

**CANADIAN ORGANIZATION FOR TROPICAL EDUCATION  
AND RAINFOREST CONSERVATION**

P.O. Box 335 • Pickering, Ontario • L1V 2R6 Tel: (905) 831-8809 Fax: 905-831-4203 Email:  
[research@coterc.org](mailto:research@coterc.org) • Charitable Number 890096183 RR001

**Estación Biológica Caño Palma** — Tfn.: (506) 2709 8052

Caño Palma, 14 Enero 2016

“Uso de microhábitats por la ranita roja venenosa (*Oophaga plumilio*) en relación al fitness individual. Evaluación de la densidad poblacional en Caño Palma (Tortuguero, Costa Rica).”

**Reporte Final**

Luis M. Díaz- Coordinador científico

**Introducción**

El comportamiento territorial en los animales se desarrolla cuando los beneficios de la defensa del territorio son mayores que los costes sobre el fitness (Carpenter & McMillen, 1976). Éste fitness puede mejorar mediante el acceso a recursos limitados como la comida, el refugio o privilegiados lugares de llamada o de apareamiento (Pröhl, 2005). Incluso en un hábitat rico como puede ser el bosque lluvioso tropical donde la comida, el refugio y los lugares de apareamiento son abundantes (Pröhl, 2005), la elección del territorio puede influir en el fitness individual. La distribución espacial y temporal de los recursos limitantes pueden tener una influencia primordial en el fitness (Wells, 1977).

Es sabido que los machos y las hembras usan de forma diferente los microhábitats debido a requerimientos específicos de género (Townsend, 1989; Resetaritis & Wilbur, 1991; Pröhl, 2002). Los machos de los anuros presentan dos actividades reproductivas cruciales, la llamada y la anidación (Pröhl, 2002). La crianza y la llamada presentan un equilibrio entre el fitness vía éxito de las crías y fitness vía éxito de reproducción para los propios machos (Townsend, 1989). Los territorios que incluyen lugares elevados de llamada, así como un lugar de anidación bien protegido pueden ser un factor limitante en los ecosistemas forestales (Townsend, 1989). Por otro lado, para las hembras el recurso limitante sería una alta abundancia de lugares donde criar a los renacuajos (Resetaritis & Wilbur, 1991; Pröhl, 2002).

El fitness, como concepto central de la biología y la ecología está determinado por la supervivencia y reproducción de un individuo (McGraw *et al.*, 1996). En todos los vertebrados las diferencias en el fitness a menudo se corresponden con diferencias en la calidad fenotípica, sugiriendo que individuos más grandes tienen un mayor fitness (Gaillard *et al.*, 2000). Adicionalmente, en anuros, el tiempo y el tamaño en la metamorfosis está principalmente relacionado con el fitness de los adultos (Semlitsch, 1988).

Para poder relacionar el uso de microhábitats, y por tanto el uso de recursos limitantes, de anuros en un bosque húmedo tropical con el fitness individual se ha elegido estudiar la ranita roja venenosa (*Oophaga plumilio*). Esta especie pertenece a la familia Dendrobatidae, las ranas dardo venenosas (Amphibiaweb, 2014). *O. plumilio* es una rana de hojarasca que puede ser encontrada en el suelo de la selva y en ramas bajas o vegetación arbustiva en América Central (Savage, 2002; Whitefield & Pierce, 2005; Whitefield *et al.*, 2007). Es una especie abundante a lo largo de su rango pero, como en todos los anfibios, se ha detectado un declive en sus poblaciones en los últimos años (Solís *et al.*, 2010). Los machos muestran un fuerte comportamiento territorial (Pröhl, 2005; Staudt *et al.*, 2010). El núcleo de su territorio, el cual está entre 1–4m<sup>2</sup> (Staudt *et al.*, 2010; Rudh *et al.*, 2012), es defendido mediante llamadas y, en menor medida, mediante combate físico (Pröhl, 1997; Pröhl & Hödl, 1999). Debido a su abundancia y a su fuerte comportamiento territorial, lo que indica preferencias de microhábitats, esta especie es idónea para este estudio.

Según Narins & Capranica (1976), los lugares de llamada de los machos están mayormente elevados y relativamente libres de cobertura vegetal a su alrededor para una mejor propagación del sonido. Los lugares de anidación sin embargo pueden encontrarse en lugares bien cerrados para proteger los huevos de la depredación y el clima (Townsend, 1989). Es conocido que los machos de ésta especie prefieren territorios con lugares elevados, como madera muerta, ramas o los contrafuertes de los árboles, que puedan ser usados como lugares de llamada (Whitefield & Pierce, 2005; Staudt *et al.*, 2010) y lugares con una alta abundancia de hembras, las cuales han sido definidas como “recurso reproductivo” por Pröhl (2002). Por su parte, las hembras muestran preferencias por hábitats con una alta abundancia de lugares para la ovoposición, lugares para la crianza de los renacuajos (bromelias o plantas de banano) y una alta abundancia de parejas (Resetaris & Wilbur, 1991; Pröhl, 2002). De acuerdo con Donnelly (1989) and Pröhl (2002) los lugares para la crianza de renacuajos sería el recurso limitante para las hembras de *O. plumilio* y Pröhl asume que éste es el factor que determina el tamaño de sus territorios.

El presente estudio trata de investigar si el uso de los microhábitats y, por tanto el uso de recursos limitantes, en una especie de anuros tiene influencia en el fitness individual y si los requisitos específicos de género determinan este uso de microhábitats. Se espera que la elección de un territorio y, por tanto la elección de un microhábitat, tenga una influencia en el fitness general de los individuos (Pröhl, 2002). De acuerdo con Murray (2003), la selección de microhábitats adecuados es un componente importante del fitness de los anuros.

El fitness individual será definido como las medidas de la condición corporal, incluyendo la longitud desde el hocico a la cloaca y el peso. Estas medidas de la condición corporal han sido usadas en diferentes estudios ecológicos y etológicos para calcular un índice para el fitness individual (Jacob *et al.*, 1996; Dziminski *et al.*, 2009).

Éste estudio se centrará en las siguientes cuestiones: ¿Hasta qué punto influye el uso de microhábitats en el fitness individual de los ejemplares de *O. plumilio*? ¿Existen diferencias específicas? ¿Cuáles son estas? ¿Qué microhábitats albergan los ejemplares con mayor fitness?

Por otro lado, se pretende realizar una estima poblacional de los ejemplares que se encuentran habitando los alrededores de la Estación Biológica Caño Palma (Tortuguero, Costa Rica). Como ya hemos dicho anteriormente, todas las especies de anfibios se encuentran en declive a nivel mundial y, entre ellas se encuentra *O. plumilio* (Solís *et al.*, 2010). Es por lo tanto necesario conocer el estado de la población, así como establecer las bases para un estudio a largo plazo que pueda monitorear los cambios demográficos de la misma a lo largo del tiempo.

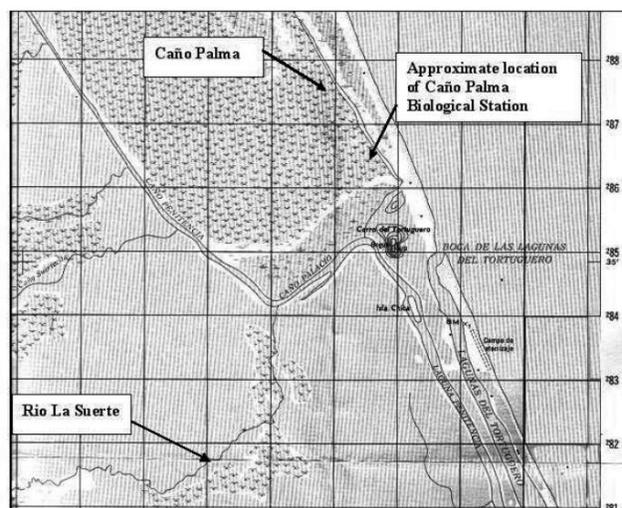
## Métodos

### - Área de estudio

El presente estudio se sitúa en un bosque lluvioso de tierras bajas tropicales en la costa caribeña de Costa Rica, cerca de la Estación Biológica Caño Palma, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Barra del Colorado. Dicha estación está regentada por COTERC (Canadian Organization for Tropical Education and Rainforest Conservation) y cubre un total de 40ha. Presenta unas temperaturas diarias de entre 23–32°C, con una temperatura media de 26°C, y una humedad que oscila entre el 60–95% (Lewis *et al.*, 2010). La región de Tortuguero es una antigua llanura de inundación sin estacionalidad que puede ser dividida en 11 regiones ecológicas como selva alta, comunidades herbáceas pantanosas, bajas llanuras de inundación aluviales, colinas volcánicas, arroyos, ciénagas de palmeras, playas, selva mixta y canales de aguas negras (Snarr, 2010).

### - Especie de estudio

La ranita roja venenosa (*O. plumilio*) es una rana de hojarasca la cual es a menudo encontrada en el suelo de la selva y en ramas bajas o vegetación arbustiva (Savage, 2002; Whitefield & Pierce, 2005; Whitefield *et al.*, 2007). Los huevos son depositados bajo hojas muertas y el macho los



**Figura 1:** Localización de la Estación Biológica Caño Palma y alrededores (Lewis *et al.*, 2010).

mantiene diariamente húmedos. Una vez que los renacuajos han eclosionado, la hembra los transporta uno por uno en su espalda hasta pequeños cuerpos de agua en bromelias u otro tipo de vegetación, como plantas de banano, que funcionan como lugares de crianza para los renacuajos donde cada uno de ellos tiene su pequeño lugar de desarrollo (Pröhl, 2002). *O. plumilio* es una pequeña rana (17–24mm) (Savage, 2002) con una coloración brillante que incluye principalmente una espalda roja o naranja brillante, unos pequeños puntos negros, unas patas traseras negras o azules oscuras y un vientre rojo (Universidad de Michigan, 2014). Presentan un peso medio de 0.93g (Pröhl, 1999). Como todas las ranas dardo venenosas, su piel contiene una toxina alcaloide (Saporito, 2007) la cual asimilan a través de la ingesta de comida (Staudt *et al.*, 2010). De acuerdo con Lawrence (2011) la densidad de *O. plumilio* puede variar mucho entre poblaciones o hábitats, mostrando un incremento en la densidad cuando se añaden lugares de cría mientras que no muestra ningún efecto la adición de hojarasca.

#### - Muestreos

Para muestrear ranas de hojarasca, como la ranita roja venenosa, frecuentemente se usan parcelas de hojarasca. Marsh *et al.* (2010) establecen que pequeñas parcelas, de menos de 2m<sup>2</sup>, se muestrean más cuidadosamente y presentan una mayor probabilidad de encontrar individuos. En este estudio se establecerán transectos de 25m en un bosque secundario cercano a la estación. Cada individuo encontrado al menos a 5m del último punto de muestreo será medido. El lugar exacto de la captura será marcado y se establecerá como el centro de una parcela de 1m<sup>2</sup> para estudiar el microhábitat. Se estima que el núcleo del territorio de *O. plumilio* está entre 1–4 m<sup>2</sup> (Staudt *et al.*, 2010; Rudh *et al.*, 2012). Eligiendo un tamaño de parcela de 1m<sup>2</sup> para el análisis del microhábitat las oportunidades de medir el núcleo del territorio, y por tanto el área con una mayor influencia sobre el fitness individual, son mayores. Incluyendo sólo individuos encontrados al menos a 5m de distancia desde la última parcela muestreada evita la doble medición. Los transectos empezarán en un sendero de la selva, que tiene una longitud de 1640m, y lo abandonarán en un ángulo de 90° cada 20m para recorrer 25m internándose en la selva. Además, el propio sendero será dividido en transectos de 25m. En total, habrá 82 senderos en la selva y 67 transectos en el sendero. Debido al pico en las actividades de cortejo entre las 7:00–12:00h donde los machos se sitúan en sus lugares de llamada más elevados (Pröhl, 2002), los muestreos tendrán lugar tanto en este pico como fuera de el para cubrir todas las posibles circunstancias.

De acuerdo con Pröhl (1999) y Richards-Zawacki & Cummings (2010) el sexo de los ejemplares puede ser establecido porque las hembras presentan una garganta roja, mientras que en los machos es negra o gris. Sin embargo, otras referencias indican que no existe dimorfismo sexual en la coloración o en diferencias de tamaño en *O. plumilio* (Amphibiaweb, 2014). Otro método usado para distinguir machos y hembras es el ratio entre el segundo y el cuarto dedo (2D:4D). Este es un dimorfismo sexual bien conocido y documentado en muchas especies de vertebrados

(Chang, 2008). De acuerdo con Chang (2008), en *O. plumilio* este ratio 2D:4D en las patas traseras de los machos es mayor que en las hembras. Por otro lado, los individuos que se encuentran cantando pueden ser identificados directamente como machos. En el presente estudio ambas características, el color de la garganta y el ratio 2D:4D serán registrados para cada individuo.

#### ▪ *Microhábitats*

Las diferencias en los microhábitats de las ranas dependen, fundamentalmente, del tipo de sustrato, altura sobre el suelo, humedad y luz (Townsend, 1989; Whitefield & Pierce, 2005). En un estudio sobre hábitat de cría y elección de microhábitat en una especie del género *Scinax*, Eterivick & Ferreira (2008) categorizaron diferentes características de los microhábitats que fueron posteriormente combinadas para indicar un microhábitat idóneo.

En este estudio, las siguientes características de los microhábitats serán medidas:

- Tipo de sustrato en el que la rana ha sido encontrada (por ejemplo en hojas verdes o marrones anexas a un árbol/matorral, hojarasca, piedras, ramas...).
- Altura sobre el suelo.
- Humedad, medida justo sobre el lugar donde se ha encontrado la rana.
- Temperatura, medida justo sobre el lugar donde se ha encontrado la rana.
- Presencia de posibles lugares de ovoposición y de cría de renacuajos en la parcela.
- Presencia de posibles lugares de llamada en la parcela.
- Exposición al sol.
- Porcentaje de sol/sombra en la parcela.
- Porcentaje de sustrato seco/húmedo en la parcela.

#### ▪ *Toma de biometrías*

En los anuros, el tiempo y el tamaño en la metamorfosis está principalmente relacionado con el fitness adulto (Semlitsch, 1988). Debido a que este estudio se centra en el fitness de los adultos y en el uso de microhábitats, el fitness individual será definido como la condición corporal de los individuos. Esta condición corporal viene definida por diferentes medidas biométricas, como la longitud desde el hocico a la cloaca y el peso. Para cada individuo se calculará un Índice de Condición Corporal, siguiendo la fórmula:

$$ICC = M [L_0/L]^R$$

En esta fórmula **M** es la masa, **L** la longitud entre el hocico y la cloaca, ambos para un individuo dado; **L<sub>0</sub>** es la media aritmética de la población en la longitud entre el hocico y la cloaca y **R** es el componente escalar, equivalente al valor de la regresión de **M** y **L** para el conjunto de la población (Michaels *et al.*, 2014).

Esta medida de la condición corporal se ha demostrado precisa para representar la condición corporal y las reservas energéticas en anfibios (Jacob *et al.*, 1996; Dziminski *et al.*, 2009; McCracken & Stebbings, 2012; Michaels *et al.*, 2014).

Para cada individuo, por tanto, el fitness individual puede ser simplemente asegurado midiendo la longitud entre el hocico y la cloaca y el peso. Antes de pesarlas, las ranas deben ser secadas superficialmente y se debe asegurar que la vejiga esta vacía, para evitar un peso adicional debido al agua.

#### - Análisis de los datos

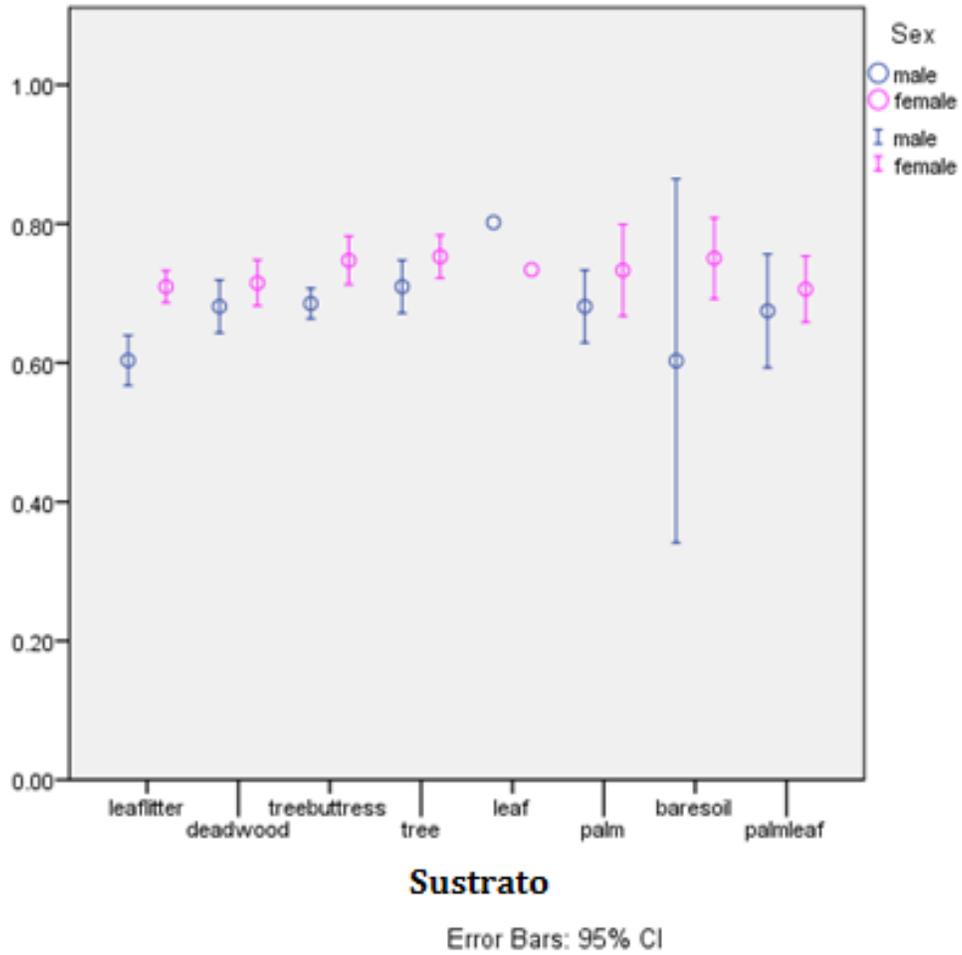
Los datos serán recogidos en un archivo de Excel y analizados usando el programa SPSS Statistics una vez que la recolección haya terminado. El ICC será usado como una variable dependiente en un análisis de modelo general lineal. Las variables de los microhábitats serán usadas como variables independientes en este análisis.

Por otro lado, se utilizara el método de conteo Royle para estimar la población de *O. plumilio* en la zona. Estos datos se analizarán mediante el software PRESENCE.

### **Resultados**

Las variables encontradas muestran que hay una significancia asociada con la medida de la condición física individual como índice de condición corporal que fueron presencia de sitios de llamada ( $d=10.287$ ;  $Sig=0,001$ ), el sustrato del individuo fue encontrado en ( $d=2.157$ ;  $Sig=0,031$ ), precipitación ( $d=9.511$ ;  $Sig=0,002$ ) y el género de los individuos ( $d=39.029$ ;  $Sig=0,00$ ). Dentro del modelo de líneas generales usado para analizar la relación entre las variables, las variables significativas nombradas explican que el 21% de las diferencias encontradas en condiciones física. Además, una relación significativa ( $X(1)=20,75$ ,  $p= 0,08$ ) entre el sexo y el tipo de sustrato fue encontrada. Figura 3 muestra la relación entre el tipo de sustrato y la media del índice corporal de machos y hembras. Machos muestran un fuerte pico de condición física en el sustrato “hojas”, (media 0.8), mientras que para las hembras el índice de condición física muestra el máximo valor para el sustrato tipo “palmera” (media 0,76) y suelo descubierto (media 0,75). Incluso aunque los machos muestren un fuerte pico en la condición física en un tipo de muestra, la media global de la actividad física es mayor en hembras (condición corporal media  $0,72 \pm 0,09$ ) que los machos (condición corporal media  $0,67 \pm 0,08$ ).

### Indice de condicion corporal en un tipo de sustrato



**Figura 3:** Esta figura muestra la relación entre el tipo de sustrato y la media de condición física de machos y hembras.

## **Discusión:**

Este estudio se centraba en qué relación había entre las características de microhábitat y condición corporal individual de *O.pumilio* y que tipo de condición corporal en machos y en hembras difieren del sustrato dentro de la población de *O.pumilio* en la selva baja Neotropical en Costa Rica.

Desde que se ha podido comprobar que *O.pumilio* es una especie que utiliza un sistema de apareamiento basado en los recursos, este estudio se centró principalmente en los rasgos de los microhábitats. Que son relacionados con la reproducción porque se espera que sean los factores limitantes para la condición física individual.

El modelo linear general representa la relación entre las variables encontradas por la presencia de llamada en los territorios, la precipitación, sustrato y género que tiene una influencia significativa en la condición corporal de *O.pumilio*.

La presencia de llamada en los territorios donde se encuentra *O.pumilio* representa un crucial elemento para cada macho. Esta variable está altamente relacionada con los recursos basados en el sistema de apareamiento del estudio de las especies. Por lo que resultados de este estudio subrayan el hecho de que los individuos más aptos tienen un sitio de llamada y por tanto pueden atraer a más compañeros.

Así como la presencia del sitio de llamada es un rasgo de microhábitats conectado al sistema de apareamiento de esta especie también lo es para el uso de sustrato. Según Nowakowsky *et al.* (2013), *O.pumilio* usa diferentes cantidades de energía para moverse sobre diferentes sustratos. Estos descubrimientos dan una posible explicación de la correlación significativa entre usos de sustratos y condición corporal que ha sido encontrada en este estudio. Además, las diferencias específicas de género en relación con los usos del sustrato y de condición corporal pueden explicarse con los recursos basados en el sistema de apareamiento de *O.pumilio*. Las hembras se mueven largas distancias buscando machos mientras que los machos protegen sus territorios más agresivamente y gastan tiempo y energía de llamada por los compañeros (Pröhl and Hödl, 1999, 2002). Schulte and Lötters (2013) los estados de variabilidad de precipitación y humedad en general son factores importantes para sucesos reproductivos en muchos anuros especialmente porque *Dendrobatidae* depende críticamente del agua especialmente de pequeñas charcas que funcionan como lugares de cría de renacuajos que son sensibles a la sequía.

En muchas especies de anuros se ha encontrado una diferencia de dimorfismo sexual en las hembras (Zhang and Lu, 2013). Aunque *O.pumilio* es mayoritariamente descrito como una especie sin ningún dimorfismo sexual de tamaño (University of Michigan, 2014), la influencia significativa del género en la condición física que ha sido encontrado indica que las hembras son normalmente más pesadas y largas que los machos.

Adecuados sitios de cría para renacuajos han sido definidos como un sitio limitante por *O.pumilio* (Pröhl and Hödl, 1999, 2002). Los resultados de este estudio no revelan una relación significativa entre la presencia de lugares adecuados de cría de renacuajos y la condición física individual. Pröhl and Berke (2001) no se encontró ninguna presencia de sitios de cría de renacuajos que fuera influyente en la distribución espacial de *O.pumilio*. Tampoco se encontró nada sobre los territorios defendidos por machos, estos no defienden los sitios de cría de renacuajos. Además, según Pröhl (2002) *O.pumilio* no solo usa plantas de bromelia y de bananos como sitios de cría de renacuajos como en otros estudios (Donnelly, 1989) pero ellos también usan pequeños huecos en árboles o en las raíces que se llenan de agua de las lluvias.

Las hembras trepan a las palmeras con o sin los renacuajos a la espalda. Esto fue observado por los investigadores durante el periodo de recogida de datos. Lo cual sugiere un adicional uso de palmeras como sitio de cría de renacuajos. Como previamente menciono, Pröhl and Hödl (1999, 2002) dice que los sitios de cría para los renacuajos representan uno de los principales recursos limitantes para *O.pumilio*. Debido al clima húmedo (una media diaria de 9,25 mm de precipitación y una media de humedad del 82 % durante el periodo de recolección de datos) en el área de estudio. Se puede esperar que las masas pequeñas de agua representen los posibles sitios de cría para los renacuajos no siendo un factor limitante en este entorno.

El resultado de este estudio indica que la condición corporal está unida al uso del microhábitat. Sin embargo, se necesita investigación más intensiva para revelar la fuerza esta relación y ver si hay variaciones diferentes hábitats y poblaciones

## **Referencias**

- Carpenter F., McMillen R., 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honey-creeper. *Science*, pp. 970-973, 1976.
- Chang J., 2008. Sexual Dimorphism of the second-to-fourth Digit Length Ratio (2D:4D) in the Strawberry Dart-poison Frog (*O.pumilio*) in Costa Rica. *Journal of Herpetology*, pp. 414-416, 2008.
- Dziminski M., Vercoe P., Roberts J., 2009. Variable offspring provisioning and fitness : a direct test in the field. *Functional Ecology*, pp. 164-171, 2009
- Donnelly M. A., 1989. Effects of reproductive resource supplementation on space- use patterns in *Dendrobates pumilio*. *University of Miami, Oecologia* (1989) 81: 212-218
- Eterovick P., and Ferreira A. 2008. Breeding Habitat and Microhabitat Choices by Male and Female Frogs: Are There Differences between Sexes and Seasons? *Herpetologica*, Vol. 64, No. 4 (Dec., 2008), pp. 397-405
- Ferner J. W., 2010. Measuring and marking post metamorphic amphibians. *Amphibian Ecology and Conservation*. Oxford Biology pp. 123-138
- Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Delorme D., Jorgenson J., 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Royal Society*, pp. 471-477, 2000
- IUCN, 2010. Found on 13.06.2014 on: <http://www.iucnredlist.org/details/55196/0>
- Jacob E. M., Marshall S. D. and Uetz U. W. 1996. Estimating fitness: A comparison of body condition indices. *Oikos* (1996), pp. 61-67
- Lawrence J. 2011. The Diversity, Distribution, and Conservation of a Polymorphic Frog (*Oophaga pumilio*) in Western Panama. Michigan State University
- Lewis T., Grant P., García M., Quesada, Ryall C. and LaDuke T.. 2010. A botanical survey of Caño Palma Biological Station (Estación Biológica Caño Palma), Tortuguero, Costa Rica. *BRENESIA* 73-74: 73-84, 2010
- Maan M., Cummings M., 2009. Sexual dimorphism and directional sexual selection on aposomatic signals in a poison frog. *PNAS*, vol. 10, 2009.
- Marsh M. D., Haywood L. M. B., 2010. Area-based surveys. *Amphibian Ecology and Conservation*. Oxford Biology pp. 247-260

- Marsh M. D., Haywood L. M. B., 2010. Area-based surveys. *Amphibian Ecology and Conservation*. Oxford Biology pp. 247-260
- Mattison C. *Frogs and Toads*. 2011. Natural History Museum, London
- McGraw J. and Caswell H., 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist*, 1996
- McCracken J. G. and Stebbings J. L., 2012. Test of Body Condition Index with Amphibians. *Journal of Herpetology*, pp. 346-350, 2012
- Michaels CJ, Antwis RE, Preziosi RF (2014) Impact of Plant Cover on Fitness and Behavioural Traits of Captive Red-Eyed Tree Frogs (*Agalychnis callidryas*). *PLoS*, 2014
- Narins P. and Capranica R., 1976. Sexual differences in auditory systems of the tree frog *Eutherodactylus coqui*. *Science*, pp. 378-380, 1976
- Pröhl H., 2002. Population differences in female resource abundance, adult sex ratio, and male mating success in *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology* Vol. 13 No. 2: 175–181
- Pröhl H., Hödl W., 1999. Parental investment, potential reproductive rates and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behaviour Ecology*, pp. 215-220, 1999
- Pröhl H., 1997. Territorial behavior of the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Amphibia-Reptilia*, pp. 437-442, 1997
- Richards-Zawacki C. L., Cummings M. E., 2010. Intraspecific Reproductive Character Displacement in a Polymorphic Dart-poison Frog, *Dendrobates pumilio*. *The Society for the Study of Evolution*
- Rudh A., Breed M. and Qvarnström A., 2012. Does aggression and explorative behavior decrease with lost warning colouration?. *Biological Journal of Linnean Society*, 2012
- Savage, 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two Continents, between two Seas*. University of Chicago Press, 2002
- Saporito R., Zuercher R., Roberts M. , Gerow K. , Donnelly M.. 2007. Experimental Evidence for Aposematism in the Dendrobatid Poison Frog *Oophaga pumilio*. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)*. *Copeia*, Vol. 2007, pp. 1006-1011
- Semlitsch R., 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*, pp. 184-192, 1988

- Snarr et al. 2010. The Applied Anthropological Perspective on the Current State of Natural Resource Management: the case of the *Manicaria saccifera* in the Tortuguero region, Costa Rica.
- Staudt K., Ospina S., Mebs D., Pröhl H., 2010. Foraging behavior and territoriality of the strawberry poison frog (*Oophaga pumilio*) in dependence of the presence of ants. *Amphibia-Reptilia*, pages 217-227, 2010.
- Townsend D., 1989. The Consequences of Microhabitat choice for male reproductive success in a tropical frog (*Eleutherodactylus coqui*). *Herpetologica*, pp. 451-458, 1989
- University of Michigan, Animal Diversity Web. Found on 13.06.2014 on [http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Oophaga\\_pumilio/#d6328248606c6c1dc0897ea31eecf953](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Oophaga_pumilio/#d6328248606c6c1dc0897ea31eecf953)
- Wells K., 1977. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology*, pp. 750-762, 1977
- Whitefield S., Bell K., Philippi T., Sasa M., Bolanos F., Chaves G., Savage J., Donnelly M., 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. National Academy of Sciences of the USA, 2007.
- Whitefield S., Pierce M., 2005. Tree buttress Microhabitat Use by Neotropical Leaf-Litter Herpetofauna. *Journal of Herpetology*, pp. 192-198, 2005.