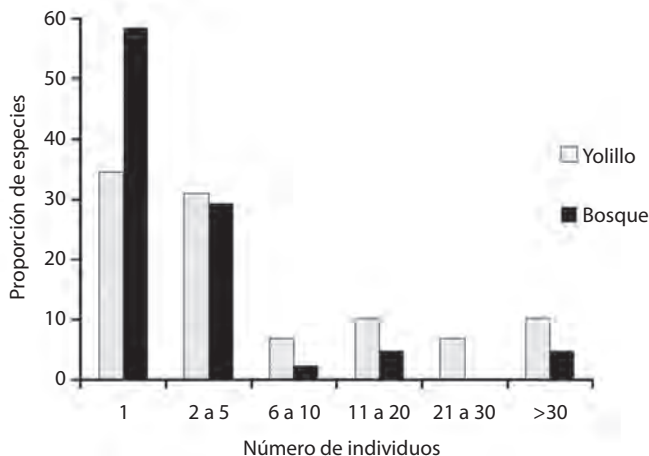


Fig. 6. Abundancia relativa, en número de individuos observados, para anfibios y reptiles en ambientes de yolillo y bosque adyacente.

Fig. 6. Relative abundance, in number of observed individuals, for amphibians and reptiles in swamp and adjacent forest environments.

con abundancias relativas bajas. De hecho, la muestra de herpetofauna del yolillo fue más uniforme (Índice de uniformidad $J=0.73$, Pielou 1975) que la muestra encontrada en el bosque adyacente ($J=0.65$), pese a encontrarse un menor número de especies en ella. Por lo tanto, yolillales y bosques aledaños difieren tanto en la riqueza de especies como en la estructura de las comunidades en término de la abundancia proporcional de cada especie.

Hábitos de las especies de anfibios y reptiles que emplean humedales de yolillo:

Las especies de anfibios y reptiles encontradas en humedales dominados por palmas yolillo poseen amplias distribuciones no sólo en el Caribe costarricense, sino fuera del territorio nacional (Cuadros 1 y 2), pudiendo ser observadas comúnmente en otros ambientes, incluso aquellos con algún nivel de perturbación. Estas especies son consideradas generalistas que logran adaptarse a las rudas condiciones que imponen los humedales dominados por palmas en el noreste de Costa Rica. Así, la mayoría de anfibios encontrados en el yolillo poseen hábitos terrestres o arbóricolas y –como sería de esperar– no hay especies que tengan hábitos

fosoriales como en los bosques aledaños (Fig. 7A). En contraste, la proporción de reptiles con hábitos acuáticos y arbóreos es ligeramente mayor en ambientes de yolillo que en el bosque aledaño (Fig. 7B). En el bosque adyacente, se encontró una mayor proporción de reptiles que poseen hábitos terrestres y fosoriales que su contraparte en el yolillo. Sin embargo, las diferencias observadas en la proporción de especies por hábito entre ambos entornos no es significativa ($\chi^2=0.65$, $p=0.88$).

En resumen, aunque representa tan solo una fracción de la herpetofauna que se distribuye en los bosques húmedos de bajura, los anfibios y reptiles que habitan humedales de yolillos son especies generalistas con hábitos que les ayudan a soportar los extensos hidropedios que caracterizan estos ambientes.

DISCUSIÓN

Pese a las dificultades logísticas que supone muestrear fauna en pantanos dominados por palmas de yolillo, consideramos que la pobreza de especies revelada en este estudio refleja verdaderas diferencias en las comunidades de

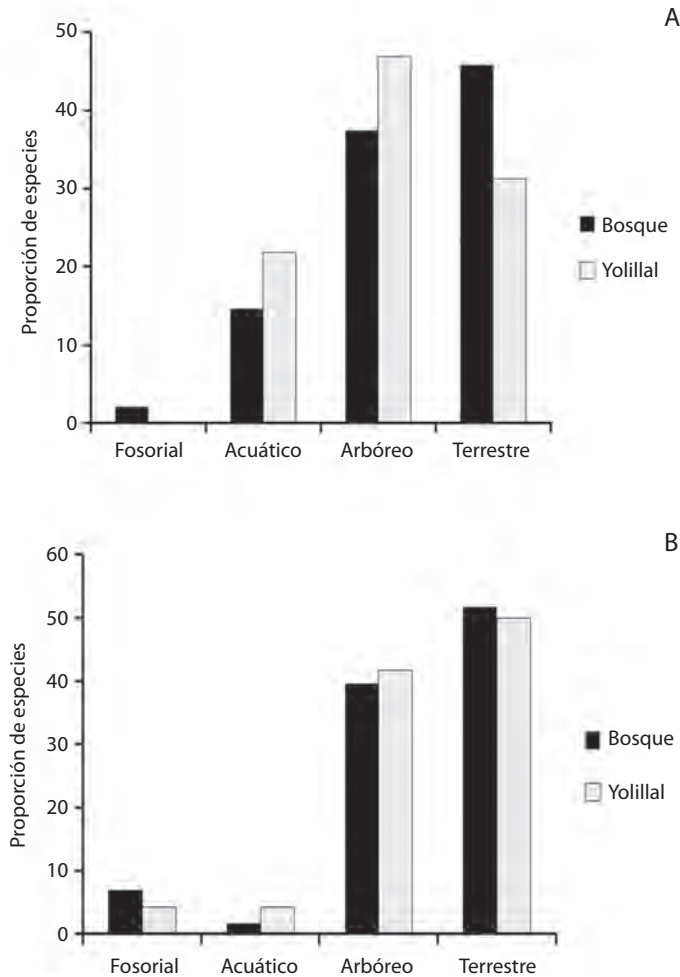


Fig. 7. Proporción de especies de (A) anfibios y (B) reptiles con hábitos fosoriales, acuáticos, arbóreos y terrestres en humedales dominados por yolillo y bosques de baja aledaños.
Fig. 7. Proportion of (A) amphibians and (B) reptiles species with fossorial, aquatic, arboreal and terrestrial habits in *Raffia* dominated swamps and surrounding lowland forests.

anfibios y reptiles que habitan esos ambientes en relación a aquellas en bosques aledaños. La(s) causa(s) de dichas discrepancias no son del todo claras, pero podrían relacionarse al estrés físico que caracterizan estos humedales.

Nivel y duración del hidropериодо: Una de las características de yollillales, especialmente aquellos dominados por *R. taedigera* es lo extenso de los periodos de inundación, que pueden cubrir entre 66% y 92% del año (Myers 1981). Además, el nivel del agua durante estos

eventos puede subir tanto como 90cm, lo que dificulta el desplazamiento en el sitio. El hidropериодо es uno de los más importantes factores que modulan la ecología en ambientes de yolillo, al limitar los hábitos de las especies que en ellos conviven. La reducción de especies de hábitos fosoriales y terrestres, al menos durante parte del año podría resultar del mantenimiento de una película de agua por largos periodos del año. Para grupos más vágiles y con ámbitos de hogar extensos, como mamíferos, la inundación modula el uso del yolillal, por lo que

visitas a estos pantanos se incrementan durante el periodo más seco del año (Carrillo *et al.* 1992). Es posible que especies de anfibios y reptiles terrestres tengan también cambios estacionales en el patrón de uso de los yolillales.

Estructura ambiental: La estructura de los yolillales puede considerarse como simple, con apenas dos o tres estratos verticales. La capa de mantillo y hojarasca en el suelo es poco profunda, generalmente de hasta unos 8cm entre macollas de palmas y un poco más en sus bases. Semejante característica es producto tanto del depósito diferencial de hojarasca y residuos, que suelen acumularse en la base de los palmas, como del constante lavado de materia orgánica por la inundación (Myers 2013c). Como consecuencias de esa deposición diferencial de materia orgánica, se podría predecir que el ambiente para especies terrestres que emplean el mantillo como refugio y zona de forrajeo esté limitado a los montículos en la base de macollas de palma.

De igual manera, la vegetación de sotobosque es exigua, usualmente consiste en arbustos de unas pocas especies dicotiledóneas (Rueda *et al.* 2013) lo que deja grandes espacios al descubierto. Esta situación no favorece a aquellas especies que en el bosque adyacente emplean el sotobosque como sitio de refugio. Así, las especies arborícolas observadas en el yolillal (*Anolis biporcatus*, *A. capito*, *Leptophis mexicanus*, *Oxybelis aeneus*, entre otras), suelen restringirse a las macollas de palmas. Finalmente es en el dosel de la palma dominante donde se concentra la mayor estructura y biomasa, por lo que el escrutinio futuro de esos sitios generará una mayor diversidad que la reportada. Ya que la mayor parte de la herpetofauna de estos lugares parece ser arborícola.

Depósitos de sedimentos: Los pantanos de yolillo suelen ser drenados por ríos o quebradas que transportan gran cantidad de sedimentos, especialmente durante la época lluviosa. La acción mecánica de los sedimentos en el agua puede ser abrasiva y no todas las especies que requieren de cuerpos de agua para

sus ciclos vitales están adaptadas a ellos. Aún en larvas de anuros que consumen sedimentos orgánicos, aumentos en la deposición de sedimentos puede tener un efecto negativo en tasas de crecimiento y sobrevivencia (Gillespie 2002, Wood & Richardson 2009).

Relaciones interespecíficas en otros grupos: Las interacciones biológicas en condiciones de estrés generadas por la inundación pueden tener importantes efectos en la comunidad de anfibios y reptiles que habitan los yolillales. Al tratarse de ambientes anegados durante largos periodos, depredadores acuáticos como peces, cangrejos e insectos acuáticos adquieren enorme importancia en el entorno y complican la sobrevivencia de huevos y larvas de anfibios y de juveniles de algunas especies de reptiles. Entre los depredadores más abundantes en las palmas de *R. taedigera* y *M. saccifera* están arañas de los géneros *Phoneutria* y *Cupennius* (Ctenidae), consideradas entre los más importantes depredadores de anuros en el bosque húmedo tropical (McCormick & Polis 1982, Menin *et al.* 2005). Un importante componente que parece ausente en los ambientes de yolillo es la fauna asociada a hojarasca, lo que posiblemente afecte de manera importante a la disponibilidad de alimentos para muchas de las especies insectívoras.

Aislamiento por distancia: Normalmente se considera como la fuente de origen de diversidad a los bosques climax, que en general disponen de diversidades altas de herpetofauna. En el caso de los yolillales, si la fuente de diversidad proviene del bosque, podría sospecharse de aislamiento mediado por la distancia a zonas boscosas. Sin embargo, los yolillales están rodeados por extensas regiones de bosque y no suelen haber barreras evidentes entre estos ambientes, lo que hace difícil invocar esta hipótesis para explicar la observada reducción en la diversidad encontrada en el yolillal.

En conclusión, los humedales dominados por palmas presentan una herpetofauna menos diversa que los bosques húmedos adyacentes.

La reducción en diversidad posiblemente resulte del efecto, directo o indirecto del extenso hidroperiodo que caracteriza estos ambientes. Sin embargo, nuestras observaciones son apenas un primer intento por dilucidar el uso de estos pantanos por anfibios y reptiles en la región. Sin duda, futuros trabajos revelarán una mayor riqueza de especies que la sugerida aquí, por lo que quedaría pendiente determinar si la magnitud de las diferencias sugeridas entre la riqueza en ambos ambientes se mantiene.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Michelle Fournier, Andrea Corrales y Aarón Gómez, por toda su ayuda durante los muestreos iniciales en ambientes de yolillo, así como a Carlos Calvo, Benigno Arias, Wilberto Moreno y el resto del personal del Área de Conservación Tortuguero por su valioso apoyo durante nuestras campañas. Alejandro Solórzano y Bill Lamar hicieron valiosos comentarios para mejorar el manuscrito. Este trabajo es parte de una serie de estudios realizados en humedales dominados por yolillo, financiados parcialmente por la Agencia Española de Cooperación Internacional AECID, la Vicerrectoría de Investigación A-7809-07, 741-B1-517 y Holcim S. A. Costa Rica.

RESUMEN

La herpetofauna que habita el Caribe y norte de Costa Rica constituye una unidad ecológica que ha recibido considerable atención en las últimas dos décadas. Esta unidad incluye cerca de 141 reptiles y 95 anfibios distribuidos principalmente en los bosques tropicales húmedos de bajura. La mayor información disponible sobre esa agregación proviene de estudios en bosques primarios y secundarios, pero poco se conoce de la herpetofauna que habita ambientes más abiertos de la región, tales como humedales y pantanos. En particular no existe información sobre la comunidad herpetológica que utiliza los pantanos dominados por la palma de yolillo *R. taedigera* y/o la palma real *M. saccifera*, pese a las enormes extensiones cubiertas por esos ambientes en la región. Esta situación es un reflejo de la poca investigación que se ha llevado a cabo en estos inhóspitos ambientes, caracterizados por largos periodos de inundación. En este trabajo, reportamos los resultados de un estudio llevado a cabo para evaluar la comunidad herpetológica que utiliza los yolillales en el

noreste de Costa Rica. A partir de muestreos en ambientes de yolillo y bosques adyacentes en cinco sitios, encontramos un total de 14 especies de anfibios y 183 de reptiles en pantanos dominados por palmas, por lo que la herpetofauna en esos ambientes es más bien pobre. En contraste, la riqueza de reptiles y anfibios es casi dos veces mayor en el bosque adyacente. Anfibios y reptiles que habitan en el yolillal tienen amplia distribución a lo largo de gran parte de Mesoamérica y se incluyen entre las especies más comunes de la región. Además, la mayoría de las especies observadas son generalistas y están bien adaptadas a las condiciones extremas impuestas por los cambios en hidroperiodos, cobertura del sotobosque reducida, baja diversidad arbórea y a la arquitectura simple de estos entornos. Es evidente que no todas las especies forestales utilizan el ambiente de yolillo, una característica que se discute en términos de estrés físico inducido por la inundación prolongada y la reducida capa de hojarasca en el suelo del pantano, hidroperiodo prolongado y reducido mantillo en el suelo, factores que inciden en la estructura del hábitat y la complejidad de herpetofauna. Nuestra lista de especies que utilizan los yolillales no es definitiva, y es probable que crezca a medida que más estudios se realicen en estos ambientes tan poco explorados.

Palabras clave: *Raphia taedigera*, *Manicaria saccifera*, pantanos dominados por palmas, herpetofauna de bosque húmedo tropical, Tortuguero, Estación Biológica La Selva.

REFERENCIAS

- Beneyto, D., J.S. Monrós & R. Piculo. 2013. Los yolillales como fuentes o sumideros de ornitofauna: una primera aproximación al problema. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 131-142.
- Burger, R.M. 2001. The herpetofauna of Caño Palma Biological Station, Tortuguero, Costa Rica. *Bull. Chicago Herp. Soc.* 36: 243-253.
- Calvo-Gutiérrez, C.M., F. Bonilla-Murillo & M. Sasa. 2013. Uso y conservación de humedales de yolillo *Raphia taedigera* (Arecaceae) en el Área de Conservación Tortuguero, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 163-178.
- Carrillo, E., J. Saenz & K. Todd. 1992. Fuller movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biol. Cons.* 108: 317-324.
- Castoe, T.A., J.M. Daza, E.N. Smith, M. Sasa, U. Kuch, J.A. Campbell, P.T. Chippindale & C.L. Pakinson. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *J. Biogeogr.* 36: 88-103.
- Crump, M.L. & N.J. Scott Jr. 1994. Visual encounter surveys, p. 84-92. *In* R.W. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek & M.S Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard*

- methods for amphibians. Smithsonian, Barro Colorado Island, Panama.
- Duellman, W.E. 1966. The Central American herpetofauna: an ecological perspective. *Copeia*: 700-719.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University, Baltimore, EE.UU.
- Gillespie, G.R. 2002. Impacts of sediment loads, tadpole density, and food type on the growth and development of tadpoles of the spotted tree frog *Litoria spenceri*: an in-stream experiment. *Biol. Cons.* 106: 141-150.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. Consultado: 30 julio 2012, www.homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm
- Guyer, C. 1994. The reptile fauna: diversity and ecology, p. 210-216. *In* L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Harstshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago, Chicago, Illinois, EE.UU.
- Guyer, C. & M.A. Donnelly. 2005. *Amphibians and reptiles of La Selva, Costa Rica, and the Caribbean slope: a comprehensive guide*. University of California, Berkeley, California, EE.UU.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- McCormick, S. & G.A. Polis. 1982. Invertebrate that preys on vertebrates. *Biol. Rev.* 57: 29-58.
- Menin, M., D.J. Rodrigues & C.S. de Azevedo. 2005. Predation on amphibians by spiders (Arachnida, Araneae) in the neotropical region. *Phyllomedusa* 4: 39-47.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, España.
- Myers, R.L. 1981. The ecology of low diversity palm swamps near Tortuguero, Costa Rica. Ph.D. thesis, University of Florida, Gainesville, Florida, EE.UU.
- Myers, R.L. 2013a. Humedales dominados por palmas (Arecaceae), con énfasis en aquellos distribuidos en Costa Rica y Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 5-24.
- Myers, R.L. 2013b. Fenología y crecimiento de *Raphia taedigera* (Aracaceae) en humedales del noreste de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 35-45.
- Myers, R.L. 2013c. Producción de hojarasca y descomposición en humedales dominados por palmas (Aracaceae) en el noreste de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 87-99.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. Wiley, Nueva York, EE.UU.
- Rueda, R., O. Jarquin, B. Munguia, A. Reyes & I. Coronado. 2012. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 101-120.
- Savage, J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. University of Chicago, Chicago, Illinois, EE.UU.
- Sanders, H. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The Am. Nat.* 102: 243-282.
- Sasa, M., D. Wasko & W.W. Lamar. 2009. Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* in Costa Rica. *Toxicon* 54: 904-922.
- Sasa, M., G. Chaves & L.W. Porras. 2010. The Costa Rican herpetofauna: conservation status and future perspectives, p. 509-603. *In* L.D. Wilson, J.H. Townsend & J.D. Johnson (eds.). *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Eagle Mountain, Utah, EE.UU.
- Serrano, J., F. Bonilla-Murillo & M. Sasa. 2013. Distribución, superficie y área protegida de humedales dominados por palmas (Arecaceae) en Costa Rica y Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.* 61 (Supl. 1): 25-33.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology* 17: 266-280.
- Wilson, L.D. & J.D. Johnson. 2010. Distributional patterns of the herpetofauna of Mesoamerica, a biodiversity hotspot, p. 31-235. *In* L.D. Wilson, J.H. Townsend & J.D. Johnson (eds.). *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Eagle Mountain, Utah, EE.UU.
- Wood, S.L.R. & J.S. Richardson. 2009. Impact of sediment and nutrient inputs on growth and survival of tadpoles of the Western Toad. *Freshwat. Biol.* 54: 1120-1134.

