

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**EFFECTO DE BORDE EN ANUROS Y LAGARTIJAS DE UN BOSQUE
TROPICAL**

**Tesis sometida a la consideración del Programa de Estudios de Posgrado
en Biología para optar al grado de Magister en Scientiae**

EDUARDO TORAL CONTRERAS

**Ciudad Universitaria “Rodrigo Facio”, Costa Rica
2004**

Dedicatoria

A mis padres Laura y Eduardo y a mis hermanas Patricia, Mónica y Lourdes por todo su amor y ejemplo.

A mis sobrinas y sobrinos por todo su cariño.

A Caty por su apoyo.

Agradecimientos

A mi comité de tesis, Federico Bolaños, Gilbert Barrantes y William Eberhard por su ayuda y correcciones a este trabajo. A mi tutor, por su apoyo durante mis estudios de posgrado y en la realización de la tesis.

A Juan Bautista Chavarría por su asistencia en el análisis estadístico.

Al personal de la Estación Biológica La Selva, por su excelente atención y apoyo logístico dentro de la estación. De manera muy especial a Ricardo Bedoya y a Antonio Trabuco.

A los señores Leonardo Retana, Franklin Saborio y Arnoldo Solano por permitirme trabajar en sus pastizales.

A la Organización de Estudios Tropicales y a Idea Wild por el financiamiento del proyecto.

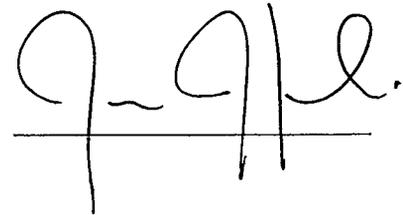
A Robert Puschendorf por su ayuda con Idea Wild y por su apoyo.

Al Ministerio del Ambiente y Energía (MINAE) por entregarme el permiso para realizar este estudio (No. 15482).

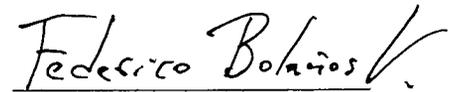
A Katy Frenkel por su ayuda y apoyo a lo largo de la maestría.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae”

Dr. Jorge Lobo
REPRESENTANTE DEL DECANO
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Handwritten signature of Jorge Lobo in black ink, written over a horizontal line.

M. Sc. Federico Bolaños Vives
DIRECTOR DE TESIS

Handwritten signature of Federico Bolaños Vives in black ink, written over a horizontal line.

Dr. Gilbert Barrantes Montero
ASESOR

Handwritten signature of Gilbert Barrantes Montero in black ink, written over a horizontal line.

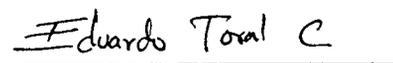
Dr. Willian Eberhard Crabtree
ASESOR

Handwritten signature of Willian Eberhard Crabtree in black ink, written over a horizontal line.

Dra. Virginia Solís Alvarado
DIRECTORA
PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGÍA

Handwritten signature of Virginia Solís Alvarado in black ink, written over a horizontal line.

Eduardo Toral Contreras
CANDIDATO

Handwritten signature of Eduardo Toral Contreras in black ink, written over a horizontal line.

Índice

	Pág.
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Resumen general	vi
Lista de figuras	ix
Lista de cuadros	x
Introducción	1
Metodología	3
Sitio de estudio	3
Muestreo	4
Análisis estadístico	5
Resultados	6
Anfibios	6
Reptiles	6
Efecto de borde en anfibios	7
Efecto de borde en reptiles	10
Discusión	21
Conclusiones	25
Referencias	26
Anexos	31

Resumen General

Eduardo Toral Contreras

Efecto de borde en anfibios y reptiles de un bosque tropical

Tesis de Maestría en Biología-San José, C.R.

E. Toral C.. 2004

42h.: 35 refs.

En esta investigación se estudió el efecto de borde y el efecto de la fragmentación de hábitats en anfibios y reptiles de un bosque tropical.

Los estudios sobre el efecto de borde en poblaciones de anfibios y lagartijas de bosques tropicales son muy escasos. Algunos estudios no muestran patrones uniformes sobre efectos de borde en anfibios. La riqueza de especies de hylidos aumenta con la cercanía al borde del bosque, mientras que para el género *Eleutherodactylus* sucede lo contrario. Algunas especies de *Eleutherodactylus* podrían ser afectadas negativamente, mientras que unas pocas son beneficiadas por la creación de bordes para cultivo. Sin embargo, estos efectos no son identificados fácilmente, ya que muchas especies de este género presentan densidades muy bajas. El único estudio revisado sobre efecto de borde en lagartijas tropicales comparó el borde del bosque con las partes centrales de fragmentos de bosque. Se encontró que *Norops polylepis* y *N. woodi* fueron más abundantes en el borde del bosque al final de la época seca (Schlaepfer y Gavin 2001).

Investigaciones que miden el efecto de borde generalmente se realizan únicamente en el borde del lado del bosque, desaprovechando la oportunidad de medir dichos efectos en el borde del área más impactada. Un estudio analizó el efecto de borde en anuros dentro del bosque y en las zonas adyacentes de cultivo de maíz con frijol y pasto. Se encontró que la abundancia de ranas cambió abruptamente en el límite del bosque y las zonas de cultivo, pero permanecieron constantes hacia el interior del bosque o de la parcela de cultivo (Torral *et al.* 2002).

El objetivo del presente estudio fue determinar si la abundancia y distribución de anuros y reptiles de bosque maduro y bosque secundario, en la Estación Biológica La

Selva, presentan efectos de borde, y si éstos efectos muestran un gradiente desde el borde hacia el interior del bosque, y desde el borde hacia el interior del ambiente alterado con el que limitan. Basado en la información de historia natural de la especies de anuros y lagartijas se esperaría que las especies de anuros y lagartijas que prefieren hábitats primarios serán más sensibles a los bordes de bosque que especies que se describen con preferencias para hábitats secundarios, por lo que dentro del bosque su abundancia disminuirá más con una mayor cercanía al borde, mientras que dentro de las áreas de pasto estas especies no estarán presentes.

El estudio se realizó en la Estación Biológica La Selva, Heredia, entre abril del 2002 y enero del 2003. Se ubicaron cinco sitios de muestreo en zonas que abarcaban bordes entre bosque maduro y pastos arbolados en estado de regeneración, y cinco en bordes de bosque secundario que limitaban con pastos utilizados para ganadería. Se establecieron diez parcelas, cinco entre bosque maduro y pastos arbolados y cinco entre bosque secundario y pastos para ganadería. En cada parcela se ubicaron siete transectos de 100 m de longitud cada uno, colocados paralelos al borde y paralelos entre sí. Cuatro se colocaron dentro del bosque a 1, 20, 80 y 250 m del borde. Los otros tres transectos se colocaron en el pastizal a 1, 20 y 80 m del borde. Durante cada mes se muestreó una parcela por día, para un total de 10 parcelas. Los transectos de cada parcela se recorrieron 2 veces por día.

Se encontró que algunas especies de las familias Centrolenidae, Leptodactylidae y Corytophanidae fueron susceptibles a la fragmentación de los bosques. Se analizó el efecto de borde solamente para las 11 especies más abundantes: *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. fitzingeri*, *E. talamancae*, *E. mimus*, *Norops humilis*, *N. limifrons*, *Sphenomorphus cherriei* y *Ameiva festiva*. *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *Eleutherodactylus cerasinus*, *E. talamancae*, *E. mimus*, *Norops humilis* y *N. limifrons* fueron más abundantes en las áreas de bosque que en las de pasto, mientras que la abundancia de *Eleutherodactylus fitzingeri*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* fue similar. Los resultados sugieren que *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. mimus*, *E. talamancae*, *Norops humilis* y *N. limifrons* responden negativamente a la creación de zonas alteradas como pastos arbolados y pastos para ganadería. También sugieren que *Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Norops humilis*, *Ameiva festiva* y

Sphenomorphus cherriei se favorecen en el borde que existe entre bosque secundario y pasto para ganadería, mientras que en bosque maduro *D. pumilio*, *E. bransfordii*, *Norops limifrons* y *N. humilis* responden negativamente al borde.

Palabras Clave: efecto de borde, fragmentación, anfibios, *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. fitzingeri*, *E. talamancae*, *E. mimus*, reptiles, *Norops humilis*, *N. limifrons*, *Sphenomorphus cherriei*, *Ameiva festiva*

Federico Bolaños V.

Sistema de Estudios de Posgrado

Lista de figuras

	Pag.
Figura 1. Ubicación de las parcelas de muestreo en la Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia (parcelas 1-5: bosque secundario vs. pasto para ganadería, parcelas 6-10: bosque maduro vs. pastos arbolados).	13
Figura 2. Diseño de la parcela y distribución de los transectos.	14
Figura 3. Número de observaciones (promedio y error estándar) de <i>D. pumilio</i> (a), <i>E. bransfordii</i> (b), <i>E. diastema</i> (c) y <i>E. fitzingeri</i> (d) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.	17
Figura 4. Número de observaciones (promedio y error estándar) de <i>E. cerasinus</i> (a), <i>E. mimus</i> (b) y <i>E. talamancae</i> (c) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.	18
Figura 5. Número de observaciones (promedio y error estándar) de <i>Ameiva festiva</i> (a), <i>Norops humilis</i> (b), <i>N. limifrons</i> (c) y <i>Sphenomorphus cherriei</i> (d) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.	19

Lista de Cuadros

	Pag.
Cuadro 1. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio al comparar los dos pares de hábitats.	8
Cuadro 2. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio al comparar las áreas de bosque y de pasto en cada par de hábitats.	8
Cuadro 3. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio entre transectos de áreas de bosque y de pasto en ambos pares de hábitats.	9
Cuadro 4. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija al comparar los dos pares de hábitats.	11
Cuadro 5. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija al comparar las áreas de bosque y de pasto en cada par de hábitats.	11
Cuadro 6. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija entre transectos de áreas de bosque y de pasto en ambos pares de hábitats.	12
Cuadro 7. Número de observaciones (promedio y error estándar) según el par de hábitats en la Estación La Selva, Heredia. Los valores dentro de paréntesis representan el número total de observaciones.	15
Cuadro 8. Número de observaciones (promedio y error estándar) en las áreas de bosque y pasto en la Estación La Selva, Heredia.	16

Efecto de borde en anuros y reptiles de un bosque tropical.

Introducción

Los procesos de fragmentación del bosque provocan la reducción del hábitat y crean pequeños remanentes de vegetación aislados del bosque continuo (Harris 1988, Meffe y Carroll 1997). La reducción del hábitat y el aislamiento contribuyen a la pérdida de la diversidad biológica (Wilcom y Murphy 1985). Algunos de los efectos de la fragmentación ocurren casi inmediatamente después del disturbio, mientras que otros demoran más tiempo (Meffe *et al.* 1997).

La fragmentación del hábitat crea bordes abruptos entre el bosque continuo y las zonas circundantes como bosque secundario y tierras agrícolas (Feinsinger 1994). Estos bordes provocan cambios en las condiciones bióticas y abióticas tanto dentro del bosque como en la matriz alterada (Murcia 1995, Kattan 2002). Los efectos causados dentro del bosque suelen ser más evidentes cerca del borde, razón por la cual han sido denominados “efectos de borde” (Saunders *et al.* 1991). El impacto de los efectos de borde pueden ser variados y dependerán de la forma del borde y tamaño del fragmento. En muchas especies de plantas y animales se pueden detectar impactos hasta 100 m desde el borde, aunque en algunos casos los cambios pueden alcanzar los 400 m (Gascon *et al.* 2000, Kattan 2002, Laurance *et al.* 2002).

Los efectos de borde se manifiestan principalmente como cambios en las condiciones ambientales (ej., temperatura, humedad relativa o luz), en la abundancia y distribución de especies presentes en un hábitat antes del disturbio, y cambios en las interacciones de especies como depredación, parasitismo, competencia, herbivoría, polinización y dispersión de semillas (Yahner 1988, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, Kattan 2002). La creación de bordes de bosque provoca que la humedad del suelo disminuya y que durante el día haya un aumento de la temperatura cerca del borde (Kapos 1989, Kapos *et al.* 1997, Turton y Freiburger 1997). La disminución de la humedad del suelo y el aumento del viento en los

bordes del bosque provocan un aumento en la caída de árboles, mientras que la vegetación del sotobosque se incrementa (Camargo y Kapos 1995, Oosterhoorn y Kappelle 2000). Al parecer, estos cambios tienen efectos negativos en algunas especies de animales, sin embargo no todas las especies de animales responden de la misma forma. Hay especies que son beneficiadas por la creación de estos bordes de bosque (Didham *et al* 1996; Didham 1997; Laurance *et al.* 2002).

Estudios sobre efectos de borde en anfibios son escasos y muchos de éstos se han realizado en zonas templadas. La abundancia de algunas especies de salamandras de bosques templados no cambia con la distancia al borde de bosque, mientras que la abundancia de otras especies de anfibios como *Ambystoma maculatum*, *A. laterale*, *Notophthalmus v. viridescens* y *Rana silvatica*, se ve afectada negativamente hasta los 20-35 m del borde (Demaynadier y Hunter 1998, Gibbs 1988).

Estudios sobre el efecto de borde en poblaciones de anfibios y lagartijas de bosques tropicales son escasos (Laurance y Bierregaard 1997). Algunos estudios no muestran patrones uniformes sobre efectos de borde en anfibios. Pearman (1997) encontró que la riqueza de especies de hylidos aumentaba con la cercanía al borde de bosque, mientras que para el género *Eleutherodactylus* sucedía lo contrario. Algunas especies de *Eleutherodactylus* podrían ser afectadas negativamente, mientras que unas pocas son beneficiadas por la creación de bordes para cultivo (Pearman 1997). Sin embargo, estos efectos no son identificados fácilmente, ya que muchas especies de este género presentan densidades muy bajas (Suárez y Toral 2002, Schlaepfer 1998). El único estudio que ha revisado el efecto de borde en lagartijas tropicales comparó el borde del bosque con las partes centrales de fragmentos de bosque. Se encontró que *Norops polylepis* y *N. woodi* fueron más abundantes en el borde del bosque al final de la época seca (Schlaepfer y Gavin 2001).

Investigaciones que miden el efecto de borde generalmente se realizan únicamente en el borde del lado del bosque, desaprovechando la oportunidad de medir dichos efectos en el borde del área más impactada (Feinsinger 1994). Toral y colaboradores (2002) estudiaron el efecto de borde en anuros dentro del bosque y en las zonas aledañas de cultivo de maíz con

fríjol y pasto. Ellos encontraron que la abundancia de ranas fue mayor dentro del bosque y cambió abruptamente en el límite del bosque y las zonas de cultivo, pero permanecieron constantes hacia el interior del bosque o de la parcela de cultivo.

El objetivo de este estudio fue determinar si la abundancia y distribución de anuros y reptiles de bosque maduro y bosque secundario, en la Estación Biológica La Selva, presentan efectos de borde, y si éstos efectos muestran un gradiente desde el borde hacia el interior del bosque, y desde el borde hacia el interior del ambiente alterado con el que limitan. Basado en la información de historia natural de la especies de anuros y lagartijas (Savage 2002) se esperaría que las especies de anuros y lagartijas que prefieren hábitats primarios serán más sensibles a los bordes de bosque que las especies que se describen con preferencias para hábitats secundarios, por lo que dentro del bosque su abundancia disminuirá más con una mayor cercanía al borde, mientras que dentro de las áreas de pasto estas especies no estarán presentes o sus abundancias serían muy bajas.

Metodología

SITIO DE ESTUDIO:

El estudio se realizó en la Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica (10° 26' N, 83° 59' O) entre abril del 2002 y enero del 2003. La temperatura mensual promedio es de 25.8° C y la precipitación anual es de aproximadamente 4.000 mm. Se encuentra ubicada entre los 60 y 100 m de altitud (Sanford *et al.* 1994). La Selva está en la zona de vida de Bosque Húmedo Tropical. Presenta una estación lluviosa y una seca, aunque la segunda no es muy larga (MacDade y Hartstorn 1994).

Se ubicaron cinco sitios de muestreo en zonas que incluyen bordes entre bosque maduro y pastos arbolados en estado de regeneración, y cinco en bordes de bosque secundario que limitaban con pastos utilizados para ganadería (en los dos casos, los bordes de bosque tenían aproximadamente 20 años de creación). La primera de estas áreas estaba

ubicada entre los Anexos Peje y Sarapiquí (Figura 1). Presenta bosque primario, bosque secundario y pastos abandonados y limita con el Anexo Peje que se caracteriza por poseer vegetación secundaria con plantaciones de árboles, y pastizales arbolados en estado de regeneración. La segunda zona estaba localizada en el Anexo La Guaria ubicado en la orilla izquierda del Río Sarapiquí. Su vegetación es principalmente bosque secundario joven de 1 a 12 años, con algunos parches de pastos abandonados y limita con pastos para ganadería (Figura 1). Las diferencias principales de éstos dos bordes son su edad y su forma, ya que el borde entre bosque maduro con pastos arbolados es gradual con plantas en regeneración, a diferencia del borde entre el bosque secundario de La Guaria y los pastizales para ganado que es un borde abrupto, muy parecido a un muro vegetal.

MUESTREO:

Se establecieron diez parcelas de 330 m de largo por 100 m de ancho, cinco entre bosque maduro y pastos arbolados y cinco entre bosque secundario y pastos para ganadería. En cada parcela se ubicaron siete transectos de 100 m de longitud cada uno, colocados paralelos al borde y paralelos entre sí (Figura 2). Cuatro se colocaron dentro del bosque a 1, 20, 80 y 250 m del borde. Los otros tres transectos se colocaron en el pastizal a 1, 20 y 80 m del borde (Toral *et al.* 2002). La mayoría de los transectos se colocaron dentro de los 100 m adyacentes al borde ya que en anfibios no se ha reportado que el efecto de borde sobrepase esta distancia (Pearman 1997; Demaynadier y Hunter 1998; Toral *et al.* 2002). Por esta razón el transecto ubicado a 250 m dentro del bosque maduro fue utilizado como control.

Durante cada mes se muestreó una parcela por día, para un total de 10 parcelas. Los transectos de cada parcela se recorrieron 2 veces por día, de las 0800 a las 1200 h y de las 1900 a las 2300 h. En cada uno de los transectos se muestreó mediante encuentros visuales, buscando individuos en un volumen de 2 m de ancho y 2 m de altura (Crump y Scott 1994). Para cada individuo observado se anotó la especie, el sexo, si era adulto o juvenil, longitud

hocico ano (LHA), localización en el transecto, y la altura. Los juveniles de los géneros *Agalychnis* e *Hyla* no fueron identificados hasta especie. Los individuos observados no fueron marcados debido a que el número de recapturas suele ser muy bajo (Schlaepfer 1998).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO:

Se analizó como variable de respuesta el número de observaciones por especie por transecto en las parcelas ubicadas en cada par de hábitats (bosque maduro vs. pasto arbolado, bosque secundario vs. pasto para ganadería). Para determinar si existía diferencias entre los dos pares de hábitats se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas, teniendo como medida repetida los diez meses de muestreo. Para estudiar si había diferencia entre las áreas de bosque y las zonas de pasto se anidó el factor área de bosque y área de pasto por cada par de hábitats. Para determinar si existía diferencia entre transectos se anidó el factor transecto dentro de áreas de bosque y áreas de pasto en cada par de hábitats. Debido a la complejidad del ANOVA no se pudo obtener los valores de significancia para cada transecto. Sin embargo, se puede sugerir que algunos transectos fueron más abundantes al observar los promedios de cada transecto. Adicionalmente, en cada par de hábitat se usó un chi cuadrado para analizar si el número total de especies para todo el muestreo varió entre las áreas de bosque (transectos ubicados a 20, 80 y 250 m del borde), el borde (dos transectos ubicados a 1 m del borde) y las áreas de pasto (transectos ubicados a 20 y 80 m del borde).

Clasificación de Savage:

Para cada especie se reestructuró una clasificación a partir de la información encontrada en Savage 2002, indicando en los anexos si la especie se considera de bosque primario, bosque secundario, áreas abiertas, hábitats alterados, borde de bosque, lagunas, ríos o cualquier información que indicara el tipo de hábitats que prefieren (Anexos 1 y 2).

Resultados

Se observaron 4680 anfibios: una especie de salamandra, 32 de anuros; y 637 de reptiles: una especie de caimán, una de tortuga, 14 de lagartijas y 14 de serpientes).

ANFIBIOS

La familia con mayor número de observaciones fue Leptodactylidae con 57.1 %, seguida por Dendrobatidae 34.9 %, Hylidae 4.6 %, Bufonidae 2.1 %, Ranidae 0.5 %, Centrolenidae 0.2 %, Plethodontidae 0.2 % y Microhylidae 0.1 % (Anexo 1). *Dendrobates pumilio* fue la especie más abundante con 1636 observaciones (34.9 %), seguida por *Eleutherodactylus bransfordii* (20.24 %), *E. diastema* (10.32 %), *E. cerasinus* (8.65 %), *E. fitzingeri* (7.63 %), *E. talamancae* (4.12 %), *E. ridens* (2.84 %) y *E. mimus* (1.69 %). En la familia Hylidae *Scinax elaeochroa* fue la especie con más observaciones 2.6 % (Anexo 1).

De las 33 especies de anfibios, 30 estuvieron presentes en bosque maduro y pasto arbolado. En bosque secundario y pasto para ganadería se encontraron 20 (Anexo 1). Como la mayoría de las especies de anfibios tenían un número de observaciones muy bajo, se analizó el efecto de borde solamente para las siete especies más abundantes: *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. fitzingeri*, *E. talamancae* y *E. mimus*. Según la clasificación reestructurada a partir de Savage, *D. pumilio* es de bosque, aunque prefiere bosque secundario. *E. fitzingeri* también es de bosque secundario pero prefiere bordes de bosque, mientras que *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus* son de bosque. *E. talamancae* y *E. mimus* prefieren bosques inalterados (Anexo 1).

REPTILES

La familia Polychrotidae tuvo el mayor número de observaciones con 53.06 %, seguida por Scincidae 21.98 %, Teiidae 9.26 %, Viperidae 7.22 %, Colubridae el 5.02 %, Corytophanidae 1.57 %, Elapidae 0.63 %, Gekkonidae 0.31 %, Crocodylidae 0.16 % y Emydidae 0.16 % (Anexo 2). Las especies con más observaciones fueron cuatro: *Norops*

limifrons (24.96 %), *N. humilis* (23.86 %), *Sphenomorphus cherriei* (21.98 %) y *Ameiva festiva* (9.26 %).

De las 30 especies de reptiles, 24 estuvieron presentes en bosque maduro y pasto arbolado. En bosque secundario y pasto para ganadería se encontraron 22 especies. Para analizar el efecto de borde en reptiles, se utilizaron las cuatro especies más comunes de lagartijas: *Norops humilis*, *N. limifrons*, *Sphenomorphus cherriei* y *Ameiva festiva*. En la clasificación de Savage *A. festiva* es de áreas abiertas en bosque. *N. humilis* prefiere el suelo del bosque. *N. limifrons* se encuentra en sitios alterados y pasto así como en el borde de bosque. *S. cherriei* también está en el borde de bosque y en hábitats inalterados (Anexo 2).

EFFECTO DE BORDE EN ANFIBIOS

El número de especies fue similar en el interior del bosque, el borde y el interior del pasto en los dos pares de hábitats ($X^2 = 0.188$; $P < 0.910$; g.l. = 2). En bosque maduro-pasto arbolado, el bosque presentó 28 especies (transectos a 20, 80 y 250 m del borde), el borde tuvo 22 (transectos a 1 m del borde, tanto en bosque como en pasto arbolado) y el pasto arbolado 16 (transectos a 20 y 80 m del borde). En bosque secundario-pasto para ganadería, el bosque presentó 20 especies (transectos a 20, 80 y 250 m del borde), el borde tuvo 17 (transectos a 1 m del borde, tanto en bosque como en pasto) y el pasto para ganadería 14 (transectos a 20 y 80 m del borde).

ANUROS

Bosque maduro-pasto arbolado vs. Bosque secundario-pasto para ganadería

Dendrobates pumilio fue más abundante en el par de hábitats de bosque secundario-pasto arbolado que en el par de bosque maduro-pasto arbolado (Cuadros 1 y 7), la abundancia de *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. fitzingeri* y *E. diastema* fue similar en los dos pares de hábitats (Cuadros 1 y 7), mientras que *Eleutherodactylus cerasinus*, *E.*

talamancae y *E. mimus* estuvieron exclusivamente en el par de hábitats de bosque maduro-pasto arbolado (Cuadro 7).

Cuadro 1. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio al comparar los dos pares de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Dendrobates pumilio</i>	(F= 15.673; P< 0.001 ; g.l. = 1,56)
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	(F= 1.893; P= 0.174; g.l. = 1,56)
<i>E. diastema</i>	(F= 1.893; P= 0.174; g.l. = 1,56)
<i>E. fitzingeri</i>	(F= 0.285; P= 0.595; g.l. = 1,56)

Áreas de bosque vs. áreas de pasto

Dendrobates pumilio, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, fueron más abundantes en las áreas de bosque que en las de pasto (Cuadros 2 y 8) mientras que la abundancia de *Eleutherodactylus fitzingeri* fue similar (Cuadros 2 y 8). *Eleutherodactylus cerasinus*, *E. talamancae* y *E. mimus* fueron mas abundantes en el bosque maduro que en el pasto arbolado (Cuadro 2 y 8).

Cuadro 2. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio al comparar las áreas de bosque y de pasto en cada par de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Dendrobates pumilio</i>	(F= 9.138; P< 0.001 ; g.l.= 2,56)
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	(F= 51.330; P< 0.001 ; g.l.= 2,56)
<i>E. diastema</i>	(F= 71.337; P< 0.001 ; g.l. = 2,56)
<i>E. fitzingeri</i>	(F= 13.563; P= 0.35; g.l. = 2,56)
<i>E. cerasinus</i>	(F= 48.817; P< 0.001 ; g.l.= 2,61)
<i>E. mimus</i>	(F= 8.901; P< 0.001 ; g.l.= 2,61)
<i>E. talamancae</i>	(F= 10.185; P< 0.001 ; g.l.= 2,61)

Comparación entre transectos

La abundancia de *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema* y *E. fitzingeri* varió en al menos uno de los transectos del bosque o el pastizal, mientras que la abundancia de *E. cerasinus*, *E. talamancae* y *E. mimus* no varió entre transectos (Cuadro 3). Debido a la complejidad del ANOVA no se pudo obtener los valores de significancia para cada transecto. Sin embargo, se puede sugerir que en algunos transectos la abundancia promedio fue mayor que en otros (Figuras 3 y 4).

Cuadro 3. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de anfibio entre transectos de áreas de bosque y de pasto en ambos pares de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Dendrobates pumilio</i>	(F= 5.269; P< 0.001 ; g.l.= 10,56)
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	(F= 0.00; P= 0.043 ; g.l.= 10,56)
<i>E. diastema</i>	(F= 2.511; P= 0.014 ; g.l. = 10,56)
<i>E. fitzingeri</i>	(F= 11.199; P= 0.003 ; g.l. = 10,56)
<i>E. cerasinus</i>	(F= 2.911; P= 0.240 g.l.= 5,61)
<i>E. mimus</i>	(F= 0.469; P= 0.798; g.l.= 5,61)
<i>E. talamancae</i>	(F= 0.583; P= 0.713; g.l.= 5,61)

Aunque no se logró obtener los valores de significancia para cada transecto, se puede sugerir que en algunos transectos la abundancia promedio fue mayor o menor que en otros.

En el par de hábitats bosque maduro-pasto arbolado, la mayor abundancia de *Dendrobates pumilio* y *Eleutherodactylus bransfordii* fue dentro del bosque a 250 m del borde (Figuras 3a y 3b). La abundancia de *Eleutherodactylus diastema*, *E. fitzingeri*, *E. cerasinus*, *E. mimus* y *E. talamancae* fue similar entre los transectos del bosque maduro (Figuras 3c y 3d, 4a-4c). En pasto arbolado la abundancia de *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. fitzingeri*, *E. cerasinus*, *E. mimus* y *E. talamancae* fue disminuyendo con la distancia al borde del bosque (Figuras 3-4)

En el par de hábitats bosque secundario-pasto para ganadería, la abundancia dentro del bosque de *Dendrobates pumilio* fue mayor a 1 m del borde (Figura 3a) mientras que la abundancia de *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema* y *E. fitzingeri* mostró patrones irregulares y diferentes (Figuras 3b, 3c y 3d). En pasto para ganadería *D. pumilio* y *Eleutherodactylus fitzingeri* fueron muy abundantes a 1 m del borde del bosque, pero a 20 y 80 m del borde su abundancia disminuyó drásticamente (Figuras 3a y 3d) la abundancia de *E. bransfordii* y *E. diastema* fue disminuyendo desde el borde del bosque hasta los 80 m del borde (Figuras 3b y 3c).

EFECTO DE BORDE EN REPTILES

El número de especies fue similar en el interior del bosque, el borde y el interior del pasto en los dos pares de hábitats ($X^2 = 1.22$; $P < 0.542$; g.l.= 2). En bosque maduro-pasto arbolado, el bosque presentó 21 especies (los transectos a 20, 80 y 250 m del borde), el borde tuvo 13 (transectos a 1 m del borde, tanto en bosque como en pasto arbolado) y el pasto arbolado 4 (transectos a 20 y 80 m del borde). En bosque secundario-pasto para ganadería, el bosque presentó 17 especies (los transectos a 20, 80 y 250 m del borde), el borde 13 (transectos a 1 m del borde, tanto en bosque como en pasto) y el pasto para ganadería 7 (transectos a 20 y 80 m del borde).

LAGARTIJAS

Bosque maduro-pasto arbolado vs. Bosque secundario-pasto para ganadería

Sphenomorphus cherriei fue mas abundante en el par de hábitats bosque secundario-pasto para ganadería (Cuadros 4 y 7) mientras que la abundancia de *Ameiva festiva*, *Norops humilis* y *N. limifrons* fue similar en los dos pares de hábitats (Cuadros 4 y 7).

Cuadro 4. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija al comparar los dos pares de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Ameiva festiva</i>	(F= 2.715; P= 0.105; g.l.= 1,56)
<i>Norops humilis</i>	(F= 3.133; P= 0.082; g.l.= 1,56)
<i>Norops limifrons</i>	(F= 0.650; P= 0.424; g.l.= 1,56)
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	(F= 50.312; P< 0.001 ; g.l.= 1,56)

Áreas de bosque vs. áreas de pasto

Norops humilis y *N. limifrons* fueron más abundantes en las dos áreas de bosque que en las dos áreas de pasto (Cuadros 5 y 8) mientras que la abundancia de *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* fue similar (Cuadros 5 y 8).

Cuadro 5. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija al comparar las áreas de bosque y de pasto en cada par de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Ameiva festiva</i>	(F= 0.014; P= 0.986; g.l.= 2,56)
<i>Norops humilis</i>	(F= 28.111; P< 0.001 ; g.l.= 2,56)
<i>Norops limifrons</i>	(F= 13.235; P< 0.001 ; g.l.= 2,56)
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	(F= 0.465; P= 0.631; g.l.= 2,56)

Comparación entre transectos

La abundancia de *Norops humilis* y *Sphenomorphus cherriei* varió al menos en uno de los transectos del bosque o el pastizal, mientras que la abundancia de *Ameiva festiva* y *Norops limifrons* no varió entre transectos (Cuadro 6). Debido a lo complejidad del análisis estadístico no se pudo obtener los valores de significancia para cada transecto. Sin embargo,

se puede sugerir que en algunos transectos la abundancia promedio fue mayor que en otros (Figura 4).

Cuadro 6. Nivel de significancia de la abundancia de cada especie de lagartija entre transectos de áreas de bosque y de pasto en ambos pares de hábitats.

Especie	Análisis de Varianza
<i>Ameiva festiva</i>	(F= 1.736; P= 0.095; g.l.= 10,56)
<i>Norops humilis</i>	(F= 2.815; P= 0.007 ; g.l.= 10,56)
<i>Norops limifrons</i>	(F= 1.322; P= 0.242; g.l.= 10,56)
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	(F= 6.579; P< 0.001 ; g.l.= 10,56)

Aunque no se logró obtener los valores de significancia para cada transecto, se puede sugerir que en algunos transectos la abundancia promedio fue mayor o menor que en otros.

En el par de hábitats bosque maduro-pasto arbolado, la abundancia de *Norops humilis* y *N. limifrons* dentro del bosque fue mayor a 250 m del borde (Figuras 5b y 5c). La abundancia de *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* fue similar entre los transectos del bosque (Figuras 5a y 5d). En pasto arbolado la abundancia de *Ameiva festiva*, *Norops humilis*, *N. limifrons* y *Sphenomorphus* disminuyó con la distancia al borde de bosque (Figura 5).

En el par de hábitats bosque secundario-pasto para ganadería, la abundancia dentro del bosque de *Norops humilis* y *Sphenomorphus cherriei* fue aumentando ligeramente desde los 250 m a 1 m del borde (Figuras 5b y 5d), mientras que la abundancia de *Ameiva festiva* y *N. limifrons* mostró patrones irregulares y diferentes (Figuras 5a y 5c). En pasto para ganadería *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* fueron muy abundantes a 1 m del borde del bosque, pero a 20 y 80 m del borde su abundancia disminuyó drásticamente (Figuras 5a y 5d), la abundancia de *Norops humilis* y *N. limifrons* fue disminuyendo el borde del bosque hasta los 80 m del borde (Figuras 5b y 5c).

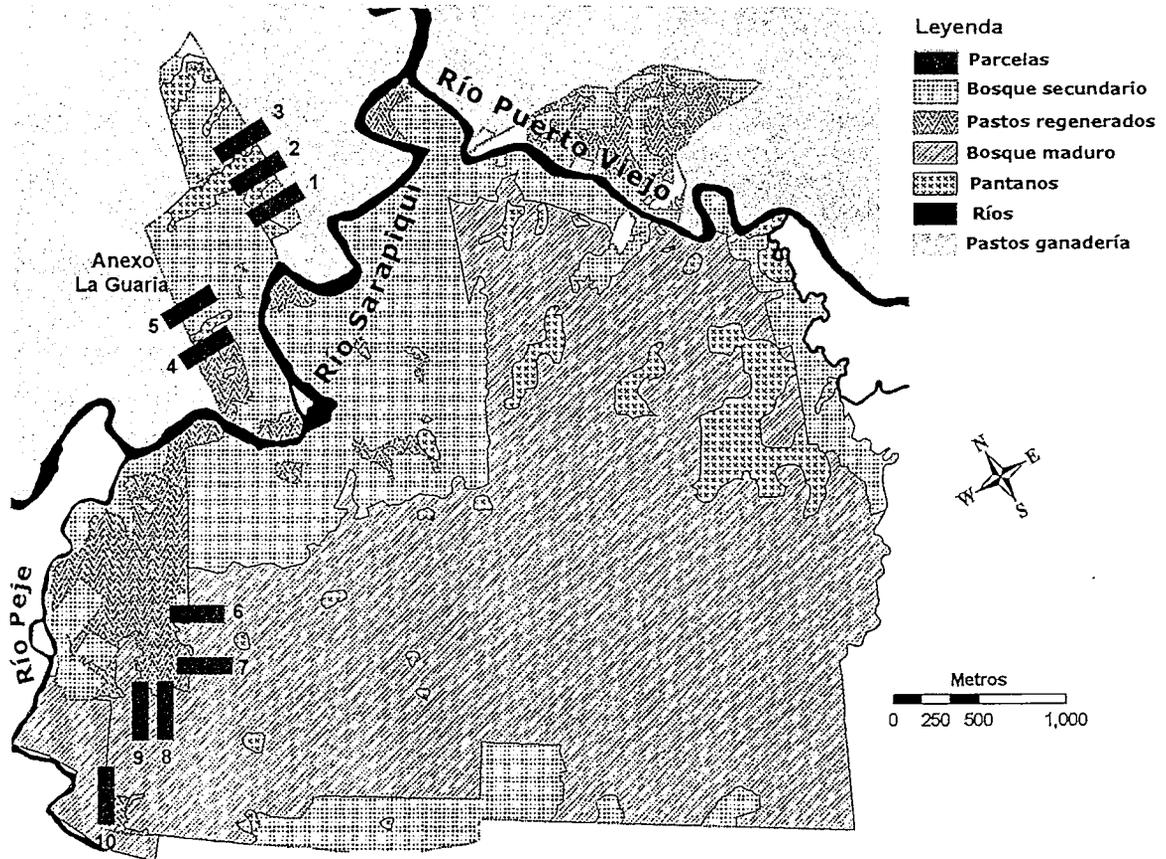


Figura 1. Ubicación de las parcelas de muestreo en la Estación Biológica La Selva, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia (parcelas 1-5: bosque secundario vs. pasto para ganadería, parcelas 6-10: bosque maduro vs. pastos arbolados).

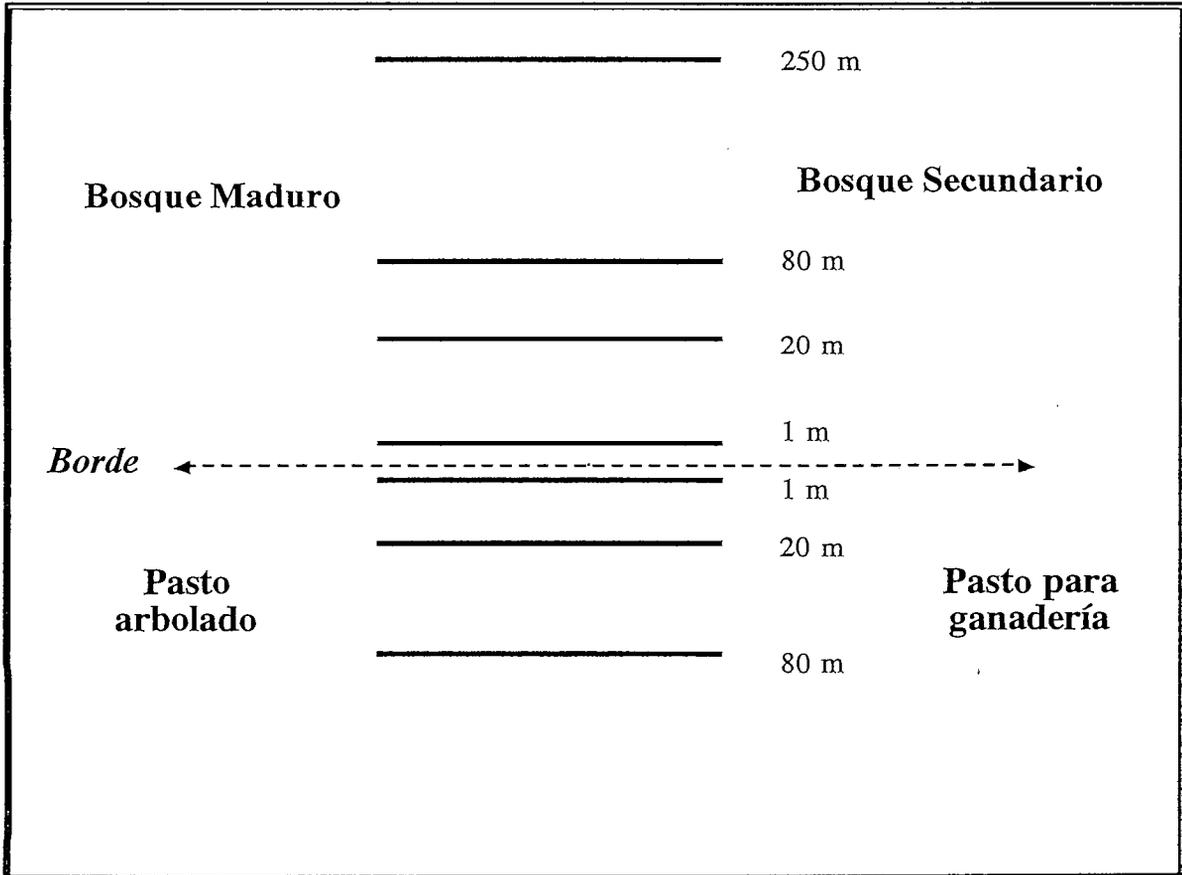


Figura 2. Diseño de la parcela y distribución de los transectos.

Cuadro 7. Número de observaciones de anfibios y reptiles (promedio y error estándar) según el par de hábitats en la Estación La Selva, Heredia. Los valores dentro de paréntesis representan el número total de observaciones.

Especie	Bosque maduro y Pasto arbolado	Bosque secundario y Pasto
Anfibios		
<i>Dendrobates pumilio</i>	1.58± 0.09 (556)	3.08 ± 0.17 (1080)
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	1.34 ± 0.08 (471)	1.36 ± 0.09 (476)
<i>E. diastema</i>	0.61 ± 0.04 (214)	0.76 ± 0.06 (268)
<i>E. fitzingeri</i>	0.49 ± 0.05 (173)	0.52 ± 0.05 (183)
<i>E. cerasinus</i>	1.14 ± 0.08 (395)	(0)
<i>E. mimus</i>	0.22 ± 0.03 (79)	(0)
<i>E. talamancae</i>	0.55 ± 0.1 (192)	(0)
Reptiles		
<i>Ameiva festiva</i>	0.05 ± 0.01 (24)	0.10 ± 0.02 (19)
<i>Norops humilis</i>	0.17 ± 0.02 (61)	0.26 ± 0.03 (91)
<i>N. limifrons</i>	0.24 ± 0.02 (87)	0.20 ± 0.02 (72)
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	0.02 ± 0.009 (8)	0.38 ± 0.03 (80)

Cuadro 8. Número de observaciones de anfibios y reptiles (promedio y error estándar) en las áreas de bosque y pasto en la Estación La Selva, Heredia.

Especie	B. maduro	P. arbolado	B. secundario	Pasto
Anfibios				
<i>Dendrobates pumilio</i>	2.16 ± 0.13	0.82 ± 0.08	3.85 ± 0.21	2.06 ± 0.28
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	2.06 ± 0.11	0.38 ± 0.05	2.17 ± 0.12	0.28 ± 0.06
<i>E. diastema</i>	0.77 ± 0.06	0.40 ± 0.06	1.25 ± 0.10	0.12 ± 0.02
<i>E. fitzingeri</i>	0.71 ± 0.08	0.21 ± 0.04	0.43 ± 0.05	0.64 ± 0.11
<i>E. cerasinus</i>	1.81 ± 0.11	0.26 ± 0.05	(0)	(0)
<i>E. mimus</i>	0.34 ± 0.05	0.06 ± 0.02	(0)	(0)
<i>E. talamancae</i>	0.83 ± 0.08	0.17 ± 0.04	(0)	(0)
Reptiles				
<i>Ameiva festiva</i>	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.10 ± 0.02	0.10 ± 0.03
<i>Norops humilis</i>	0.26 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.42 ± 0.04	0.04 ± 0.02
<i>N. limifrons</i>	0.35 ± 0.04	0.10 ± 0.03	0.28 ± 0.04	0.10 ± 0.03
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.41 ± 0.04	0.34 ± 0.06

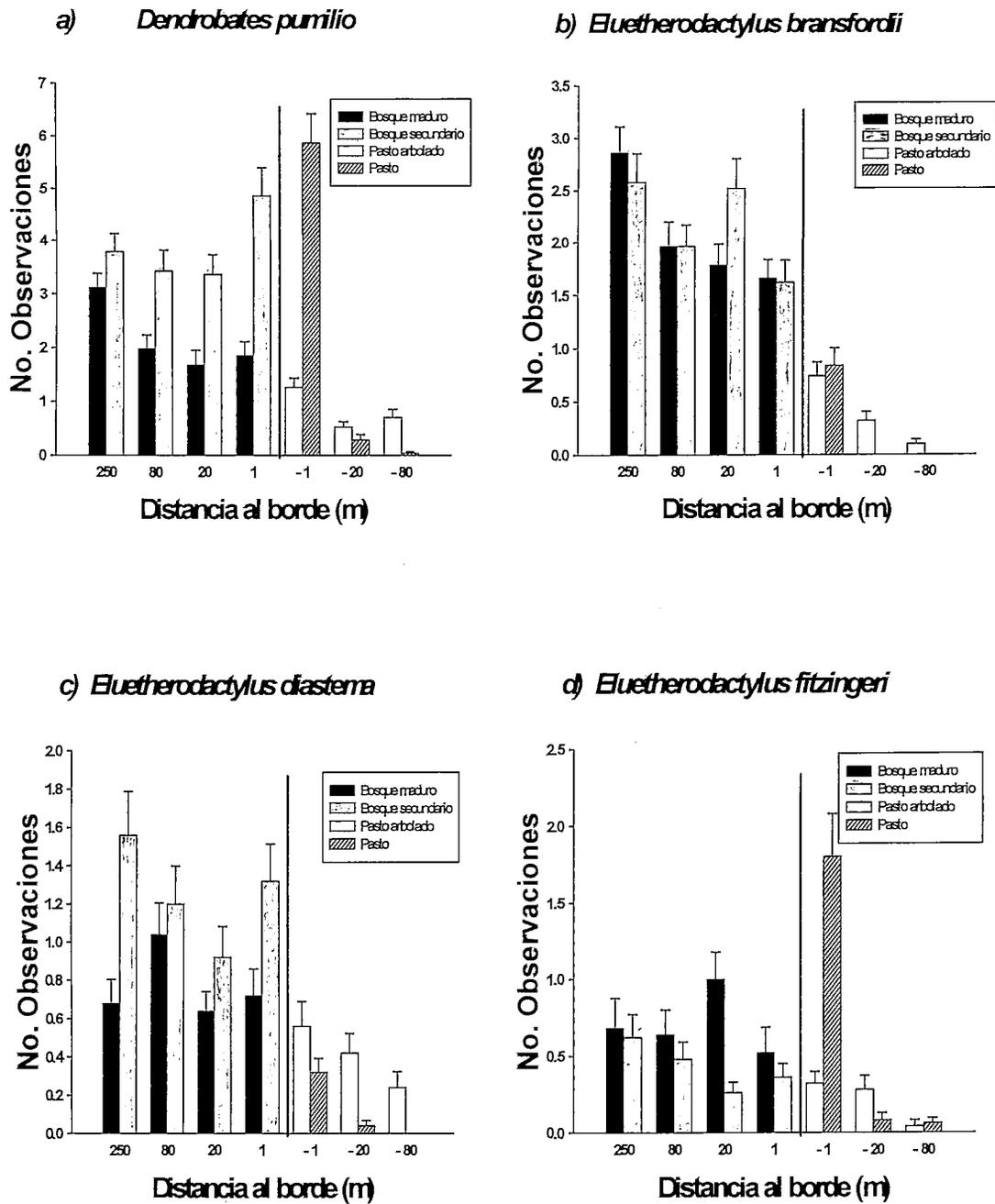


Figura 3. Número de observaciones (promedio y error estándar) de *D. pumilio* (a), *E. bransfordii* (b), *E. diastema* (c) y *E. fitzingeri* (d) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.

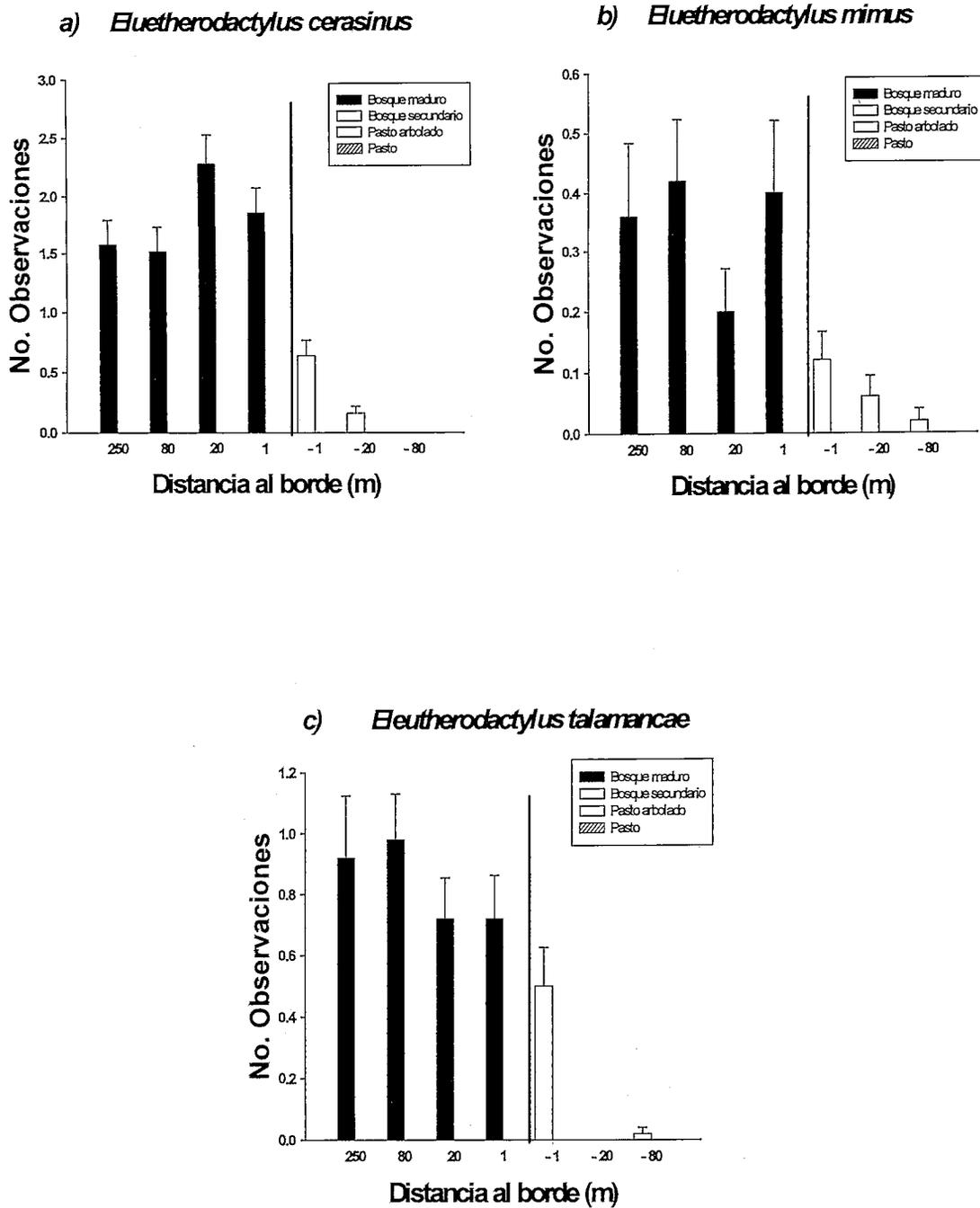


Figura 4. Número de observaciones (promedio y error estándar) de *E. cerasinus* (a), *E. mimus* (b) y *E. talamancae* (c) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.

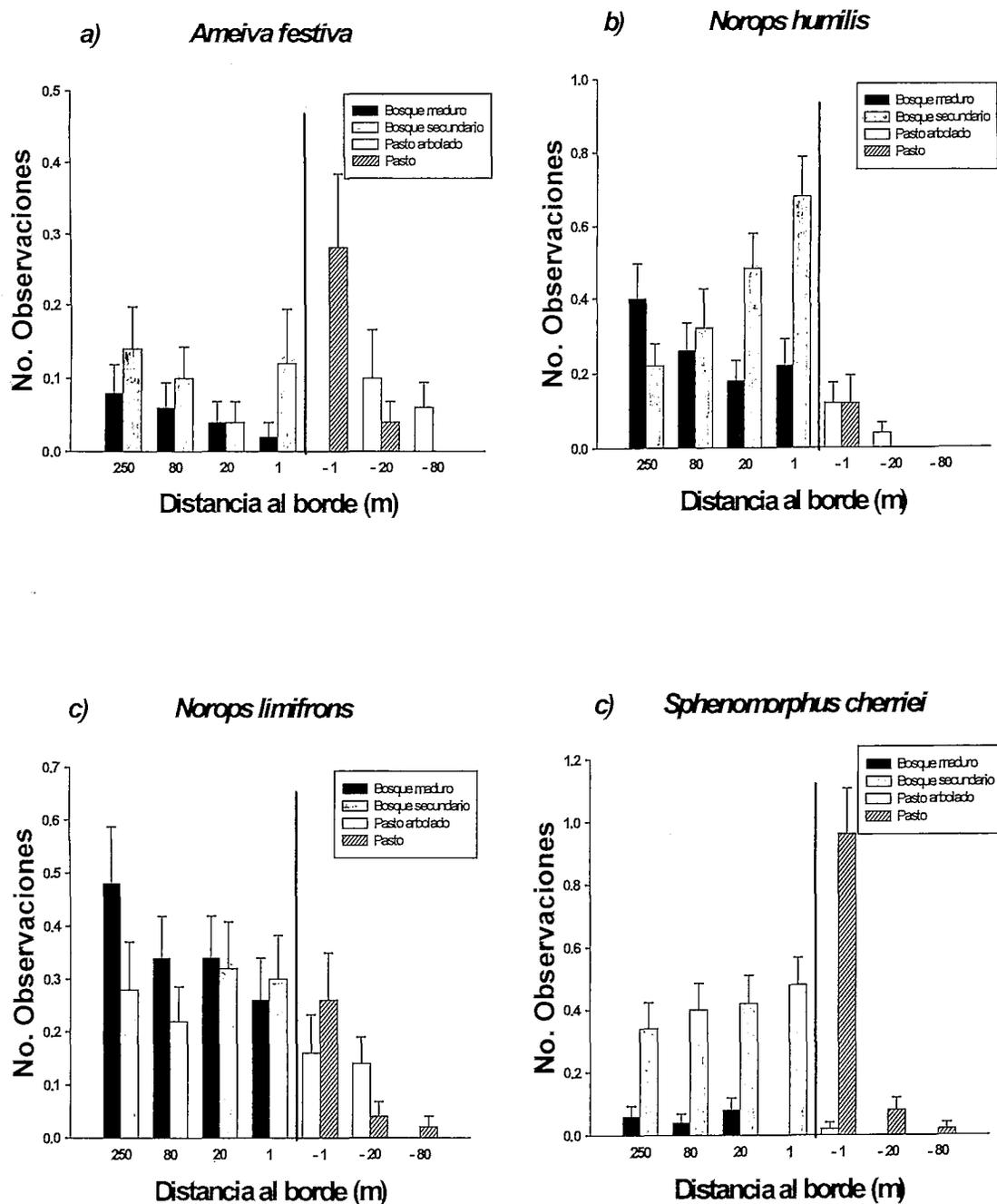


Figura 5. Número de observaciones (promedio y error estándar) de *Ameiva festiva* (a), *Norops humilis* (b), *N. limifrons* (c) y *Sphenomorphus cherriei* (d) a diferentes distancias del borde en bosque maduro-pasto arbolado y en bosque secundario-pastizal para ganadería, Estación La Selva, Heredia.

Discusión

Los resultados sugieren que *Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. mimus*, *E. talamancae*, *Norops humilis* y *N. limifrons* responden negativamente a la creación de zonas alteradas como pastos arbolados y pastos para ganadería (Figuras 3-5). También sugieren que *Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Norops humilis*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* se favorecen en el borde que existe entre bosque secundario y pasto para ganadería (Figuras 3 y 5), mientras que en bosque maduro *D. pumilio*, *E. bransfordii*, *Norops limifrons* y *N. humilis* responden negativamente al borde (Figuras 3 y 5).

Las especies más afectadas por la fragmentación y destrucción del bosque son aquellas especies del bosque maduro pertenecientes a las familias Centrolenidae y Corytophanidae, además de 5 especies del género *Eleutherodactylus* (Anexo 1 y 2). Savage (2002) clasificó estas especies como especies de ríos en bosque maduro, bosque inalterado y de bosque (sin especificar si el bosque es maduro o inalterado). Otros estudios también muestran que la fragmentación y destrucción del hábitat es una de las principales causas de la extinción de anfibios y reptiles (Blaustein y Wake 1995). Por ejemplo, Pearman (1997) sugiere que algunas especies del género *Eleutherodactylus* son afectadas por la fragmentación de bosque. Este estudio reporta por primera vez que especies de Centrolenidae y Corytophanidae podrían verse perjudicadas por la fragmentación y destrucción del hábitat. Savage (2002) menciona que *Corytophanes cristatus* es una especie arborícola y que habita en bosque sin disturbios. Este estudio confirma esta idea al reportar que *C. cristatus* y 4 especies de centrolénidos no estuvieron en áreas de bosque secundario y pastos para ganadería.

Efecto de borde:

En el par de hábitats bosque maduro-pasto arbolado, diferentes especies de anfibios y lagartijas respondieron de forma variable al borde de bosque. En bosque maduro *D.*

pumilio, *E. bransfordii*, *N. humilis* y *N. limifrons* presentaron un efecto de borde negativo, ya que su abundancia disminuyó con la cercanía al borde (Figuras 3 y 5). Este es el primer reporte para anfibios y lagartijas tropicales de un cambio gradual de la abundancia desde los 250 m hasta el borde. Otro estudio reportó que la profundidad del efecto de borde en anfibios de bosques templados es de 25-35 m (Demaynadier y Hunter 1998), mientras que Schlaepfer y Gavin (2001) reportaron que *E. podiciferus*, *E. cruentus*, *N. polylepis* y *N. woodi*, fueron más abundantes en el borde que en el interior de los fragmentos de bosque. En este estudio la respuesta al borde de bosque de *Eleutherodactylus bransfordii*, *N. humilis* y *N. limifrons* apoya la idea inicial de que las especies de anuros y lagartijas que prefieren hábitats primarios serán más sensibles a los bordes de bosque, comparado con las especies que prefieren hábitats alterados (basado en la información de Savage (2002) sobre la historia natural de estas especies). Esto no concuerda con lo reportado por Schlaepfer y Gavin (2001) en donde *N. polylepis* y *N. woodi* fueron más abundantes en el borde que en el interior de los fragmentos de bosque.

Dentro del bosque maduro la abundancia de *Eleutherodactylus cerasinus*, *E. mimus* y *E. talamancae* no disminuyó al acercarse al borde. Según Savage (2002), estas especies prefieren hábitats primarios, por lo que se esperaba que estas tres especies fueran más susceptibles a los bordes de bosque. Al parecer, estas tres especies no se ven afectadas por los bordes de bosque en estado de regeneración. Algo similar encontraron Schlaepfer y Gavin (2001) ya que la abundancia de *E. ridens* y *E. vocator* no varió entre el borde y el interior de los fragmentos de bosque. Otro estudio también mostró resultados similares con *E. leoni*, en un bosque nublado de Ecuador (Toral *et al.* 2002).

En pasto arbolado, la abundancia de las siete especies de anfibios y las cuatro de lagartijas fue disminuyendo conforme aumentaba la distancia al borde, y en la mayoría de los casos el promedio de observaciones a 80 m del borde fue casi nulo (Figuras 3-5). Esto contrasta con los resultados encontrados en otro estudio donde también hubo una drástica disminución de anfibios en pastos y cultivos que limitan con bosque maduro (Toral *et al.* 2002). Laurance *et al.* (2002) sugieren que los pastos son lo menos aptos para ser

recolonizados por especies de flora y fauna. Esta idea es apoyada en este estudio, ya que los individuos observados se encontraban en las zonas con vegetación secundaria y aledañas al borde del bosque o en los parches de bosque muy pequeños dispersos dentro del pasto. A pesar de que hubo muy pocos individuos a 80 m del borde, su presencia allí podría deberse a que estos parches de bosque están facilitando el desplazamiento de individuos desde el bosque maduro hasta esa distancia.

Con respecto al par de hábitats de bosque secundario y pasto para ganadería, la abundancia de *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. fitzingeri*, *Ameiva festiva* y *N. limifrons* en bosque secundario, no mostró ningún patrón con respecto al borde (Figuras 3 y 5). Según la historia natural de estas especies (Savage 2002), se esperaba que *E. bransfordii*, *E. diastema* y *N. limifrons* fueran mas sensibles a los bordes de bosque que *A. festiva* y *E. fitzingeri*. Sin embargo, Lieberman (1986) cree que la distribución de algunas especies de anfibios pueden ser menos predecibles en hábitats alterados y, probablemente, esto sucede con estas especies, porque el Anexo La Guaria es un bosque secundario joven, lo que dificulta que algunas especies se distribuyan de forma más uniforme en el bosque.

Por otro lado, en bosque secundario, para *Dendrobates pumilio*, *N. humilis* y *Sphenomorphus cherriei* sí hubo un efecto de borde positivo, ya que su abundancia aumentó más cerca de éste (Figura 3 y 5). Según Savage (2002), de estas tres especies, solamente *N. humilis* prefiere hábitats boscosos, por lo que sería el primer reporte que sugiere que esta especie se beneficia con los bordes abruptos de bosque secundario, al igual que para *D. pumilio*. En este estudio no se pudo determinar las causas que provocan este aumento, sin embargo mediciones de factores como la cantidad de hojarasca, disponibilidad y abundancia de presas, humedad, temperatura podrían ofrecer alguna explicación. Según Donnelly (1994) la abundancia de *D. pumilio* puede estar limitada por el número de bromelias disponibles en el bosque.

En cuanto al pasto para ganadería, para *Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* hubo un efecto de borde positivo, ya que a 1 m del borde la abundancia aumentó drásticamente. En la literatura se menciona que *E. fitzingeri* *E.*

fitzingeri y *S. cherriei* prefieren bordes de bosque (Savage 2002) sin embargo, esta es la primera vez que se reporta un aumento en su abundancia fuera del bosque. Probablemente para estas tres especies es un sitio favorable ya que en este lugar se encuentran algunos troncos en descomposición, ramas y bromelias caídas, donde pueden encontrar protección y perchas para cortejo (observé a varios *D. pumilio* cantando en perchas). Estudios sugieren que las áreas de pasto para ganadería no favorecen la recolonización de especies de animales y plantas del bosque, ya que son una barrera casi impenetrable para algunas especies (Laurance *et al.* 2002). Por ejemplo, algunas especies de aves insectívoras terrestres no logran cruzar entre fragmentos de bosque separados por 80 m. Este comportamiento podría ser el mismo para algunas especies de anfibios y reptiles, como *D. pumilio*, *E. bransfordii*, *E. diastema*, *E. fitzingeri*, *N. humilis*, *N. limifrons*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei*.

Finalmente, al igual que otros estudios, los resultados sugieren que las especies responden de diferente forma a los bordes de bosque. Mientras que unas se ven afectadas disminuyendo su abundancia cerca del borde (*Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *Norops humilis* y *N. limifrons*), otras parecen beneficiarse (*Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Norops humilis*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei*). Por otro lado, otras no parecen ser afectadas (*E. cerasinus*, *E. mimus* y *E. talamancae*). La respuesta al borde de bosque podría deberse a factores como humedad, temperatura, cantidad de hojarasca, disponibilidad y abundancia de presas, caída de árboles, cambios en la estructura del bosque, entre otros. Estos factores deberían ser medidos para cada una de las especies en particular y así tratar de determinar qué es lo que está provocando respuestas tan diferentes entre especies, tanto de anfibios como de lagartijas.

Posibles medidas de conservación

Probablemente el aspecto más fácil de analizar es la respuesta de la herpetofauna a la fragmentación de bosque, ya que muchas especies de anfibios y reptiles evitan los pastos arbolados y pastos para ganadería, mientras que las pocas especies que sí usan pastos están

en bajas densidades y a distancias cercanas al bosque. Los pastos son hábitats con condiciones muy diferentes a las del bosque, por lo que muchas especies de animales y plantas no logran colonizar estas áreas. En términos de conservación, sería importante que en los pastos arbolados o para ganadería se colocaran franjas de vegetación arbustiva que pueda conectar fragmentos de bosque. De esta forma, estas franjas de vegetación servirían como micro corredores biológicos.

Como se vio anteriormente, la respuesta de los anfibios y reptiles a bordes de bosque es muy variable, por lo que tomar medidas de conservación puede tornarse difícil. Sin embargo, probablemente sea mejor mantener bordes menos abruptos y en estado de regeneración para evitar que los efectos de borde en anfibios y reptiles sean tan drásticos. Con esto se estaría favoreciendo que la herpetofauna del bosque pueda recolonizar zonas alteradas. Los pastos arbolados en estado de regeneración deberían ser manejados para facilitar la recolonización de herpetofauna en estas áreas, reforestando estos pastos y controlando el crecimiento de los pastizales para favorecer el crecimiento de especies arbustivas y leñosas. De esta forma los pastizales arbolados podrían contener un mayor número de especies que recolonicen este hábitat distribuyéndose de manera más uniforme y a distancias mayores.

Los resultados de este estudio sugieren que los efectos de borde en anfibios y reptiles en La Selva pueden persistir hasta por lo menos 20 años después de creado el borde de bosque. Sin embargo, otro estudio menciona que los bordes de bosque y sus efectos tienden a disminuir o estabilizarse luego de 5 años de la creación del borde (Gascon *et al.* 2000). Al parecer esto no sucede con algunas especies de anfibios y lagartijas, ya que la abundancia de algunas especies aumentó o disminuyó dentro del bosque. Sería importante estudiar más a estas especies para tratar de determinar cuales factores podrían provocar estos cambios, ya que de la biología de la mayoría de las especies se conoce muy poco (Savage 2002, Lieberman 1986).

Conclusiones

Las especies más afectadas por la fragmentación y destrucción del bosque son *Centrolenella illex*, *C. prosoblepon*, *Hyalinobatrachium pulveratum* y *H. valerioi* pertenecientes a la familia Centrolenidae, *Eleutherodactylus cerasinus*, *E. talamancae*, *E. mimus*, *E. cruentus* y *E. noblei* de la familia Leptodactylidae y *Corytophanes cristatus* de la familia Corytophanidae, estas 10 especies son de bosque maduro. Este estudio reporta por primera vez que especies de Centrolenidae y *Corytophanes cristatus* (Corytophanidae) podrían verse perjudicadas por la fragmentación y destrucción del hábitat.

El número de especies de anfibios y reptiles fue similar entre los dos pares de hábitats. El interior del bosque tuvo mayor número de especies (transectos a 20, 80 y 250 m del borde), el borde tuvo menor número de especies que el bosque (transectos a 1 m del borde, tanto en bosque como en pasto) y el interior del pasto tuvo el menor número de especies (transectos a 20 y 80 m del borde). Tanto en anfibios como en reptiles menor abundancia se dio dentro de las áreas de pasto en los transectos mas alejados al borde, tanto en el par de hábitats bosque maduro-pasto arbolado, así como en el par de hábitats bosque secundario-pasto para ganadería.

Las especies responden de diferente forma los bordes de bosque. Mientras que unas se ven afectadas disminuyendo su abundancia cerca del borde (*Dendrobates pumilio*, *Eleutherodactylus bransfordii*, *Norops humilis* y *N. limifrons*), otras parecen beneficiarse por el aumento de su abundancia en el borde (*Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Norops humilis*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei*). Por otro lado, otras no parecen ser afectadas ya que su abundancia no varió con la distancia al borde del bosque (*E. cerasinus*, *E. mimus* y *E. talamancae*). La respuesta al borde de bosque podría deberse a factores como humedad, temperatura, cantidad de hojarasca, disponibilidad y abundancia de presas, caída de árboles, cambios en la estructura del bosque, entre otros. Estos factores deberían ser medidos para cada una de las especies en particular y así tratar de determinar qué es lo que

está provocando respuestas tan diferentes entre especies, tanto de anfibios como de lagartijas.

Dendrobates pumilio, *Eleutherodactylus bransfordii*, *E. diastema*, *E. cerasinus*, *E. mimus*, *E. talamancae*, *Norops humilis* y *N. limifrons* responden negativamente a la creación de zonas alteradas como pastos arbolados y pastos para ganadería. También sugieren que *Dendrobates pumilio*, *E. fitzingeri*, *Norops humilis*, *Ameiva festiva* y *Sphenomorphus cherriei* se favorecen en el borde que existe entre bosque secundario y pasto para ganadería, mientras que en bosque maduro *D. pumilio*, *E. bransfordii*, *Norops limifrons* y *N. humilis* responden negativamente al borde. La respuesta de los anfibios y reptiles a la creación de bordes de bosque son muy variables entre especies, entre tipos de borde de bosque por lo que tomar medidas de conservación pueden ser muy difíciles.

Al parecer los efectos de borde en anfibios y reptiles de La Selva pueden persistir hasta por lo menos 20 años de creado el borde de bosque. Sería muy importante estudiar más a fondo estos efectos, ya que con lo poco que se conoce de la biología de las especies de anfibios y reptiles tropicales, no se puede predecir los efectos de borde y los efectos de la fragmentación de bosque en este grupo tan importante y sensible a la alteración del hábitat.

Literatura citada

Blaustein, A. R. y D. B. Wake. 1995. The puzzle of declining amphibian populations.

Science American 272: 52-57.

Camargo, J. L. C. y V. Kapos. 1995. Complex effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology 11: 205-221.

Crump, M. L. 1994. Climate and environment. En: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W.

McDiarmid, L. A. C. Hayec, y S. C. Foster, eds. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. pp. 42-47.

- Crump, M. L., y N. J. Scott Jr. 1994. Visual encounter surveys. En: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayec, y S. C. Foster, eds. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. pp. 84-92.
- deMaynadier, P. G., y M. L. Hunter, Jr. 1998. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. *Conservation Biology* 12:340-352.
- Didham, R. K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central amazonia. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. Eds., Univ. of Chicago Press, Chicago pp. 55-70.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork y A. J. Davis. 1996. Insects in fragment forests: a functional approach. *Tree* 11: 255-260.
- Donnelly, M. A. 1994. Amphibian diversity and natural history. En: *La Selva: ecology and natural history of neotropical rainforest*. The University of Chicago Press. pp.199-209.
- Feinsinger, P. 1994. Habitat Shredding. En: K.J. Meffe y C.R. Carroll (Eds.). *Conservation Biology: theory and applications*. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts. pp. 270-271.
- Gascon, C., C. B. Williamson y G. A. B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
- Gibbs, J. P. 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13: 263-268.
- Harris, L. D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2:330-332.
- Hartshorn, G. S. y B. E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented*

- communities, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (Eds.), Univ. of Chicago Press, Chicago pp. 73-89.
- Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, M. R. Guariguata y G. H. Catan (Eds.), Ediciones LUR, Costa Rica pp. 561-590.
- Kapos, V., 1989. En: Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo y G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environmental and plant responses due to forest fragmentation in central amazonia. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (Eds.), Univ. of Chicago Press, Chicago pp. 33-44.
- Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo y G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environmental and plant responses due to forest fragmentation in central amazonia. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (Eds.), Univ. of Chicago Press, Chicago pp. 33-44.
- Laurance, W. F. y R. O. Bierregaard. 1997. A crisis in the making. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. Eds., Univ. of Chicago Press, Chicago pp. Xi-XV.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618
- Lieberman, S. S. 1986 Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest: La Selva. Costa Rica. *Acta Zool.* 15:1-72.
- MacDade, L. A. y G. S. Hartshorn. 1994. La Selva Biological Estation. En: *La Selva: ecology and natural history of neotropical rainforest*, L. A. MacDade, K. S. Bawa,

- H.A. Hespeneide y G. S. Hartshorn (Eds.). The Univ. of Chicago Press. Chicago pp. 8-14.
- Marsh, D. M. y P. B. Pearman. 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of leptodactylid frog in an andean montane forest. *Conservation Biology* 11:1323-1328.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Segunda Edición. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. pp. 730.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10: 58-62.
- Oosterhoorn, M. y M. Kappelle. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126: 291-307.
- Pearman, P. B. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology* 11: 1211-1225.
- Sanford, R. L., P. Paaby, J. C. Luval y E. Philips. 1994. Climate, geomorphology and aquatic systems. En: *La Selva: ecology and natural history of neotropical rainforest*, L. A. MacDade, K. S. Bawa, H. A. Hespeneide y G. S. Hartshorn (Eds.). The Univ. of Chicago Press. Chicago pp. 19-33.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 11: 18-31.
- Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a Herpetofauna between two continents, between two seas*. The Univ. of Chicago Press. Chicago pp. 934.
- Schlaepfer, M.A. 1998. Edge effects on lizards (*Norops*) and frogs (*Eleutherodactylus*) in Neotropical forest fragments. Tesis de Maestría. Universidad de Cornell. Ithaca.
- Schlaepfer, M. A. y T. A. Gavin. 2001. Edge effects on lizards and frogs in Tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1079-1090.
- Suárez, E., y E. A. Toral. 2003. Heterogeneidad de los efectos de borde en un bosque nublado del Ecuador: implicaciones para el manejo de ecosistemas fragmentados. En:

- de la Torre S. and Reck G. (Eds.). *Ecología y Medio Ambiente en el Ecuador: Memorias del I Congreso Ecuatoriano de Ecología y Ambiente, Ecuador país megadiverso*. CD. Universidad San Francisco de Quito, Quito.
- Toral, E., P. Feisinger y M. L. Crump. 2002. Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conservation Biology* 16: 735-744.
- Turton, S. M., y H. J. Freiburger. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Antherton Tableland, Northeastern Australia. En *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. Eds., Univ. of Chicago Press, Chicago pp. 45-54.
- Wilcom, B. A., y D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.* 125: 879-887.
- Yahner, R. H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333-339.

Anexo I. Número total de observaciones de anfibios según el par de hábitat en la Estación La Selva, Heredia (Bosque Maduro (B. M.), Pasto Arbolado (P. A.), Bosque Secundario (B. S.), Pasto para Ganadería (P. G.)). Clasificación de preferencia de hábitats de las especies, reestructurado a partir de Savage 2002.

TAXA	Clasificación (reestructurado a partir de Savage 2002)	Total		B. M. P. A.		B. S. P. G.	
		No.	%				
CUADATA							
Plethodontidae			0,28				
<i>Bolitoglossa striatula</i>	Bosques variados	13	0,28	0	1	7	5
ANURA							
Bufonidae			2,09				
<i>Bufo melanochlorus</i>	Bosque, ríos.	66	1,41	28	8	13	17
<i>Bufo marinus</i>	Hábitats variados	19	0,41	3	0	1	15
<i>Bufo haematiticus</i>	Bosque. Pozas rocosas	13	0,28	9	0	1	3
Centrolenidae			0,28				
<i>Centrolenella ilex</i>	Bosque en ríos	5	0,11	3	2	0	0
<i>Centrolenella prosoblepon</i>	Bosque en ríos	5	0,11	5	0	0	0
<i>Hyalinobatrachium pulveratum</i>	Bosque en ríos	2	0,04	2	0	0	0
<i>Hyalinobatrachium valerioi</i>	Bosque en ríos	1	0,02	0	1	0	0
Dendrobatidae			34,98				
<i>Dendrobates pumilio</i>	Bosque. Bosque secundario. Cacaotal	1636	34,96	432	124	771	309
<i>Phyllodactylus lugubris</i>	Bosque	1	0,02	1	0	0	0
Hylidae			4,62				
<i>Scinax elaeochroa</i>	Bosques alterados	125	2,67	10	1	86	28
<i>Smilisca puma</i>	Bosques inalterados	21	0,45	7	14	0	0
<i>Scinax boulengeri</i>	Bosque. B. secundario. Pasto. Arbustos	17	0,36	7	2	8	0
<i>Agalychnis</i> sp.**		14	0,30	0	0	8	6
<i>Agalychnis callidryas</i>	Bosque. Hábitats variados	11	0,24	2	0	8	1
<i>Smilisca phaeota</i>	Bosque. B. alterado. Bosque secundario	11	0,24	2	1	4	4
<i>Hyla ebraccata</i>	Bosque en pozas. Zonas alteradas	7	0,15	0	3	1	3
<i>Agalychnis saltator</i>	Bosques inalterados	6	0,13	3	0	3	0
<i>Hyla rufitela</i>	Bosque en agua.	3	0,06	1	0	2	0
<i>Hyla</i> sp.**		1	0,02	0	0	1	0
Leptodactylidae			57,14				
<i>Eleutherodactylus bransfordii</i>	Bosque	947	20,24	413	58	434	42
<i>Eleutherodactylus diastema</i>	Bosque	483	10,32	154	61	250	18
<i>Eleutherodactylus cerasinus</i>	Bosque	405	8,65	363	42	0	0
<i>Eleutherodactylus fitzingeri</i>	Bosque. B. alterado. Borde de bosque	357	7,63	142	32	86	97
<i>Eleutherodactylus italamancae</i>	Bosques inalterados	193	4,12	167	26	0	0
<i>Eleutherodactylus ridens</i>	Bosque	133	2,84	72	23	35	3
<i>Eleutherodactylus mimus</i>	Bosques inalterados	79	1,69	69	10	0	0
<i>Leptodactylus poecilochilus</i>	Bosques alterados	38	0,81	1	0	3	34
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	Hábitats variados	15	0,32	4	1	8	2
<i>Eleutherodactylus noblei</i>	Bosque primario. Borde de bosque	10	0,21	7	3	0	0
<i>Eleutherodactylus cruentus</i>	Bosque	8	0,17	7	1	0	0
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Áreas abiertas en pozas	6	0,13	0	0	1	5
Microhylidae			0,06				
<i>Gastrophryne pictiventris</i>	Bosques inalterados	3	0,06	3	0	0	0
Ranidae			0,56				
<i>Rana vaillanti</i>	Aguas lénticas	23	0,49	1	3	9	10
<i>Rana warszewitschii</i>	Bosque en ríos, agua	3	0,06	3	0	0	0
TOTAL		4680	100	1921	417	1740	602

Anexo 2. Número total de observaciones de reptiles según el par de hábitat en la Estación La Selva, Heredia (Bosque Maduro (B. M.), Pasto Arbolado (P. A.), Bosque Secundario (B. S.), Pasto para Ganadería (P.G.)). Clasificación de preferencia de hábitats de las especies, reestructurado a partir de Savage 2002.

TAXA	Clasificación (reestructurado a partir de Savage 2002)	Total		B. M. P. A.		B. S. P. G.	
		No.	%				
CROCODILLA							
Crocodylidae			0.16				
<i>Caiman crocodilus</i>	Hábitats variados	1	0.16	0	1	0	0
TESTUDINATA							
Emydidae			0.16				
<i>Rhynoclemmys annulata</i>	Bosque relativamente inalterado	1	0.16	1	0	0	0
SAURIA							
Gekkonidea			0.31				
<i>Lepidoblepharis xanthostigma</i>	Bosques variados	1	0.16	0	1	0	0
<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>	Bosque. Cerca de áreas habitadas	1	0.16	1	0	0	0
Corytophanidae			1.57				
<i>Corytophanes cristatus</i>	Bosques inalterados	9	1.41	8	1	0	0
<i>Basiliscus vittatus</i>	Pastos. Bosque alterado. Áreas abiertas	1	0.16	0	0	0	1
Polychrotidae			53.06				
<i>Norops limifrons</i>	Sitios alterados. Borde de bosque. Pastos	159	24.96	71	16	56	16
<i>Norops humilis</i>	Bosque en suelo	152	23.86	53	8	85	6
<i>Norops capito</i>	Bosque relativamente inalterado	12	1.88	9	2	1	0
<i>Norops oxyllophus</i>	Bosque cerca de ríos	7	1.10	3	1	3	0
<i>Norops carpenteri</i>	Bosque relativamente inalterado	3	0.47	1	0	2	0
<i>Norops lemurinus</i>	Bosque	3	0.47	2	1	0	0
<i>Norops biporcatus</i>	Bosque relativamente inalterado	2	0.31	0	0	2	0
Teiidae			9.26				
<i>Ameiva festiva</i>	Bosque. Áreas abiertas	59	9.26	14	13	14	16
Xantusiidae			0.63				
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	Bosque inalterado	4	0.63	0	0	0	4
Scincidae			21.98				
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	Borde de bosque. Hábitats inalterados	140	21.98	7	1	80	52
SERPENTES							
Colubridae			5.02				
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	Bosques variados	8	1.26	0	0	1	0
<i>Imantodes cenchoa</i>	Áreas boscosas y de crecimiento secun.	7	1.10	2	0	4	1
<i>Sibon annulatus</i>	Bosque relativamente inalterado	3	0.47	2	0	1	0
<i>Mastigodryas melanolomus</i>	Bosque y áreas alteradas	3	0.47	1	1	1	0
<i>Sibon nebulatus</i>	Bosque relativ. inalterado. Bosque secun.	3	0.47	0	0	1	2
<i>Oxyrhopus petola</i>	Bosque	2	0.31	0	1	1	0
<i>Clelia clelia</i>	Sitios alterados. Bosque secundario	2	0.31	0	0	2	0
<i>Dendrophidion vinitor</i>	Bosque inalterado. Remanentes de bosque	2	0.31	1	0	1	0
<i>Imantodes inornatus</i>	Bosque inalterado	1	0.16	0	0	1	0
<i>Nothopsis rugosus</i>	Bosque inalterado	1	0.16	1	0	0	0
Elapidae			0.63				
<i>Micrurus nigrucinctus</i>	Bosque y áreas abiertas	4	0.63	2	0	0	2
Viperidae			7.22				
<i>Bothrops asper</i>	Bosque. Áreas abiertas o alteradas	22	3.45	3	0	8	11
<i>Porthidium nasutum</i>	Bosque y áreas alteradas	22	3.45	16	2	4	0
<i>Lachesis stenophrys</i>	Bosque inalterado	2	0.31	2	0	0	0
TOTAL		637	100	204	49	273	111