



Rhinella humboldti

COORDINADORES

FERNANDO VARGAS-SALINAS
JAVIER ANDRÉS MUÑOZ-AVILA
MARÍA EUGENIA MORALES-PUENTES

BIOLOGÍA DE LOS ANFIBIOS
Y REPTILES EN EL BOSQUE
SECO TROPICAL DEL NORTE
DE COLOMBIA



Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia / Vargas-Salinas, Fernando; Muñoz-Avila, Javier Andrés; Morales-Puentes, María Eugenia (Coord). Tunja: Editorial UPTC, 2019. 484 p.

ISBN 978-958-660-341-6

1. Anfibios. 2. Bosque Seco Tropical. 3. Colombia 4. Reptiles (Dewey 570 /21).



Primera Edición, 2019
500 ejemplares (impresos)

**Biología de los anfibios y reptiles
en el bosque seco tropical del norte de Colombia**
ISBN 978-958-660-341-6

Colección de Investigación UPTC No. 129

© Fernando Vargas-Salinas, 2019

© Javier Andrés Muñoz-Avila, 2019

© María Eugenia Morales-Puentes, 2019

© De los autores, 2019

© Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, 2019

Editorial UPTC

Edificio Administrativo – Piso 4
Avenida Central del Norte No. 39-115, Tunja, Boyacá
comite.editorial@uptc.edu.co
www.uptc.edu.co

ECOPETROL

Rubén Dario Moreno Rojas
Vicepresidente de Operaciones y Mantenimiento de Transporte

Isabel Cristina Ampudia Rendón
Gerente de Operación Regional

Sandra Patricia Báez Rojas
Administradora Convenio 5211740

Olga Lucía Carvajal Sánchez
Gestora Técnica Convenio 5211740

Rector, UPTC

Oscar Hernán Ramírez

Comité Editorial

Manuel Humberto Restrepo Domínguez, Ph. D.

Enrique Vera López, Ph. D.

Yolima Bolívar Suárez, Mg.

Sandra Gabriela Numpaque Piracoca, Mg.

Olga Yaneth Acuña Rodríguez, Ph. D.

María Eugenia Morales Puentes, Ph. D.

Edgar Nelson López López, Mg.

Zaida Zarely Ojeda Pérez, Ph. D.

Carlos Mauricio Moreno Téllez, Ph. D.

Editora en Jefe

Lida Esperanza Riscanevo Espitia, Ph. D.

Coordinadora Editorial

Andrea María Numpaque Acosta, Mg.

Corrección de Estilo

Liliana Paola Muñoz Gómez

Diseño editorial

Euler Enrique Nieto Bernal

Asistente: Raúl S.A.

Impresión

Búhos Editores Ltda.

Calle 57 N°. 9-36, Barrio Santa Rita

Tels.: 7442264 - 7440301 - 7457261

www.buhoseditores.com

Tunja / Boyacá Colombia

Libro financiado a través del convenio 5211740 Ecopetrol-Uptc.

Se permite la reproducción parcial o total, con la autorización expresa de los titulares del derecho de autor. Este libro es registrado en Depósito Legal, según lo establecido en la Ley 44 de 1993, el Decreto 460 del 16 de marzo de 1995, el Decreto 2150 de 1995 y el Decreto 358 de 2000.

Libro resultado del Proyecto de investigación UPTC – ECOPETROL; con SGI número 1214.

Citación: Vargas-Salinas, F., Muñoz-Avila, J.A. & Morales-Puentes, M.E. (Coord.) (2019).

Biología de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical del norte de Colombia. Tunja: Editorial UPTC.



EQUIPO DE TRABAJO

EQUIPO DE INVESTIGACIÓN

Fernando Vargas-Salinas, Javier Andrés Muñoz-Avila, María Eugenia Morales-Puentes, Carlos Nelson Díaz-Pérez, Pablo Andrés Gil-Leguizamón, Jorge Enrique Gil-Novoa, Jorge David Mercado Gómez, Sandy Arroyo, Giovanni Chaves-Portilla, Mauricio Rivera Correa, Marco Rada, Juan Carvajal-Cogollo, Jesús Eduardo Ortega Chichilla, Javier Méndez, Juan Manuel Carvajalino, Diana María Galindo Uribe, Wilmar Bolívar-García, Andrés Gómez Figueroa, Argelina Blanco, Alan Giraldo, Teddy Angarita Sierra, Ana María Ospina-L., Andrés A. Rocha-Úsuga, Luis Alberto Rueda-Solano, Vladimir Bernal, Azarys Paternina, José Nicolás Urbina Cardona, Carlos E. Guarnizo, Juan Manuel Daza, Nelsy R. Pinto-Sánchez, María Alejandra Bedoya Cañón, Claudia Camacho, Sandra Victoria Flechas, Daniel Ricardo Castillo-Velandia, Fernando Dueñas-Valderrama, Clara Santafé-Millán, Leonardo A. Padilla-Moreno, Víctor H. Rodríguez-Saavedra, Luis Fernando Prado Castillo, Germán Forero Medina, Rubén Darío Palacio y Alexander Sabogal González

TRABAJO DE CAMPO

Javier Andrés Muñoz-Avila, María Alejandra Bedoya Cañón, Wilderson Medina, Jorge Enrique Gil-Novoa, María Eugenia Morales-Puentes, Carlos Nelson Díaz-Pérez, Pablo Andrés Gil-Leguizamón, Jorge David Mercado Gómez, José Hernández, Naisla Manrique, Germán Payán, Alfonso Navarro, Cruz Alfonso, Viviana Alvarado, Adrián Olaya, William Bravo, David Hernández, Diego Moreno, Nohora Camargo, Edgar Patiño y Orlando Londoño.

TRABAJO DE LABORATORIO Y PROCESAMIENTO DE INFORMACIÓN

Javier Andrés Muñoz-Avila, María Alejandra Bedoya Cañón, Wilderson Medina, Marta Calderón, Miguel Ángel Méndez, Sandy Arroyo, Fernando Vargas-Salinas.

SISTEMA DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA –SIG–

Pablo Andrés Gil-Leguizamón, Gladys Alcira Riaño Cano y Paulina Vergara.

FOTOGRAFÍA E ILUSTRACIONES

Alejandro Grajales, Ana María Ospina-L., Andrés Camilo Montes Correa, Argelina Blanco-Torres, Carlos Nelson Díaz-Pérez, Cristian Castro Morales, Elson Meneses Pelayo, Fernando Vargas-Salinas, Germán Forero-Medina, Giovanni Chaves Portilla, Guido Fabián Medina Rangel, Jaime Alejandro Montañez Méndez, Javier Andrés Muñoz-Avila, Jesús Eduardo Ortega Chichilla, Jorge David Mercado, Jorge Enrique Gil, José Luis Pérez-González, Juan Camilo Mantilla, Julián Ríos-Soto, Luis Alberto Rueda-Solano, Luis Eduardo Rojas-Murcia, Luis Fernando Prado-Castillo, Marco Rada, María Alejandra Bedoya-Cañón, María Eugenia Morales Puentes, Mauricio Rivera-Correa, Ricardo Alexis Torrado Vargas, Wilderson Medina y William Javier Bravo Pedraza. Igualmente, gracias a Ana María Ospina-L. y María José Tovar-Gil por sus ilustraciones.

TRABAJO LOGÍSTICO

Doris Torres García

GRUPO DE INVESTIGACIÓN SISTEMÁTICA BIOLÓGICA – SISBIO – UPTC

GRUPO DE INVESTIGACIÓN EVOLUCIÓN, ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN - EECO - UNIQUINDÍO



CONTENIDO

PRESENTACIÓN ECOPETROL S.A.	11
PRESENTACIÓN UPTC	13
AGRADECIMIENTOS	14
INTRODUCCIÓN	17

CAPÍTULO I

VEGETACIÓN ASOCIADA AL HÁBITAT DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA.....	25
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Carlos N. Díaz-Pérez, María E. Morales-Puentes, Pablo A. Gil-Leguizamón, Jorge E. Gil-Novoa & Jorge D. Mercado-Gómez

CAPÍTULO II

SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA DE ANFIBIOS	57
-------------------------------------------	----

Sandy Arroyo, Giovanni Chaves-Portilla, Mauricio Rivera-Correa & Marco Rada

CAPÍTULO III

TAXONOMÍA, SISTEMÁTICA Y ZOOGEOGRAFÍA DE REPTILES	97
------------------------------------------------------------	----

Juan E. Carvajal-Cogollo

CAPÍTULO IV

ECOFISIOLOGÍA.....	163
--------------------	-----

Jesús E. Ortega-Chinchilla, Javier Méndez-Narváez, Juan M. Carvajalino-Fernández & Diana María Galindo-Uribe

CAPÍTULO V

ECOLOGÍA TRÓFICA	209
------------------------	-----

Wilmar Bolívar-García, Andrés Gómez-Figueroa, Argelina Blanco-Torres & Alan Giraldo

CAPÍTULO VI

COMUNICACIÓN Y ECOLOGÍA REPRODUCTIVA 249

Fernando Vargas-Salinas, Teddy Angarita-Sierra, Ana M. Ospina-L., Andrés A. Rocha-Úsuga & Luis A. Rueda-Solano

CAPÍTULO VII

USO DE HÁBITAT Y REGLAS DE ENSAMBLAJE:
PATRONES Y MECANISMOS297

Juan E. Carvajal-Cogollo, Vladimir Bernal-González, Azarys Paternina-Hernández, Javier A. Muñoz-Avila, José N. Urbina-Cardona & Fernando Vargas-Salinas

CAPÍTULO VIII

BIOGEOGRAFÍA Y FILOGEOGRAFÍA:
DOS HERRAMIENTAS PARA ENTENDER EL ORIGEN
DE LA DIVERSIDAD DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA339

Carlos. E. Guarnizo, Juan M. Daza & Nelsy R. Pinto-Sánchez

CAPÍTULO IX

CONSERVACIÓN397

María A. Bedoya-Cañón, Claudia P. Camacho-Rozo, Sandra V. Flechas, Luis A. Rueda-Solano & Germán Forero-Medina

CAPÍTULO X

EDUCACIÓN AMBIENTAL COMUNITARIA 379

Daniel R. Castillo-Velandia, Leonardo A. Padilla-Moreno, Fernando Dueñas-Valderrama, Clara Santafé-Millán, Víctor H. Rodríguez-Saavedra & Javier A. Muñoz-Avila

CAPÍTULO XI

CASO DE ESTUDIO: RESTAURACIÓN DEL HÁBITAT DE LA
TORTUGA MONTAÑERA *MESOCLEMMYS DAHLI* 415

Luis F. Prado-Castillo, Germán Forero-Medina, Rubén D. Palacio & Alex Sabogal-González

CONCLUSIONES476

GLOSARIO479





PRESENTACIÓN

Este libro "BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA" es una iniciativa editorial que nace a partir del convenio 5211740 de 2012 (Proyecto 1: Investigación de una especie en vía de extinción, poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho, SGI 1214) celebrado entre la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y ECOPETROL S.A. Como principal objetivo de esta obra académico-científica, es dar a conocer una parte de la gran diversidad y riqueza de especies que existen en el país, para este caso, los anfibios y reptiles del Bosque Seco Tropical (bs-T) del norte de Colombia.

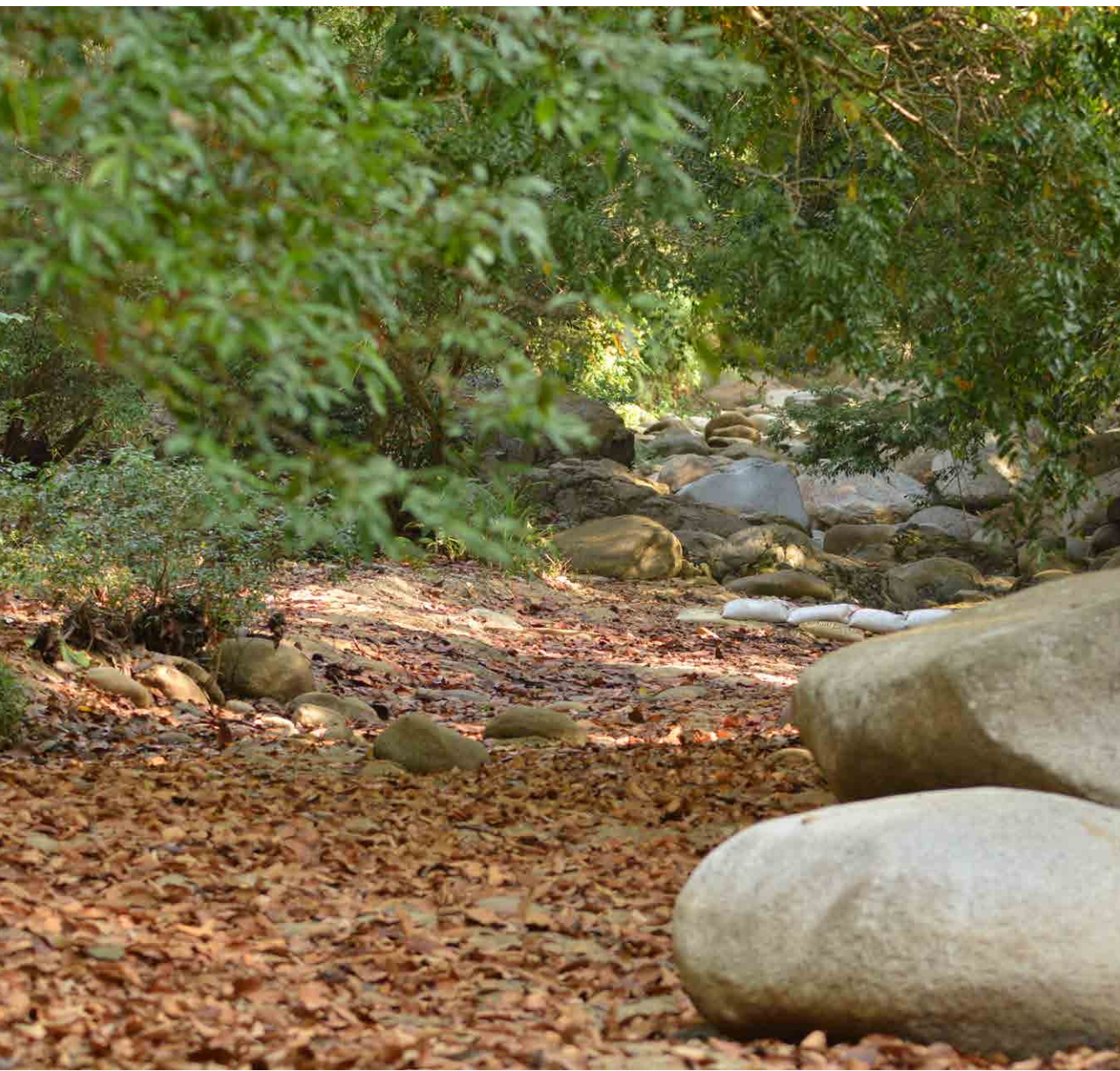
Debe ser prioritario resaltar la importancia de concientizar a cualquier persona o entidad, sobre el valor de la exploración científica en Colombia, y también debe ir de la mano con la promoción de la curiosidad investigativa, que permite articular procesos académicos con la sociedad. Esa articulación, debe convertirse en un mecanismo que sirva para llenar vacíos de información en la gran variedad de ecosistemas del país, especialmente aquellos que se encuentran con mayor riesgo de conservación por su falta de protección.

El bs-T en Colombia es un ecosistema que, en el territorio se enfrenta a una reducción y consecuente amenaza, y es importante priorizar la necesidad de conocerlo desde las diferentes perspectivas ambientales, sociales, culturales y políticas que permita generar planes de conservación a corto, mediano y largo plazo. Los estudios realizados desde el punto

de vista descriptivo, ecológico, y en general sobre la biología básica de los anfibios y reptiles y del ecosistema con el que interactúan, son una contribución para soportar estos vacíos de información y proveer las estrategias futuras de conservación.

Es así como este documento, es una contribución con una variada y compleja estructuración de temáticas que van a ser un aporte significativo sobre la problemática general de la conservación de la biodiversidad en ecosistema de bs-T en el norte de Colombia, y como la implementación de planes de educación ambiental, manejo y conservación pueden estar restringidas por la poca información disponible para varios grupos faunísticos de la región. En este libro se especifican varios aspectos relacionados a la biología de anfibios y reptiles, a la vez que, se hace una revisión del estado de conocimiento sobre estos dos grupos de vertebrados para este tipo de ecosistema.

Esta publicación, que ha sido un trabajo arduo y juicioso por parte del Herbario UPTC y el Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, así como de las alianzas establecidas con autores e instituciones aquí presentes, permiten decantar en este manuscrito el conocimiento y las expectativas de estudios en pro de la conservación de los anfibios y reptiles, y de este frágil ecosistema en donde viven, y sin duda, puede llegar a convertirse en una herramienta académica, investigativa y de gran aporte social a nivel local, nacional e internacional.



"BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA" es una iniciativa editorial que nace a partir del convenio 5211740 de 2012 (Proyecto 1: Investigación de una especie en vía de extinción, poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho SGI 1214) celebrado entre la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia UPTC y ECOPETROL S.A. (y cuyo nombre de proyecto se precisa en "Investigación de dos especies de tortugas en categoría de extinción presentes en el área de influencia del Poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho, establecida en la Resolución 1547 de 2010"). Los editores y algunos autores de los capítulos que encontrarán a lo largo de este libro, participaron activamente en las salidas de campo desarrolladas en las áreas de influencia del poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho. Dichas salidas de campo y cada una de las investigaciones que se han desarrollado dentro del convenio, corroboraron la problemática en conservación de biodiversidad que existe en el bosque seco tropical (bs-T) del norte de Colombia, y como la implementación de planes de educación ambiental, manejo y conservación pudiese estar restringida por la poca información disponible para varios grupos faunísticos en la región. Por lo anterior, a lo largo de este libro se engloban diversos aspectos relacionados a la biología de anfibios y reptiles, a la vez que, se hace una revisión del estado de conocimiento sobre estos dos grupos de vertebrados en el bs-T del norte de Colombia.

La estructura de este libro consiste en 11 capítulos que han sido escritos por 42 autores, pertenecientes a 25 entidades de educación superior, así como de investigación, tanto nacionales como internacionales. Cada grupo de autores, desarrolla uno o varios capítulos acorde a la línea de trabajo, y es así como su esfuerzo físico, intelectual y personal, hizo posible esta obra. Esperamos que BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA se constituya en un referente bibliográfico que promueva avances en educación, investigación y conservación de estos muy diversos e interesantes, pero frecuentemente subvalorados vertebrados. Más aún, se pretende generar una conciencia que apropie e interiorice en cada lector, la pasión y la importancia de conservar los anfibios y reptiles, y a la vez, que ello también, implicaría la conservación de las especies coexistentes y el bs-T.



AGRADECIMIENTOS

Este libro sobre la biología de los anfibios y reptiles en los bosques secos tropicales del norte de Colombia fue posible gracias al Convenio 5211740 de 2012, celebrado entre la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y ECOPETROL S.A. y al proyecto I: Investigación de una especie en vía de extinción, poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho SGI 1214 (Investigación de dos especies de tortugas en categoría de extinción presente en el área de influencia del Poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho, establecida en la Resolución 1547 de 2010).

Igualmente, agradecemos a las siguientes personas, grupos de investigación o entidades por su colaboración a lo largo de esta iniciativa editorial. Al Herbario UPTC y el Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio), a María Alejandra Bedoya-Cañón, estudiante del Programa de Biología de la Universidad del Quindío, en Armenia, Colombia.

A los integrantes del grupo SisBio y Herbario UPTC en el desarrollo del proyecto, las salidas de campo y todo el esfuerzo físico y académico que implicó, especialmente a Doris Torres, Wilderson Medina, Jorge Gil, Carlos Nelson Díaz, Pablo Gil, Viviana Alvarado, Adrián Olaya, William Bravo, Naisla Manrique, David Hernández, Nohora Camargo y Diego Moreno.

Un agradecimiento especial a la comunidad con la cuál trabajamos en el departamento del Cesar (municipios de Gamarra - Corregimiento de Palenquillo y municipio de Chimichagua) y en el departamento de Magdalena (municipio de Aracataca). A la ayuda invaluable de José Hernández, Germán Payán, Alfonso Navarro, Cruz Alfonso y respectivas familias; a Edgar Patiño y su esposa por su valiosa hospitalidad y acogida en su finca, así como a los señores Luis González Niño y Orlando Londoño.

Esta obra no hubiese sido posible sin la colaboración de investigadores y fotógrafos que amablemente compartieron sus imágenes para la ilustración y enriquecimiento visual del libro: Ana María Ospina-L., Alejandro Grajales, Andrés Camilo Montes-Correa,

Argelina Blanco Torres, Carlos Nelson Díaz-Pérez, Cristian Castro Morales, Elson Meneses Pelayo, Fernando Vargas-Salinas, Germán Forero Medina, Giovanni Chaves-Portilla, Guido Fabián Medina Rangel, Jaime Alejandro Montañez Méndez, Javier Andrés Muñoz-Avila, Jesús Eduardo Ortega Chinchilla, José Luis Pérez-González, Jorge David Mercado, Jorge Enrique Gil, Juan Camilo Mantilla, Julián Ríos-Soto, Luis Alberto Rueda-Solano, Luis Eduardo Rojas-Murcia, Luis Fernando Prado Castillo, Marco Rada, María Alejandra Bedoya-Cañón, María Eugenia Morales Puentes, Mauricio Rivera-Correa, Ricardo Alexis Torrado Vargas, William Javier Bravo Pedraza y Wilderson Medina. Igualmente, gracias a Ana María Ospina-L. y María José Tovar-Gil por sus ilustraciones.

Gracias a Dina Lucía Rivera-Robles, Sebastián Duarte-Marín, José Luis Pérez-González, Santiago Casas-Cardona, Gina Marcela Jiménez-Vargas, Luisa Fernanda Arcila-Pérez y Carolina López-Castañeda por su importante aporte a la elaboración de algunas figuras y su invaluable colaboración en la revisión de textos.

A las Instituciones Educativas San Francisco en el municipio de Gamarra - Corregimiento de Palenquillo y Cerveleon Padilla Lascarro en el municipio de Chimichagua, por permitir la socialización del proyecto a estudiantes y docentes y el desarrollo de actividades lúdicas. De igual manera, gracias al Ingeniero Agrónomo Rodolfo Cabrales, quien representó a CORPOCESAR, seccional Chimichagua.

Finalmente, un reconocimiento a cada uno de los 42 autores de las 25 instituciones vinculadas en esta iniciativa, por su contribución y esfuerzo durante la escritura de los 11 capítulos desarrollados en esta idea editorial llamada "BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA". Esta construcción es una obra, que será útil para todo el público interesado en la herpetofauna de Colombia y en especial, para las comunidades de la región norte del país.





INTRODUCCIÓN

Los anfibios y reptiles son animales asombrosos y su biología es mucho más fascinante y variada de lo que originalmente se consideraba. Esta afirmación se soporta fácilmente en múltiples aspectos, entre los cuales sobresale, su reproducción (Duellman & Trueb 1994; Wells 2007; Balshine 2012; Gómez-Mestre et al. 2012; Vitt & Caldwell 2014; Pough et al. 2016). En los anfibios, por ejemplo, muchas especies no dejan sus huevos en charcas y lagunas, como tradicionalmente ha creído el común de las personas, sino que las hembras los depositan en ambientes terrestres, tales como la superficie de hojas o en ambientes húmedos que se dan a nivel del suelo entre hojarasca y bajo troncos caídos, piedras o raíces de árboles (Duellman & Trueb 1994; Crump 2015). Más aún, ¡hay especies cuya reproducción es tan especializada que los padres o madres transportan a los renacuajos en diferentes partes de su cuerpo!, ya sea, ¡por pocas horas o días, mientras los depositan en ambientes específicos, o hasta que las crías terminan su ciclo de metamorfosis y se desarrollen como un adulto, pero en miniatura! (Noble 1927; Mendelson et al. 2000; Castroviejo-Fisher et al. 2015).

Con respecto a los reptiles, hay ejemplos de especies, donde, – las hembras no requieren que un gameto masculino fertilice sus óvulos para producir crías, o especies, donde el sexo de la progenie no está determinado genéticamente, sino por la temperatura ambiental, lo cual, permiten la incubación de huevos (Tinkle & Gibbons 1977; Shine 1995; Vitt & Caldwell 2014). Los factores o procesos asociados a la evolución de este último aspecto en la reproducción de reptiles, es todo un enigma para los científicos (Blackburn 2006; Shine 2015). Estos y muchos más ejemplos, que se encuentran a lo largo de este libro, contradicen la imagen que durante décadas se tuvo de los anfibios y reptiles,

incluso, por científicos y naturalistas tan prestigiosos como, Carlos Linneo, quien afirmó que estos vertebrados eran animales repulsivos, en los cuales el creador no había ejercido toda su sabiduría y poder (Halliday & Adler 1986).

Los anfibios y reptiles son también altamente diversos y están presentes en casi todos los ecosistemas del planeta, incluso en zonas tan áridas y cuyas condiciones son tan inhóspitas, que otros vertebrados están ausentes (Vitt & Caldwell 2014). Históricamente, los anfibios y reptiles han sido muy exitosos en términos de persistencia de sus linajes y contribución a la alta diversidad de fauna presente hoy en día (McDiarmid 2012; Feng et al. 2017). Por un lado, los anfibios fueron los primeros vertebrados en colonizar los ambientes terrestres, y han sobrevivido a las grandes extinciones que se han dado en el planeta (Schoch 2014). Por su parte, los reptiles son pioneros en la colonización de ambientes alejados de cuerpos de agua, debido a la evolución del huevo amniótico; además, ellos son símbolo de eras geológicas pasadas, y quizás, el ejemplo por excelencia del efecto de catástrofes geológicas en la extinción de especies emblemáticas (Dixon et al. 1988; Pough et al. 2016). Todo lo anterior, va ligado al importante rol que estos dos grupos de vertebrados han jugado, y siguen jugando, en la ecología de los ecosistemas del planeta, ya que ellos, al estar presentes y lograr en algunos casos ser muy abundantes, son presas y depredadores que contribuyen enormemente al flujo de nutrientes en hábitats acuáticos y terrestres (Cortés-Gómez et al. 2015).

Colombia está entre los países del planeta considerados como mega-diversos en fauna y flora (Moreno et al. 2018). Esta mega-diversidad en el país se debe a varios factores, que han actuado a diferentes escalas de tiempo y espacio (Mittelbach 2012; HilleRisLambers et al. 2012). Por ejemplo, Colombia está ubicada en zona tropical, lo que implica características climáticas cálidas relativamente estables, que han estado presentes en una mayor área y tiempo geológico, que las presentes en regiones templadas; tales eventos han estado asociados tradicionalmente con la presencia de altas tasas de diversificación y especializaciones en los trópicos (Mittelbach et al. 2007; Fine 2015). Por otro lado, en Colombia y sus alrededores se han dado procesos geológicos (e.g. surgimiento de los Andes) que han favorecido la presencia de ecosistemas con características abióticas divergentes, que a su vez, han promovido diferenciación en productividad de suelos, tipos de estructura vegetal y tipo de especies faunísticas y florísticas en ellos (Duellman 1979; Savage 2002; Lotzkat 2007). Dichos sucesos y otros factores explicarían por qué Colombia se ubica hoy en día como el segundo y tercer país con mayor número de especies de anfibios y reptiles, respectivamente (Frost 2018; Uetz & Hošek 2018). Lamentablemente, así como Colombia presenta el liderazgo diversidad, también sobresale en destrucción y contaminación de ambientes naturales, y por ende, en número de especies de anfibios y reptiles en amenaza de extinción (Rueda-Almonacid et al. 2004; Stuart et al. 2008; Morales-Betancourt et al. 2015).

La preocupante situación de pérdida de especies de anfibios y reptiles en territorio colombiano, hace imperiosa la necesidad de estrategias en pro de su conservación. Estas estrategias pueden provenir desde diferentes fuentes, como lo son la gubernamental y la privada, y desde diversas perspectivas, como lo son; la académica, la educativa, la legal, la económica y la social (Aronson et al. 2006; Clewell & Aronson 2006). Con la realización de este libro, sobre BIOLOGÍA

DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA, se quiere aportar desde una perspectiva académica a la conservación de los anfibios y reptiles presentes en bosque seco tropical, un ecosistema tan emblemático como amenazado. La consigna plasmada en este libro se basa en la importancia de "*conocer para valorar y conservar*", y los autores que han hecho posible esta iniciativa así como sus aportantes, han realizado un trabajo arduo a lo largo de todo el proceso editorial. Los textos, las ilustraciones y fotografías buscan de una manera muy juiciosa y con alto nivel científico, abarcar temáticas diversas y actuales de una forma que sea útil para profesionales, pero que igualmente esté al alcance de estudiantes, tomadores de decisiones, y cualquier persona interesada en el conocimiento y conservación de la diversidad en Colombia.

BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA, es uno de los productos del convenio 5211740 de 2012 entre la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y ECOPEPETROL S.A., tiene como objetivo compilar y relacionar la información existente de una manera dichos vertebrados, en el ecosistema predominante de las tierras bajas del norte del país; a la vez que, se resaltan vacíos de información y temáticas que serían prioritarias para estudiar en años venideros. Se aclara que el área de cobertura de dicho Convenio son los departamentos del Cesar y Magdalena; por esta razón, algunos capítulos de este libro hacen énfasis en información referente a estos dos departamentos. No obstante, dado que la biología de los organismos no está restringida por límites políticos o administrativos, y el entendimiento de varios aspectos abordados en este libro está articulado a sucesos en escalas geográficas mayores, la mayoría de los capítulos abarcan los temas desde una perspectiva global del bs-T en el norte de Colombia.

Este libro comienza con una introducción general al ecosistema de bosque seco tropical en el norte de Colombia, en aspectos tales como, características abióticas, nivel de transformación y deforestación de la cobertura natural, así como la estructura vegetal de los principales hábitats presentes hoy en día (e.g. remanentes de bosque, pastizales, borde de ciénaga y cultivo de palma de aceite). Después de presentarse esta visión general del bs-T en el norte de Colombia, los capítulos II y III hacen una revisión de la diversidad de anfibios y reptiles allí presentes. En estos dos capítulos, los autores hacen énfasis en aspectos morfológicos y de distribución local de las especies, a la vez que, señalan algunas controversias que existen actualmente en torno a la distribución, taxonomía y relaciones filogenéticas en algunos grupos.

La estructura del libro continúa con cinco capítulos (Capítulos IV al VIII) que conforman una sección que cubre el componente ecológico y evolutivo de los anfibios y reptiles presentes en el bs-T del norte de Colombia. Estos capítulos están organizados en un orden que refleja la escala de los procesos que cada uno cubre; es decir, procesos que ocurren en el interior de los organismos como respuesta a características abióticas de su entorno (Capítulo IV: Ecofisiología), procesos que abarcan la interacción entre individuos conespecíficos y heterospecíficos (Capítulo V: Ecología trófica; Capítulo VI: Comunicación y reproducción) y procesos que ocurren a amplias escalas espacio-temporales y que determinan la diversidad de



especies presentes en un lugar o región, debido a interacciones entre componentes bióticos y abióticos (Capítulo VII: Uso de hábitat y reglas de ensamblaje; Capítulo VIII: Filogeografía y Biogeografía).

El libro culmina con tres capítulos (Capítulos IX, X y XI) que se centran en la problemática que afrontan los anfibios y reptiles hoy en día en el bs-T, especialmente aquellos en el norte del país. El Capítulo IX trata las principales amenazas que pueden disminuir el tamaño poblacional de los anfibios y reptiles; además, los autores hacen una revisión actualizada de las iniciativas y leyes que buscan regular la conservación y uso de fauna local por parte de comunidades humanas en la región. Los Capítulos X y XI están articulados al capítulo anterior sobre Conservación. Por un lado, el Capítulo X resalta la importancia de la educación ambiental en la conservación de los anfibios y reptiles, a la vez plantea experiencias y ejemplos concretos de cómo realizar y evaluar su efectividad; por otro lado, el Capítulo XI muestra los procedimientos y resultados preliminares de una iniciativa que busca mejorar aspectos de la calidad de vida de algunas familias residentes en el bs-T y así, promover la conservación de una especie de reptil amenazada, la tortuga *Mesoclemmys dahli*, a través de la restauración de su hábitat.

Por último, pero no menos importante, la herpetofauna (anfibios y reptiles) en Colombia ha sido estudiada por décadas, tanto por investigadores nacionales como internacionales y los resultados de dichos estudios han hecho un aporte enorme en documentar las especies presentes en el país (>800 especies de anfibios; >600 de reptiles) y en establecer patrones de distribución de su diversidad. En este orden de ideas, se han publicado libros o artículos que cubren la riqueza de especies a nivel nacional y en localidades o regiones específicas. No obstante, BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA está concebido como un libro texto, que servirá para documentarse en variados aspectos de historia natural, ecología, comportamiento, evolución y conservación de estos vertebrados.

En este sentido, esta iniciativa editorial es novedosa y esperamos que promueva obras similares con anfibios, reptiles y otros grupos de vertebrados, no solo en el bs-T del norte de Colombia sino en los diversos ecosistemas y regiones del país.

BIOLOGÍA DE LOS ANFIBIOS Y REPTILES
EN EL BOSQUE SECO TROPICAL
DEL NORTE DE COLOMBIA



Dendropsophus microcephalus



CAPÍTULO I
VEGETACIÓN ASOCIADA AL
HÁBITAT DE ANFIBIOS Y REPTILES
EN EL BOSQUE SECO TROPICAL
DEL CESAR Y MAGDALENA





Carlos N. Díaz-Pérez

*Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Herbario UPTC, Escuela de Posgrados, Facultad de
Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá.
Email: nelson.diaz@uptc.edu.co*

María E. Morales-Puentes

*Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Herbario UPTC, Escuela de Posgrados, Facultad de
Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá.
Email: maria.morales@uptc.edu.co*

Pablo A. Gil-Leguizamón

*Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Herbario UPTC, Escuela de Posgrados, Facultad de
Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá.
Email: pablo.gil@uptc.edu.co*

Jorge E. Gil-Novoa

*Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Herbario UPTC, Escuela de Posgrados, Facultad de
Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá.
Email: jorge.gil@uptc.edu.co*

Jorge D. Mercado-Gómez

*Grupo Evolución y Sistemática Tropical,
Herbario Universidad de Sucre (HEUS), Departamento de
Biología y Química, Universidad de Sucre, Sincelejo, Sucre.
E-mail: jorge.mercado@unisucra.edu.co*





RESUMEN

El bosque seco tropical (bs-T) es considerado como uno de los ecosistemas más alterados por actividades antropogénicas como la ganadería extensiva, cultivos, entre otros. En el Caribe colombiano se encuentran los fragmentos de mayor tamaño y mejor estado de conservación, los cuales no solo prestan servicios ecosistémicos al hombre, también son hábitat de varias especies de vertebrados como *Kinosternon scorpioides scorpioides* y *Chelonoidis carbonarius*, las cuales son registradas en categoría de amenaza. En el presente capítulo se hace una descripción de la vegetación y por lo tanto, el hábitat de las especies *K. scorpioides scorpioides* y *C. carbonarius*. Estas especies ocurren principalmente en bosque, pastizal, vegetación en borde de ciénaga y cultivo de palma de aceite. La diversidad de la fauna depende en buena medida de la disponibilidad y calidad de los hábitats, los cuales les ofrecen alimento, refugio y protección, que, al desaparecer, los convierte en presa fácil para los depredadores, y que puede ocasionar un desequilibrio en las funciones ecológicas que estos organismos juegan en el ecosistema de bs-T.

Palabras clave: Caribe de Colombia, Coberturas vegetales, Usos del suelo.





INTRODUCCIÓN

El estudio de la vegetación presente en un área dada generalmente se abordaba teniendo en cuenta únicamente datos botánicos (e.g. taxonomía, fitosociología, fitogeografía); sin embargo, actualmente se incorpora información relacionada con geografía, clima, suelos y niveles de organización (genes, cromosomas, individuos, poblaciones, especies, ecosistemas, biomas) (Costa 1982; Pennington 2009; Álvarez et al. 2012; Castro 2012; De-Nova et al. 2012; Fine et al. 2014; Morrone 2014; Banda-R et al. 2016; Herazo-Vitola et al. 2017).

El estudio de la vegetación en Colombia se remonta a hace más de 200 años. Algunos naturalistas como Humboldt, Mutis y Bonpland, recorrieron grandes extensiones en diferentes ecosistemas y durante sus exploraciones detectaron variaciones en la vegetación y la fauna a través de gradientes altitudinales, latitudinales y climáticos (Vila 1960). Conocer dichas variaciones en diversidad incentivó el estudio sobre la distribución de especies. Así, en el neotrópico y especialmente en Colombia, se destacan las investigaciones sobre la geografía de las plantas de Alexander von Humboldt, la geografía de Colombia y la flora de Colombia (Vergara-Velasco 1892, Cortés 1903, Cuatrecasas

1958). Posteriormente, Rangel-Ch. et al. (1997) y Van der Hammen & Rangel-Ch. (1997), utilizando la metodología de Braun-Blanquet (1979) sobre estudios fitosociológicos, realizaron una evaluación de los tipos de vegetación existentes en Colombia; su propuesta buscó, a partir de especies particulares, asignar una categoría sintaxonómica, para usarlas como representantes de las condiciones ecológicas de las comunidades vegetales. Luego, Cantillo-H. & Rangel-Ch. (2007) realizaron una descripción preliminar sobre la estructura de los tipos de vegetación de Colombia entre regiones naturales y sus comunidades vegetales con límites altitudinales similares. Esto se ha hecho a partir de la comparación de atributos tales como altura del dosel, densidad de la vegetación, área basal, cobertura del dosel y riqueza de especies, lo cual ha sido fundamental en la clasificación de ecosistemas y biomas.

La distribución de los ecosistemas terrestres está relacionada con factores ambientales como humedad, precipitación y temperatura, los cuales, varían con altitud y latitud. En consecuencia, dichos factores han originado dinámicas espaciales y temporales en la vegetación que han sido reconocidas en los diferentes sistemas de clasificación de ecosistemas a nivel mundial. De estos sistemas de clasificación, los más conocidos son el de Holdridge sobre zonas de vida y el de Whittaker sobre biomas (Alvarado-Solano & Otera-Ospina 2015). Para el caso de Colombia, el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), con base en información técnica y científica, ha estandarizado el sistema de clasificación de los ecosistemas continentales, costeros y marinos. Actualmente, se han identificado un total de 91 tipos de unidades ecológicas, 70 corresponden a ecosistemas naturales y 21 a ecosistemas transformados (IDEAM 2017). Debido al estado de deterioro de los ecosistemas, el IDEAM generó una lista roja en la cual los desiertos tropicales, los bosques húmedos y los bosques secos se encuentran en peligro crítico (Etter et al. 2017).

El bosque seco tropical (bs-T) es considerado un ecosistema complejo e interesante, debido a las adaptaciones presentes en las especies vegetales y animales como respuesta a condiciones climáticas extremas, tales como temperaturas iguales o superiores a 25 °C, una marcada estacionalidad y una precipitación anual entre 700 - 2000 mm (i.e. precipitación puede ser < 100 mm/mes) (Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Estas condiciones también han promovido que eventos de especiación ocurran al interior de dicho ecosistema, albergando un gran número de especies endémicas (Pennington et al. 2009). Además, el bs-T es muy importante para la seguridad alimentaria de numerosas comunidades humanas, aunque como en el caso de Latinoamérica, son más aprovechados como proveedores de combustible (leña, carbón) y materiales de construcción (madera), que de alimentos (López et al. 2016).

En este capítulo se resumen aspectos ecológicos generales y el estado actual del bs-T a nivel mundial y en Colombia. Finalmente, se describen cuatro tipos de cobertura vegetal que predominan en el norte de Colombia, específicamente en los departamentos del Cesar y Magdalena: bosque, pastizal, cultivo de palma y vegetación en borde de ciénaga. Estos cuatro tipos de cobertura están asociados al poliducto Pozos Colorado-Galán-Ayacucho, y en nuestra descripción resaltamos especies representativas y características generales de estructura y composición de vegetación en cada uno de ellos. Esto último es particularmente importante para los anfibios y reptiles, foco del presente libro; estos vertebrados raramente participan en interacciones bióticas directas con la vegetación tales como herbivoría, polinización y dispersión de semillas (Olesen & Valido 2003; Da Silva & Britto-Pereira 2006; Brock et al. 2014), pero su sobrevivencia si está estrechamente relacionada con características microclimáticas que dependen de las características de la vegetación (ver Capítulos IV y VII).



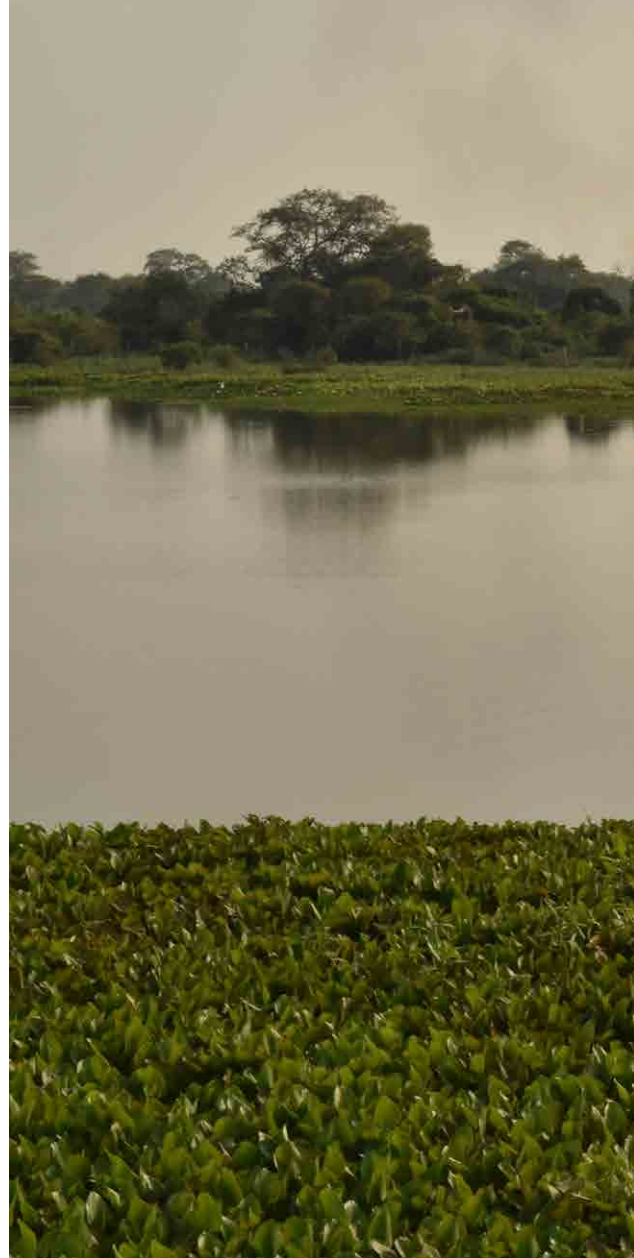
ESTADO ACTUAL DEL BOSQUE SECO A NIVEL MUNDIAL

Los bosques secos tropicales, así como los subtropicales se distribuyen en el su-
deste de África, Islas menores de la Sonda, el centro de la India, Indochina, Mada-
gascar, Nueva Caledonia, en el sur de México, el este de Bolivia, el centro de Brasil,
el Caribe, los valles del norte de los Andes y las costas de Ecuador y Perú (Janzen
1988; Olson et al. 2001). Aunque estos bosques ocurren en climas que son cálidos
durante todo el año y pueden recibir varios cientos de centímetros de lluvia por año,
sufren de largas estaciones secas que se extienden por varios meses, de acuerdo a
su ubicación geográfica (Murphy & Lugo 1986). Los extensos periodos secos, pro-
ducen en la mayoría de las especies de plantas que habitan estos bosques, la pér-
dida de sus hojas, lo cual también los ha llevado a ser denominados como bosques
caducifolios (Castillo-Campos et al. 2008). La defoliación es el producto de la pér-
dida de humedad, lo cual conlleva al desprendimiento de hojas, permitiendo que
los árboles como la teca y el ébano de las montañas conserven el agua durante los
períodos secos (Al Tawaha et al. 2017). De igual forma, la caída de hojas también

propicia que se abra la capa del dosel, permitiendo la incidencia de la luz solar directa sobre el suelo, facilitando el crecimiento de maleza (Olascuaga & Mercado-Gómez 2016).

En el Neotrópico estos bosques son considerados como uno de los ecosistemas más complejos e interesantes (Murphy & Lugo 1995; Pennington et al. 2009), debido a las adaptaciones que han sufrido sus especies a las condiciones climáticas como temperaturas superiores a los 25 °C, precipitaciones anuales que oscilan entre 2000 a 2700 mm y una acentuada estacionalidad seca (precipitación < 100 mm/mes) (Banda et al. 2016; Pennington et al. 2004). Estas condiciones han llevado a que diferentes eventos de especiación ocurran, de tal forma que, estos ecosistemas albergan un gran número de especies que son endémicas (Mercado-Gómez & Escalante 2018). Según Pennington et al. (2009) estas características climáticas han generado en las especies restringidas a estos bosques tres características: (1) las especies concentradas en las mismas áreas muestran conservadurismo de nicho (incapacidad de los organismos a adaptarse a condiciones diferentes de las que existen en su nicho ancestral), (2) existen especies endémicas limitadas geográficamente a las mismas áreas (monofilético y antes del Pleistoceno), y (3) las especies hermanas a menudo ocupan las mismas áreas. En otras palabras, el clima de estos bosques ha influenciado la distribución y evolución de sus especies, haciéndolos ecosistemas únicos.

Con respecto al origen y expansión de estos bosques se han propuesto dos escenarios posibles. En el primer caso, se plantea que se originaron y expandieron inicialmente en el Mioceno, sugiriendo un corredor por medio del cual, hubo flujo de especies de Centroamérica a Suramérica y viceversa, entre el Eoceno-Mioceno (Willis et al. 2014) y Oligoceno-Mioceno (Becerra 2005; Willis et al. 2014). Posteriormente, sus poblaciones fueron se-



paradas por los eventos orográficos ocurridos en el Neotrópico, como el surgimiento de los Andes en Sur América (Pennington et al. 2010). Una segunda hipótesis basada en evidencia palinológica, indica que durante la última máxima glaciación entre el Plioceno-Pleistoceno surgieron corredores entre los fragmentos hoy existentes que permitieron el intercambio de especies (Werneck et al. 2011). En otras palabras, la actual distribución y origen del bosque seco es el producto de los extremos fríos/secos ocurridos en el Terciario y Cuaternario (Pennington et al. 2004).



Los bosques secos son importantes, representan el 42% de los biomas áridos presentes en el mundo, con cerca de 7000000 km² en su estado original; ello quiere decir, que un 66.7% de bosques son consideradas en un alto grado de amenaza, debido a su enorme trayectoria histórica de transformación y degradación por acción humana (Linares-Palomino et al. 2011). Un caso puntual, se evidencia en América Latina, que el 66% de estos bosques ha sufrido procesos de destrucción (Quesada et al. 2009); donde estos ecosistemas ocurren comúnmente en núcleos de vegetación discontinua, los cuales de acuerdo a

Banda et al. (2016), a partir de datos de diversidad alfa y beta establecieron que se distribuyen desde el norte de México hasta Argentina y también incluyen las Antillas (Linares-Palomino 2006; Banda et al. 2016). Estos núcleos fueron designados como México, las Antillas, América Central y norte de Sur América, valles inter-Andinos del norte, valles inter andinos centrales, costa de los Andes Centrales (Linares-Palomino 2006; Banda et al. 2016). Y es así como, en los núcleos norte de Sur América, valles inter andinos del norte se encuentran los fragmentos disjuntos de Colombia.



EL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

En Colombia los bosques secos se encuentran distribuidos en los valles interandinos y también la región Caribe, siendo áreas que aún conservan los fragmentos de mayor tamaño del país (García et al. 2014). En los valles intermedios la mayor extensión es observada sobre el valle del río Magdalena, divididos en reducidos remanentes que, a su vez, son aislados del valle del río Cauca; entretanto, también se presentan reductos de estos bosques en la llanura Caribe, específicamente en los Montes de María y el Tayrona (García et al. 2014; Herazo-Vitola et al. 2017). Sin embargo, al igual que en el resto del Neotrópico, estos bosques han estado sujetos a fuertes cambios en el paisaje producto de la tala indiscriminada para el establecimiento de cultivos, pasturas y otros (García et al. 2014). La problemática de transformación del suelo e impacto antrópico en los bosques secos de Colombia es crítica, en 1993 se estimó que aproximadamente el 1.5% de la cobertura original (aproximadamente 80000 km²) había desaparecido, mientras que Etter et al. (2008) reconocen una extensión 8882854 ha. de dichos bosques en 2008, y éstos corresponden, al 34.23% que están siendo utilizadas para pasturas, el 28.25 para cultivos, 15.02 otros usos y solo el 22.50% fueron descritos en el 2014 como bosques con cobertura natural (García et al. 2014). Actualmente, solo queda menos del 4% de su cobertura original, y otro 5% representan bosques con intervención antrópica; en otras palabras, más del 90% de estos biomas se encuentran intervenidos (Pizano & García 2014).

La región caribeña, es la zona que aún presenta los bosques con la mayor cobertura, que según el Instituto Alexander von Humboldt para 1997 solo correspondía al 3.2% (133.133 ha.) de la cobertura original, y únicamente con ocho remanentes en su mayoría aislados y fragmentados que aún se conservan. García et al. (2014) estimaron para esta región alrededor de 533099 ha. de tierra que corresponden a zonas que históricamente estaban conformadas por fragmentos de bosque seco; ahora, 165338 ha., son catalogadas como zonas transformadas y solo 202423 ha., aún permanece como áreas naturales. Empero, a la fecha estas cifras no necesariamente reflejan el estado actual de dichos ecosistemas; por ejemplo, Pizano et al. (2014) indican que los Montes de María corresponden a las áreas mayor conservadas, sin embargo, análisis recientes muestran que estos bosques han sido fragmentados y degradados en los últimos años (Sampedro et al. 2014; Olascuaga & Mercado-Gómez 2016).

Además de la degradación antrópica del paisaje, estos bosques no han recibido atención enfocada a procesos de conservación en el país, siendo escasos los estudios que han abordado las características florísticas y biogeográficas (Prance 2006). Dentro de los estudios publicados se incluyen algunos inventarios y trabajos de caracterización de la vegetación en departamentos como la Guajira (Rieger 1976; Sugden & Robins 1979; Sugden & Forero 1982), Magdalena, en el Parque Tayrona (Lozano-C. 1984; Lozano-C. 1986; Carbonó-Delahoz & García 2010), además de los estudios realizados por Cuadros (1996) y el Instituto Alexander von Humboldt (1997) en varias localidades del Caribe. Sobre los valles interandinos se pueden incluir los estudios de los valles bajo y medio del río Magdalena (Mendoza 1999; Rodríguez 2001; García-G. & Rivera-D. 2009; Rivera-D. & Rangel-Ch. 2012), así como, en enclaves altoandinos secos (Becerra & Méndez 1990; Cano & Sarmiento 1997; Peñaloza 2001; González-M. & López-C. 2012).



VEGETACIÓN ASOCIADA AL NICHOS DE ANFIBIOS Y REPTILES



Un aspecto importante y poco evaluado son los tipos de vegetación que se encuentran actualmente en el bs-T del norte de Colombia, los cuales, varían en composición de especies, debido a gradientes en aspectos como la topografía, tipo de suelos, clima, entre otros. Díaz-Pérez (2012) evaluó la vegetación de la cuenca baja del río Suárez (departamento de Santander) que corresponde a un enclave xerofítico, y registró diferentes tipos de vegetación: áreas abiertas, matorral, escarpes, bosque degradado y bosque de borde de río. Este autor encontró que cada tipo de vegetación exhibía una riqueza y composición florística particular con muy pocas especies compartidas entre ellos. Estos resultados resaltan el valor en conservación de cada tipo de vegetación en el bs-T, incluso de aquellos altamente perturbados (Mendoza 1999; Pizano & García 2014).

En un estudio realizado por el Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio) con apoyo del Herbario UPTC, se caracterizó la estructura y composición de cuatro tipos de vegetación (bosque, pastizal, cultivo de palma de aceite y vegetación en borde de ciénaga) en los departamentos del Cesar y Magdalena (Figs. 1 y 2). En estos tipos de vegetación, acorde a las características estructurales, de disponibilidad de recursos y microclima, se observan numerosas especies de fauna (Rangel-Ch 2012; Pizano & García 2014) que incluyen más de 60 especies de anfibios y reptiles (ver Tabla 1, Capítulo VII). En los reptiles, uno de los dos grupos de vertebrados eje central de este libro, sobresalen especies con algún grado de amenaza o con muy poca información acerca de su historia natural y estado poblacional, por ejemplo, las tortugas *Kinosternon scorpioides scorpioides* (tapaculo) y *Chelonoidis carbonarius* (morrocoy) (Morales et al. 2015; Bedoya-Cañón et al. 2018a, b).

Por lo anterior, este capítulo pretende abordar las características fisonómicas de cuatro tipos de vegetación, asociadas al nicho de anfibios y reptiles en el bs-T, en los municipios de Gamarra -corregimiento de Palenquillo-, Chimichagua en Cesar, y Aracataca en Magdalena.

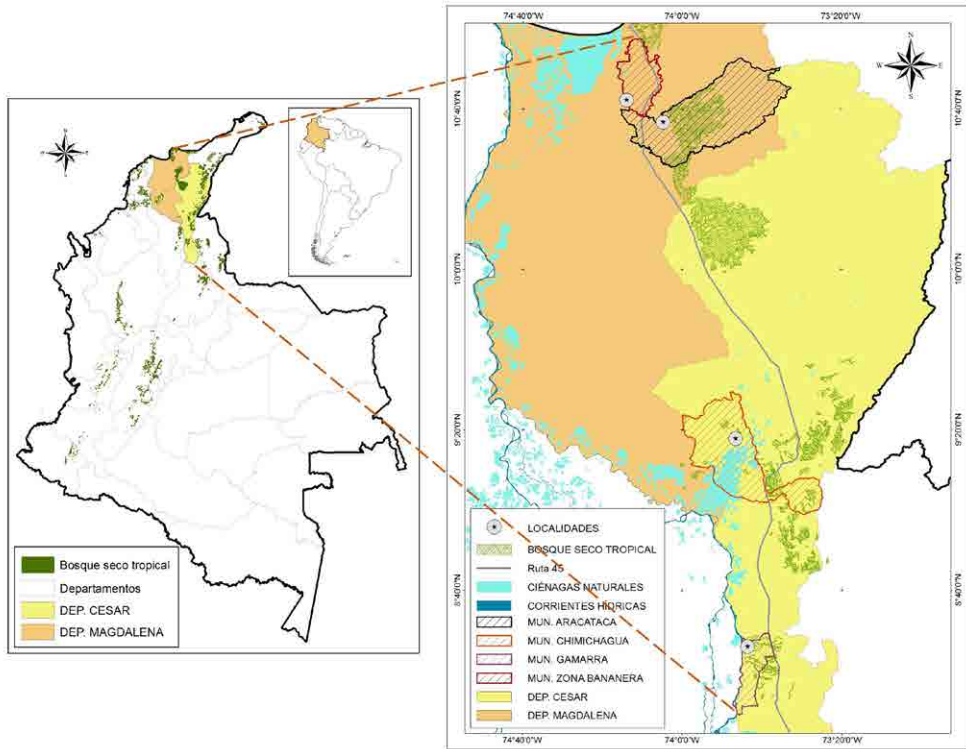


Figura 1. Localidades de estudio en los departamentos del Cesar (Municipios de Gamarra y Chimichagua) y Magdalena (Municipio de Aracataca y Zona Bananera), norte de Colombia, donde se estudió la estructura y composición vegetal de cuatro tipos de coberturas vegetales predominantes en dichos departamentos.

HÁBITATS

Existe una gran cantidad de conceptos para este término, que coinciden en definirlo como un espacio o área que presenta condiciones ambientales y recursos que permiten el desarrollo de un organismo (Odum 1963; Lincoln et al. 1982; Collin 1988; Dennis & Shreeve 1996; Hall et al. 1997; Calow 1999; Weddell 2002). De otro lado, también se ha definido en términos de funcionalidad basado en los recursos que presenta (Dennis 2003). En el área de estudio se definieron cuatro tipos de vegetación que forman los hábitats de anfibios y reptiles, escogidos previamente por la presencia y distribución de las especies *Kinosternon scorpioides scorpioides* y *Chelonoidis carbonarius*.



Figura 2. Imagen de cuatro tipos de hábitat de anfibios y reptiles presentes en los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. Bosque (A) Pastizal (B), Cultivo de Palma de aceite (C), Vegetación en Borde de Ciénaga (D). Fotos por Muñoz-Avila, J.A.

Bosque. Se encuentra asociado principalmente a fuentes hídricas, en riberas muy estrechas o en zonas no taladas. Este hábitat varía en la altura de los individuos, la densidad y cantidad de luz que penetra al suelo. Este último, es dependiente de la época del año y de las especies dominantes en cada lugar, debido a que algunas, durante un periodo del año pierden sus hojas (caducifolias), de manera parcial o total. De otro lado, se registran especies perennifolias (no pierden las hojas), que mantienen un ambiente más homogéneo durante el año.

Como especies arbóreas, predominan higuerones (*Ficus* sp.), caracolí (*Anacardium excelsum*), camoruco (*Sterculia apetala*) y guamo (*Inga* sp.). En el estrato arbustivo, se registran individuos de uvo (*Coccoloba* sp.), cordoncillo (*Piper* sp.), *Xylosma* sp., *Psychotria* sp., y cauchos (*Ficus* sp.). En el estrato herbáceo, con alturas hasta de 1.5 m, individuos de *Heliconia* sp., y pastos. La acumulación de hojarasca es mayor en aquellos bosques con hojas de gran tamaño como las de caracolí, camoruco,

uvo e higuerones; entre tanto, aquellas zonas donde las leguminosas predominan, esta capa es menor.

La estructura de estos bosques, varía desde los que presentan una estratificación vertical con abundantes individuos arbóreos, arbustivos y herbáceos (Fig. 2), hasta los que presentan árboles aislados con tallos gruesos (diámetro mayor a 40 cm), rodeados de plantas con tallos más delgados ("varillales"). A partir del grosor del tronco, son frecuentes los individuos leñosos con tallos delgados, esto refleja la dinámica de su flora, y buena tasa de regeneración. De igual forma, puede ser interpretado como un proceso natural (sucesión) que se da posterior a un evento de disturbio (Torres et al. 2012). A su vez, la presencia de árboles con doseles muy amplios y laxos, permiten el ingreso de luz, lo que favorece la presencia de una elevada cantidad de hierbas y arbustos, que sirven como fuente de alimento y resguardo para la fauna (Olascuaga & Mercado 2016). La pendiente en esta región es mínima, son terrenos usualmente planos, aunque existen zonas asociadas al piedemonte de la Serranía del Perijá y Sierra Nevada de Santa Marta, donde puede alcanzar hasta los 30° C.

Pastizal. Se considera como una zona ocupada por gramíneas, expuesta a intensivas prácticas de manejo (limpieza, fertilización y ganadería), que limitan el desarrollo de individuos arbóreos y arbustivos, debido a que los suelos son generalmente compactados por el pisoteo del ganado; en ocasiones hay árboles que no han sido talados y ofrecen sombra al ganado. Algunas de estas zonas fueron aprovechadas inicialmente para agricultura y posteriormente abandonadas, mientras que, en otros lugares, el control del crecimiento de plantas leñosas, es mediante el fuego, actividad que genera riesgo para la fauna existente.

En este hábitat el estrato herbáceo es dominante por presentar la mayor abundancia (90%), seguido de los árboles (5%), el crecimiento rasante (3%) y arbustos (2%) (Fig. 2). Se destacan especies de los

géneros principalmente herbáceos que no superan 1.5 m, como: *Melochia*, *Verbena*, *Stachytarpheta*, *Tribulus*, *Sida*, *Wissadula*, *Croton*, *Euphorbia* y *Cyperus*.

En las épocas de sequía, el suelo se observa desprotegido y compacto, recibiendo una gran cantidad de radiación solar, que, sumado a los vientos, inciden en el proceso de denudación del mismo; sin embargo, también es la época de floración y fructificación de algunas especies de los géneros *Sterculia*, *Serjania*, *Bonamia*, *Merremia*, *Cordia*, entre otros. Y es así, que, durante los meses de lluvias, el reverdecimiento es notable, proporcionando alimento y protección a la fauna de estas áreas.

Cultivos de palma de aceite. El establecimiento de estos cultivos, especie *Elaeis guineensis* en la región Caribe es amplio, siendo hoy en día uno de los hábitats más frecuentes en esta zona (Rey-Sabogal 2013). Se caracteriza por establecerse con una densidad de siembra de 5 metros entre individuos, con hojas largas y abundantes, y el tronco en ocasiones presenta la base de la hoja en descomposición, adheridas al tallo. Este hábitat favorece el crecimiento de individuos herbáceos que alcanzan hasta el 94% de la abundancia, seguido de bejucos (3%) y rasantés (1%) -hierbas postradas sobre el suelo- (Fig. 2). Entre los géneros más frecuentes están *Davilla*, *Talinum*, *Cyperus*, *Ruellia*, *Pilea* y varias especies de pastos.

El tiempo del cultivo es otro factor que incide en la cantidad de luminosidad que ingresa al suelo y en el tipo de flora que se establece asociada a este cultivo. El ingreso de luz oscila entre el 40 y 50% debido a la distancia entre individuos, que favorece el crecimiento de hierbas y arbustos; adicionalmente, la caída de las hojas de palma, genera microhábitats favorables para el resguardo de la fauna (paleras). Debido a que el riego de algunos cultivos proviene de bocatomas de ríos, se observan suelos arenosos en varios sectores.



Vegetación en borde de ciénaga. Este hábitat se localiza en áreas adyacentes a las ciénagas donde predomina el buchón de agua (*Eichornia crassipens*), junto a individuos de *Mimosa*, *Ludwigia*, *Nymphaea*, *Cyperus*, *Neptunia* y *Salvinia*. La forma de crecimiento que impera es la herbácea, con un gran número de especies con ciclos de vida anuales (Fig. 2). Sin embargo, se registran algunas especies arbóreas y arbustivas aisladas, que resisten periodos de inundación, debido a la dinámica que presenta este hábitat a lo largo del año, con fluctuaciones ascendentes y descendentes del espejo de agua según la época. En los periodos secos, las plantas que crecen en el borde, mueren y la materia orgánica en descomposición, es arrastrada durante

la época de lluvia e incorporada dentro de la ciénaga, lo cual, apoya el proceso de colmatación y reduce la cantidad de agua disponible y almacenada (Rangel-Ch et al. 2012).

En esta región se presentan espejos de agua artificiales creados por los pobladores para el almacenamiento de agua (jagüeyes), los cuales generalmente carecen de vegetación aledaña, por lo que se reducen rápidamente en las épocas secas, comparado con las ciénagas. Los suelos que quedan expuestos al descender el agua, son blandos cuando presentan humedad, y duros (como rocas) y fracturados cuando se secan, lo que impide el crecimiento de cualquier tipo de flora en estas condiciones.

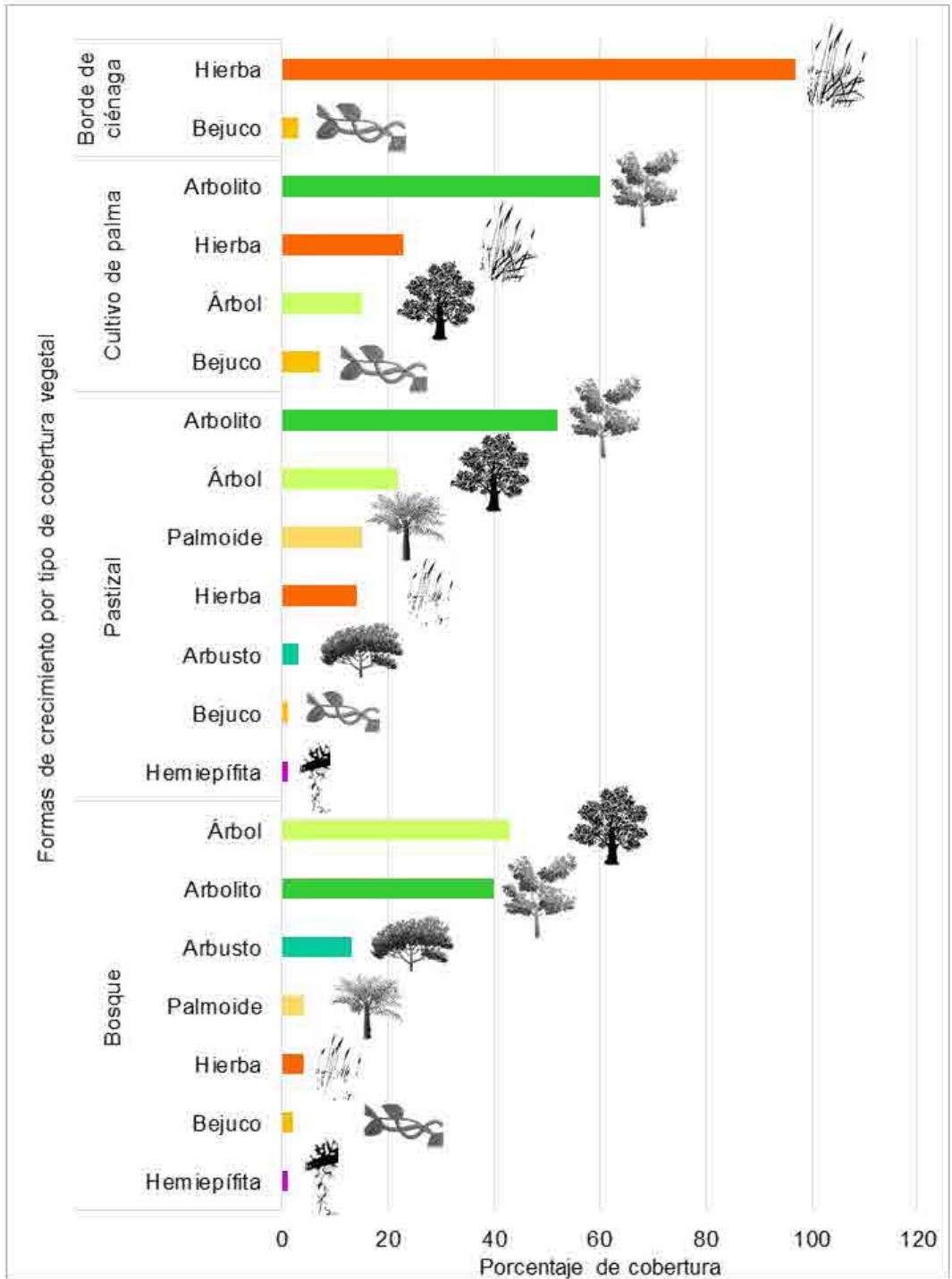


Figura 2. Estructura vertical de los cuatro tipos de hábitat, teniendo en cuenta los valores de porcentaje de cobertura (%) por forma de crecimiento.



IMPORTANCIA DE ESTUDIAR EL HÁBITAT DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL CARIBE, CON FINES DE CONSERVACIÓN

La importancia que estos organismos juegan en los ecosistemas del Caribe es significativa; de un lado, hacen parte de la red trófica que mantiene el equilibrio ecológico en esta región, y de otras, en reducir las poblaciones de insectos, muchos de los cuales son plagas. A su vez, debido al conocimiento de los requerimientos de algunas especies para su supervivencia, pueden ser utilizadas como bioindicadores del estado de conservación del hábitat.

Un aspecto fundamental en el hábitat, es la estructura y composición de la vegetación, la cual determina las especies de fauna que en ella pueden resguardarse. Lo anterior, se debe a que estos lugares son uti-

lizados como centros de anidamiento, alimentación, regulación, entre otros. Los anfibios y reptiles, son organismos que, debido a ser ectotermos, requieren termorregularse activamente, lo cual, depende de la selección o cambio de microhábitats térmicos, que les permita mantener temperaturas corporales apropiadas (Paternina 2016). Por lo anterior, las condiciones del hábitat en cuanto a la cantidad de luz que ingresa al sotobosque, la cantidad de hojarasca, la estabilidad o cambio en las condiciones ambientales durante el año (con plantas perennifolias o caducifolias), la cercanía a fuentes de agua, entre otros, favorecerá la permanencia de unos y la migración o extinción parcial o temporal de otros.





COMENTARIOS FINALES Y RECOMENDACIONES

El bs-T en Colombia se encuentra altamente fragmentado, y aún es modificado o destruido, debido, entre diversas razones, al incremento de actividades agropecuarias. Es necesario establecer estrategias de mitigación ambiental, que favorezcan la conservación de la diversidad presente en los remanentes de bosque que aún persisten en los valles interandinos y el norte de Colombia.

La vegetación presente en el bs-T ha sido utilizada ampliamente como combustible (leña y carbón) y material de construcción (madera), desaprovechando su uso potencial como proveedor de alimentos (López et al. 2016). Esto se asocia al desconocimiento que se tiene de este ecosistema en torno al potencial del mismo como generador de diversos bienes y servicios ambientales. Es importante que se encaminen investigaciones que permitan conocer el contenido nutricional de las plantas en el bs-T y aspectos generales de su biología; esto permitiría optimizar planes de recuperación y manejo que favorecerían la diversidad natural en este ecosistema, a la vez que, generaría ingresos económicos para los pobladores locales.

Con la modificación del bs-T en el norte de Colombia, muchas especies de árboles típicas de la región (e.g. higuerones, caracolí, camoruco y guamo) están siendo diezgadas en su tamaño poblacional, lo que afecta la dinámica natural de la vegetación y mucha de su fauna asociada, ya que se alteran regímenes microclimáticos.

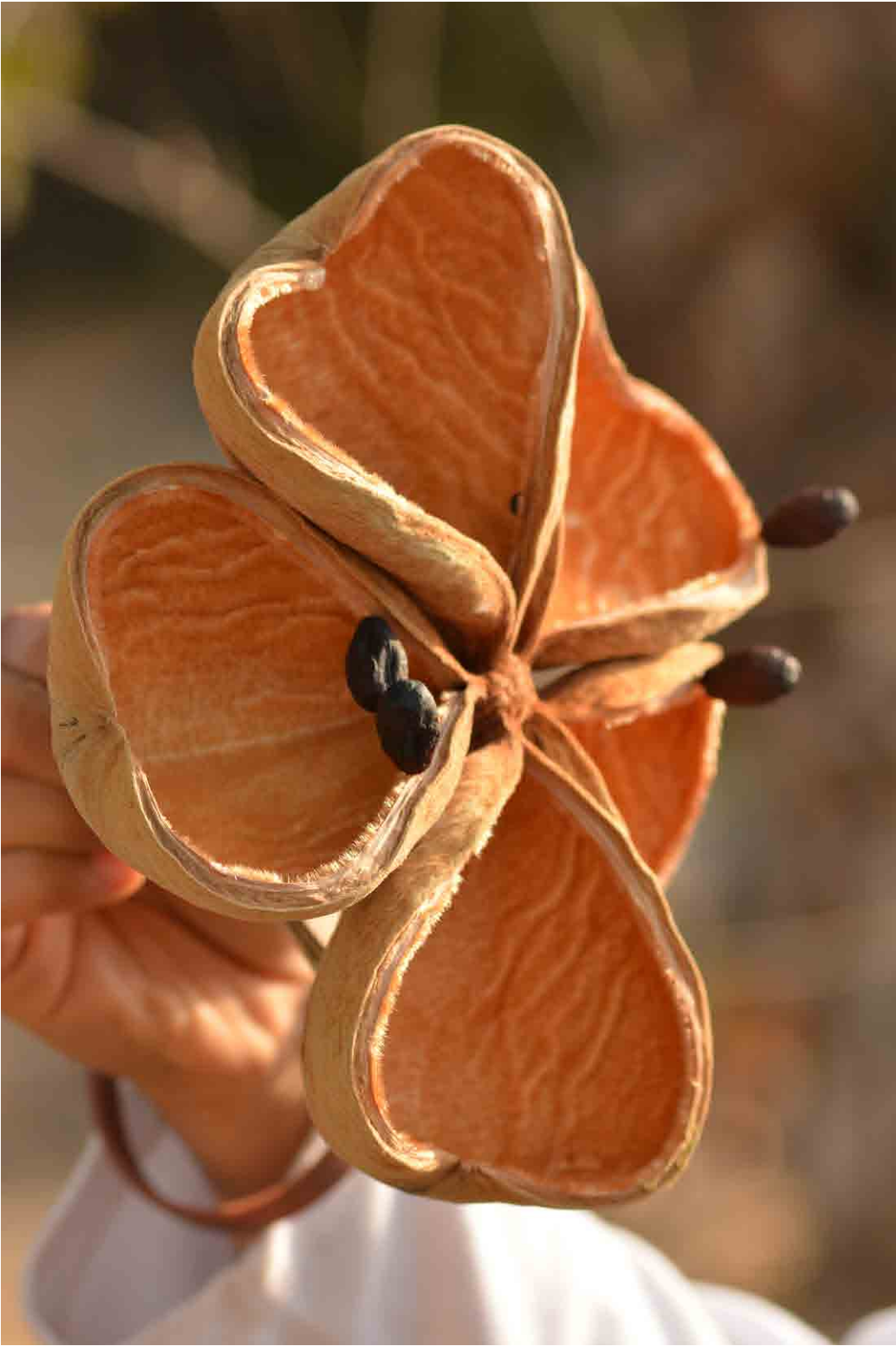
Pese a que el área de cobertura boscosa en los departamentos del Cesar y Magdalena se ha reducido drásticamente, la estructura de la vegetación en algunos remanentes de bosque, permite inferir que se está dando un recambio natural, lo que ayudaría a la preservación del bs-T. Así mismo, la presencia de algunas especies arbóreas y arbustivas en pastizales, sugiere un banco de semillas latente que, en un futuro, si las condiciones climáticas son las adecuadas, podría favorecer procesos de regeneración natural.





REFERENCIAS

- Al Tawaha, A.R., Turk, M., Abu-Zaitoon, Y., Aladaileh, S., Alrawashdeh, I., Alnaimat, S., Al-Tawaha, A., Aludatt, M., Wedyan, M. (2017): Plants adaptation to drought environment. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 23: 381-388.
- Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pennington, R. T. (2016): Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387. doi: 10.1126/science.aaf5080
- Becerra, J.X. (2005): Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 10919-10923.
- Becerra, C., Méndez, A. (1990): Contribución al estudio de la flora del Municipio de Ráquira (Boyacá). Tesis inédita de pregrado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Bedoya-Cañón, M.A., Muñoz-Avila, J.A., Vargas-Salinas, F. (2018a): Morphology and natural history of the mud turtle *Kinosternon scorpioides scorpioides* in populations of northern Colombia. *Herpetological Review* 49: 210-214.
- Bedoya-Cañón, M.A., Muñoz-Avila, J.A., Vargas-Salinas, F. (2018b): Tortugas Tapaculo y Morrocoy. Amigas para conocer y conservar. Cartilla de educación ambiental, ECOPETROL-UPTC.
- Calow, P. (1999): Blackwell's concise encyclopedia of ecology. Blackwell Sciences.
- Cano, M.A., Sarmiento, F. (1997): Contribución al estudio de la vegetación montana seca de la Sabana de Bogotá, Región Mondoñedo, Municipio de Mosquera. *Diógenes* 4: 182.
- Carbonó-Delaho, E., García, H. (2010): La vegetación terrestre en la ensenada de Neguanje, parque nacional natural Tayrona (Magdalena, Colombia). *Caldasia* 32: 235-256.
- Castillo-Campos, G., Halffter, G., Moreno, C. (2008): Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 17: 1701-1714.
- Collin, P.H. (1988): Dictionary of ecology and the environment. Peter Collin Publishing.
- Cuadros, H. (1996): Vegetación caribeña. En Caribe Colombia. FEN, Colombia, Bogotá: 67-84.
- Dennis, R.L.H. (2003): Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *OIKOS* 10: 417-426.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. (1996): Butterflies on British and Irish offshore islands. Gem Publishing Company.
- Díaz-Pérez, C.N. (2012): Análisis florístico y fitogeográfico de la cuenca baja del cañón del río Suárez (Santander, Colombia). Tesis maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- Etter, A., McAlpine, C., Possingham, H. (2008): Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the Association of American Geographers* 98: 2-23.
- García-G., J., Rivera-D., O. (2009): Composición florística del bosque del Aguil (Aguachica, Cesar) con anotaciones sobre su estructura. En: J.O. Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja mon-



- taña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales- Corpocesar: 575-601. Bogotá. D.C.
- García, H., Corzo, G., Isaac, P., Etter, A. (2014): Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: Insumos para su conservación. En: *El Bosque Seco Tropical En Colombia*, p. 228-251. Pizano, C., García, H., (Eds). Bogotá, D.C., Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- González-M., R., López-Camacho, R. (2012): Catálogo de las plantas vasculares de Ráquira (Boyacá), flora andina en un enclave seco de Colombia. *Colombia Forestal* 15: 55-103.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L. (1997): The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- Herazo-Vitola, F., Mendoza-Cifuentes, H., Mercado-Gómez, J. (2017): Estructura y composición florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre – Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 8: 71-82.
- Instituto Alexander von Humboldt (1997): Caracterización ecológica de cuatro remanentes de bosque seco de la región Caribe colombiana Villa de Leyva: Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA.
- Janzen, D.H. (1988): Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson EO. (Ed) *Biodiversity*. Washington D.C: National Academy Press.
- Linares-Palomino, R. (2006): Phytogeography and floristics of seasonally dry tropical forests in Peru. En: Pennington RT., Lewis GP y Ratter JA. (Eds). *Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, biogeography, and conservation*, CRC Press.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T. (2011): Neotropical seasonally dry forests: Diversity, endemism, and biogeography of woody plants. I.E: *Seasonally dry tropical forests: Ecology and Conservation*, p. 3-21. Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds). Island Press/Center for Resource Economics.
- Lincoln, R.J., Boxshall, G.A., Clark, P.F. (1982): *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press.
- López, C.R., Sarmiento, C., Espitia, L., Barrero, A.M., Consuegra, C., Gallego, C.B. (2016): 100 plantas del Caribe colombiano: Usar para conservar: aprendiendo de los habitantes del bosque seco. Fondo Patrimonio Natural, Bogotá D.C. Colombia.
- Lozano-C., G. (1984): Comunidades vegetales del flanco norte del cerro "El Cielo" y la flora vascular del Parque Nacional Tayrona (Magdalena, Colombia). En: Hammen VD & Ruíz, (Eds). *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) Transecto Buritaca-la Cumbre*. En *estudios de Ecosistemas Tropandinos*. Berlín: J Cramer.
- Lozano-C., G. (1986): Comparación Florística del Parque Nacional Natural Tayrona, La Guajira y La Macuira-Colombia y los Médanos de Coro-Venezuela. *Mutisia* 67: 1-26.
- Mendoza-C., H. (1999): Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21: 70-94.
- Mercado-Gómez, J., Escalante, T. (2018): Areas of endemism of the Neotropical species of Capparaeae. *Biological Journal of the Linnean Society*: 1-14.
- Morales Betancourt, M.A., Páez, V.P., Lasso, C.A. (2015): Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia: Evaluación 2012-2013 y Propuesta 2015-2020. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Asociación Colombiana de Herpetología y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Bogotá.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. (1986): Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. (1995): Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock SH., Mooney HA y Medina E, (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*, vol. 85. Cambridge: Cambridge University Press.
- Odum, E.P. (1963): *Ecology*. Holt, Rinehart and Winston.
- Olascuaga, D., Mercado-Gómez, J. (2016): Análisis de la vegetación sucesional en un frag-

- mento de bosque seco tropical en Tolujiejo-Sucre (Colombia). *Colombia Forestal* 19: 23-40.
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, E., D'Amico, J., Itoua, I., Strand, H., Morrison, J., Loucks, C., Allnutt, T., Ricketts, T., Kura, Y., Lamoreux, J., Wettengel, W., Hedao, P., Kassem, K. (2001): Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Paternina Cruz, R.F. (2016): Estrategia de termorregulación y riesgo de extinción de *Atractus crassicaudatus* (Squamata: Dipsadidae) asociado al calentamiento global. Tesis maestría. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A. (2009): Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437-457.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K., Butterworth, C.A. (2004): Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 359: 515-538.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G.P., Klitgaard, B.B., Hughes, C.E. (2010): Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 13783-13787.
- Peñaloza, G. (2001): Flórmula del enclave árido de la región del Chechua (Suesca-Nemocón, Cundinamarca). Tesis inédita de pregrado. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Pizano, C., García H. (2014): El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.
- Pizano, C., González, R., González, M., Castro-Lima, R., Rodríguez, N., Idárraga, A., Vargas, W., Vergara-Varela, H., Castaño-Naranjo, A., Devia, W., Rojas, A., Cuadros, H., Lázaro-Toro, J. (2014): Plantas de los bosques secos de Colombia. En: Pizano C & García H., (Eds). *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá, DC: Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt.
- Prance, G.T. (2006): Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *Journal of Biogeography* 33: 385-386.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espirito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F.S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Sanchez-Montoya, G. (2009): Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Rangel-Ch, J.O. (2012): La vegetación de la región Caribe de Colombia: Composición florística y aspectos de la estructura. 365-476 p. *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Rangel-Ch., J.O. (Ed). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Rangel-Ch, J.O., Jaramillo-J., A., Parra, L.N., Rivera, O., Rocha, M., Álvarez, J.P., García, Y., Amat, G., Arellano-P., H., Avella-M., A., Carvajal-C., J., Galvis, G., Cortés, D., Moreno, C., López, Y., Morales, I., Romero, I., Ávila, S., Estupiñán, M., Delgado, P. & Ardila, M. (2012): *Colombia Diversidad Biótica. Publicación Especial No. 7. Las Ciénagas del departamento del Cesar: Zapatos y ciénagas del sur*, Biodiversidad y Conservación. Rangel-Ch., J.O. (Ed). Corpocesar – Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Rey-Sabogal, C. (2013): Análisis espacial de la correlación entre cultivo de palma de aceite y desplazamiento forzado en Colombia. *Cuadernos de Economía* 32: 683-718.
- Rieger, W. (1976): *Vegetationskundliche unter-*



- suchungen auf Guajira-Halbinsel (Nordost-Kolumbien) Geographischen Institut der Justus Liebig - Universität Gießen: Alemania.
- Rivera-D, O., Rangel-Ch, J.O. (2012): Diversidad de espermatófitos de la región Caribe Colombiana. 199-317 p. Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia. Rangel-Ch., J.O. (Ed). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Rodríguez, G.M. (2001): Inventario florístico del bosque seco tropical (bs-T) en la hacienda 'El Ceibal', Santa Catalina (Bolívar), con énfasis en las especies asociadas a la dieta del títi cabeciblanco (*Sanguinus oedipus*). Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Sampedro, M.A., Gómez, F.H., Ballut, D.G. (2014): Estado de la vegetación en localidades abandonadas por "desplazamiento", en los montes de María Sucre, Colombia RECIA 6: 184-193.
- Sudgen, A.M., Robins, R.J. (1979): Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombia cloud forest, I. the distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11: 175 - 188.
- Sudgen, A.M., Forero, E. (1982): Catálogo de las plantas vasculares de la Guajira con comentarios sobre la vegetación de la Serranía de la Macuira. Colombia Geográfica (Revista IGAC) 10: 23-75.
- Torres, G., A.M., Adarve, J.B., Cárdenas, M., Vargas, J.A., Londoño, V., Rivera, K., Home, J., Duque, O.L., González, A.M. (2012): Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 66-84.
- Weddell, B.J. (2002): *Conserving living natural resources*. Cambridge University Press.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites, Jr. J.W. (2011): Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.
- Willis, C.G., Franzone, B.F., Xi, Z., Davis, C.C. (2014): The establishment of Central American migratory corridors and the biogeographic origins of seasonally dry tropical forests in Mexico. *Frontiers in Genetics* 5: 1-14.



Engystomops pustulosus



CAPÍTULO II
**SISTEMÁTICA Y
TAXONOMÍA DE ANFIBIOS**



Lithobates catesbeianus



Sandy Arroyo

Laboratorio de Anfibios, Grupo Cladística Profunda y
Biogeografía Histórica, Instituto de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
Email: sbarroyos@unal.edu.co

Giovanni Chaves-Portilla

Fundación Ecodiversidad Colombia,
Bogotá, Colombia.
Email: gchavesp@gmail.com

Mauricio Rivera-Correa

Grupo Herpetológico de Antioquia, Instituto de Biología,
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
Email: mauriciorivera79@gmail.com

Marco Rada

Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências,
Departamento de Zoologia, Rua do Matão,
São Paulo, Brasil.
Email: radamarco@gmail.com





Boana boans

RESUMEN

Con 814 especies formalmente descritas, Colombia es el segundo país con mayor diversidad de anfibios en el planeta, representando el 10.5% de las cifras de riqueza a nivel global. Alrededor del 60% de la diversidad de anfibios en Colombia está restringida a la región Andina, en donde además, se presenta el mayor grado de endemismo. En contraste con los Andes, la región Caribe de Colombia contiene solo 104 especies, un 10% de la riqueza de anfibios en el país, considerándose tradicionalmente como una de las regiones menos diversas. El 70% de estas especies se encuentran restringidas a los bosques de niebla del piso térmico frío encontrados en la Sierra Nevada de Santa Marta, mientras que el 30% restante corresponde a especies con distribución en el piso térmico cálido, frecuentemente llamado "tierras bajas". Para los bosques secos tropicales (bs-T) en los departamentos del Cesar y Magdalena se registra un total de 32 especies de anfibios en los órdenes Anura y Gymnophiona. Anura (ranas y sapos) está representada por 30 especies (20 géneros, 11 familias) siendo Hylidae la familia más diversa con nueve especies y seis géneros, seguida de Leptodactylidae con siete especies y cuatro géneros; las restantes familias están representadas por una o dos especies. Para el orden Gymnophiona, solo existen registros de cuatro especies (2 géneros, 2 familias) en el bs-T del Cesar y Magdalena. Además de documentar los anfibios que habitan en este ecosistema y dichos departamentos, en este capítulo se identifican algunos vacíos de información, se hacen aportes taxonómicos para reconocer las especies basados en su fenotipo, finalmente, se hace una breve mención a algunas hipótesis filogenéticas recientes.

Palabras clave: Amphibia, Biodiversidad, Diversidad críptica, Especializaciones a ecosistemas secos.

INTRODUCCIÓN

Colombia, con 814 especies formalmente descritas y reconocidas, es el segundo país con mayor diversidad de anfibios en el planeta (Frost 2018). Esta diversidad, que representa el 10.5 % de los anfibios conocidos, está agrupada taxonómicamente en 14 familias del orden Anura (756 especies de ranas y sapos), cinco familias del orden Gymnophiona (32 especies de cecilias) y dos familias del orden Caudata (26 especies de salamandras; Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997; Frost 2018). Alrededor de 500 especies (60% de la diversidad de anfibios en Colombia) están distribuidas en la región Andina que, a su vez, exhibe el mayor número de especies endémicas (317 especies; Bernal & Lynch 2008). En contraste con los Andes, la región Caribe de Colombia es una de las menos diversas en anfibios con un total de 104 especies; el 70% de estas especies tienen una distribución restringida a bosques de niebla en la Sierra Nevada de Santa Marta, mientras que el 30% restante corresponde a especies distribuidas en las tierras bajas (menos de 1000 metros de altitud) que en muchos casos también están presentes en los valles interandinos de los ríos Magdalena y Cauca (Romero-Martínez & Lynch 2012). Este patrón de distribución y similitud de especies se debe a que los anfibios andinos suelen tener una distribución restringida, mientras que las comúnmente conocidas como especies de tierras bajas son de distribución generalmente más amplia (Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997).

Diferentes formaciones vegetales confluyen en el Caribe colombiano: manglar, bosque seco tropical, y bosques húmedos tropicales (encima de los 1000 metros de altitud). Los bosques húmedos se encuentran en la región sur y sur oriente del depar-



tamento de Córdoba, en el sur del departamento de Bolívar (Serranía de San Lucas), en el departamento de Magdalena (Sierra Nevada de Santa Marta) y en los departamentos del Cesar y La Guajira (Serranía de Perijá; Rangel-Ch. et al. 1997; Cárdenas-Bautista et al. 2012). La formación vegetal predominante en la región Caribe es el bosque seco tropical (bs-T), uno de los ecosistemas más fragmentados y degradados en Colombia (Etter et al. 2008). De la riqueza de especies de anfibios conocidas para el país, 82 habitan en bs-T; la región Caribe es donde mejor se



ha documentado la diversidad de anfibios en este ecosistema (Urbina-Cardona et al. 2014).

En este capítulo se documentan los anfibios que habitan el bs-T del norte de Colombia, específicamente de aquellos en los departamentos del Cesar y Magdalena, con base en registros, datos de colecciones científicas y literatura publicada (Renjifo & Lundberg 1999; Cuentas et al. 2002; Dueñez-Gómez et al. 2004; Rueda-Almonacid et al. 2008; Moreno-Arias et al. 2009; Romero-Martínez &

Lynch 2010; Rueda-Solano & Castellanos-Barliza 2010; Medina-Rangel et al. 2011; Acosta-Galvis 2012a,b; Romero-Martínez & Lynch 2012; Blanco-Torres et al. 2013; Paternina-H. et al. 2013; Angarita-M. et al. 2015). Igualmente se realiza una breve mención a algunas de las hipótesis filogenéticas más recientes, y se identifican vacíos de información con el objetivo de priorizar y estimular futuras investigaciones que contribuyan a documentar y conocer la diversidad de anfibios en el bs-T de esta región del país.



Pseudis paradoxa

ANFIBIOS DEL BOSQUE SECO TROPICAL EN CESAR Y MAGDALENA

En el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena se han registrado 33 especies de anfibios pertenecientes a los órdenes Anura y Gymnophiona. El orden Anura es el más diverso con 29 especies en 20 géneros y 11 familias; el orden Gymnophiona está representado por solo cuatro especies en dos géneros y dos familias (Tabla 1). Ninguna especie del orden Caudata ha sido registrada para el bs-T

de la región Caribe de Colombia; las especies de este orden se encuentran principalmente en los enclaves húmedos de las estribaciones andinas, en los bosques de niebla de la Sierra Nevada de Santa Marta (una especie: *Bolitoglossa savagei*), la porción norte de las cordilleras Occidental y Central, y en el Valle medio del río Magdalena (Acosta-Galvis 2012b).

Tabla 1. Riqueza de especies, categoría de amenaza, horas de actividad y microhábitat de anfibios registrados en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. Categoría de amenaza acorde a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN: Casi amenazada (NT), Preocupación menor (LC), Datos deficientes (DD), Vulnerable (VU), en peligro (EN).

TAXÓN	CATEGORÍA DE AMENAZA	ACTIVIDAD/MICROHÁBITAT
ANURA		
Aromobatidae		
<i>Allobates ignotus</i>	EN	Diurno y terrestre, activo sobre hojarasca, suelo desnudo, rocas y troncos caídos.
Bufoidea		
<i>Rhinella humboldti</i>	NE LC	Nocturno y terrestre, habita pastizales y matorrales cercanos a cuerpos de agua permanentes o estacionales.
<i>Rhinella horribilis</i>	NE LC	Crepuscular/Nocturno y terrestre, habita en hábitats abiertos y perturbados como pastizales y cultivos.
Ceratophryidae		
<i>Ceratophrys calcarata</i>	LC	Crepuscular/Nocturno, terrestre y fosorial.
Craugastoridae		
<i>Craugastor metriosistus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en hojarasca.
<i>Craugastor raniformis</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en hojarasca, troncos, piedras y vegetación baja.
Dendrobatidae		
<i>Colostethus ruthveni</i>	NT	Diurna y terrestre, activa sobre suelo desnudo, hojarasca y rocas.
<i>Dendrobates truncatus</i>	LC	Diurna y terrestre, activa en hojarasca y rocas en hábitats intervenidos alejados a quebradas.
Hemiphractidae		
<i>Cryptobatrachus boulengeri</i>	VU	Crepuscular/Nocturna, activa en rocas de quebradas con corriente fluída.
Hylidae		
<i>Boana boans</i>	LC	Crepuscular/Nocturna y arbórea, frecuente en árboles de borde de cañadas y quebradas.
<i>Boana pugnax</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa en las hojas y troncos de árboles asociados a cuerpos de agua permanente.
<i>Boana xerophylla</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre los árboles y arbustos de cuerpos de agua lénticos y lóticos.
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	LC	Nocturna y semiacuática, común en vegetación herbácea emergente de charcas y lagunas.
<i>Pseudis paradoxa</i>	LC	Nocturna y acuática, vive en cuerpos de agua de zonas abiertas o ecotonales.
<i>Scarthyia vigilans</i>	LC	Nocturna y semiacuática, activa en vegetación adyacente o emergente de cuerpos de agua lénticos.
<i>Scinax rostratus</i>	LC	Nocturna y arbórea, vive en vegetación asociada a cuerpos de agua.
<i>Scinax ruber</i>	LC	Nocturna y arbórea, común en vegetación arbustiva y herbácea aunque algunos machos vocalizan desde el suelo.

TAXÓN	CATEGORÍA DE AMENAZA	ACTIVIDAD/MICROHÁBITAT
<i>Trachycephalus typhonius</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre ramas y troncos de los árboles de sabanas o zonas inundables (complejos cenagosos).
Leptodactylidae		
<i>Engystomops pustulosus</i>	LC	Nocturna y terrestre, se encuentra en charcas y zanjas en pastizales.
<i>Leptodactylus fragilis</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa sobre hojarasca o vegetación baja de humedales y charcas temporales.
<i>Leptodactylus fuscus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en suelo desnudo, hojarasca o pastizales.
<i>Leptodactylus insularum</i>	NE	Nocturna y terrestre, frecuente en cuerpos de agua lénticos o en áreas inundadas.
<i>Leptodactylus poecilochilus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa sobre hojarasca o vegetación baja de charcas y humedales.
<i>Pleurodema brachyops</i>	LC	Nocturno y terrestre, activo en la hojarasca o suelo desnudo.
<i>Pseudopaludicola pusilla</i>	LC	Nocturna y terrestre/arbustiva, se encuentra sobre suelo desnudo, hojarasca o vegetación baja.
Microhylidae		
<i>Elachistocleis panamensis</i>	LC	Nocturna y terrestre/semifosorial, vive a nivel del suelo, en hojarasca o sobre vegetación poco frondosa.
<i>Elachistocleis pearsei</i>	LC	Nocturna y terrestre/semifosorial, vive a nivel del suelo, en hojarasca o sobre vegetación poco frondosa.
Phyllomedusidae		
<i>Phyllomedusa venusta</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre los árboles asociados a caminos, cultivos y charcas temporales.
Ranidae		
<i>Lithobates vaillanti</i>	LC	Diurna/Nocturna y acuática, vive en el borde de charcas o lagunas en bosque, potreros y cultivos.
GYMNOPHIONA		
Caeciliidae		
<i>Caecilia caribea</i>	DD	Fosorial. Vive en sabanas y pastizales.
<i>Caecilia subnigricans</i>	LC	Fosorial. Vive en sabanas y pastizales.
<i>Caecilia</i> sp.	-	Fosorial.
Typhlonectidae		
<i>Typhlonectes natans</i>	LC	Acuática de ecosistemas cenagosos.

La fauna de anfibios en el bs-T del Cesar y Magdalena reportada en este capítulo concuerda con el patrón de diversidad encontrado en las tierras bajas de la región Caribe de Colombia, en donde Hylidae y Leptodactylidae son las familias con mayor número de especies (Romero-Martínez & Lynch 2012). Hylidae ha sido la familia más representada en es-

tudios realizados en sistemas cenagosos presentes en los departamentos del Cesar (Paternina-H. et al. 2013) y Córdoba (Romero-Martínez & Lynch 2012), en enclaves secos y ciénagas del departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012a). Así como en ciénaga y cultivos agroforestales del departamento del Magdalena (Dueñez-Gómez et al. 2004; Angarita-M. et

al. 2015), y en tierras bajas de la Serranía de Perijá (Moreno-Arias et al. 2009). Con respecto a la familia Leptodactylidae, esta ha sido la más representada en los estudios en sistemas secos del Parque Nacional Natural Tayrona en el departamento del Magdalena (Rueda-Solano & Castellanos-Barliza 2010), en el valle medio del río Ranchería en la Guajira (Blanco-Torres et al. 2013), y en el Santuario de los Besotes en el departamento del Cesar (Rueda-Almonacid et al. 2008).

Basados en los registros de anfibios en el bs-T del Caribe colombiano, es posible inferir que algunas especies estarían presentes en los departamentos del Cesar y el Magdalena, pero que no han sido registradas directamente en estos territorios como consecuencia de los pocos inventarios biológicos ahí realizados (Fig. 1). Un ejemplo de ello son las especies de la familia Centrolenidae (i.e. ranas de cristal) *Hyalinobatrachium fleischmanni* y *Espadarana prosoblepon*, la

primera registrada en el municipio de Tolú, departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012b) y la segunda en el Santuario de Fauna y Flora Los Colorados en el departamento de Bolívar (Romero-Martínez & Lynch 2012). Algo similar sucedería para las ranas arbóreas (Hylidae) *Dendropsophus ebraccatus* y *Smilisca sila*, que han sido registradas en los departamentos de Atlántico, Bolívar y Córdoba (Romero-Martínez et al. 2008; Romero-Martínez & Lynch 2012; Acosta-Galvis 2012b) y para *Agalychnis callidryas* (Phyllomedusidae) que es conocida para el municipio de Turbaco (Bolívar; Romero-Martínez & Lynch 2012). Con respecto a especies del orden Gymnophiona, llama la atención la ausencia de registros de *Caecilia isthmica*, una especie reportada para Panamá y en el noroccidente de Colombia. No obstante, dicha ausencia de registro podría deberse más a un sesgo de muestreo y a las limitaciones en los métodos de búsqueda tradicionalmente empleados en inventarios de anfibios; las cecilias presentan hábitos fosoriales que dificultan su detección en campo.

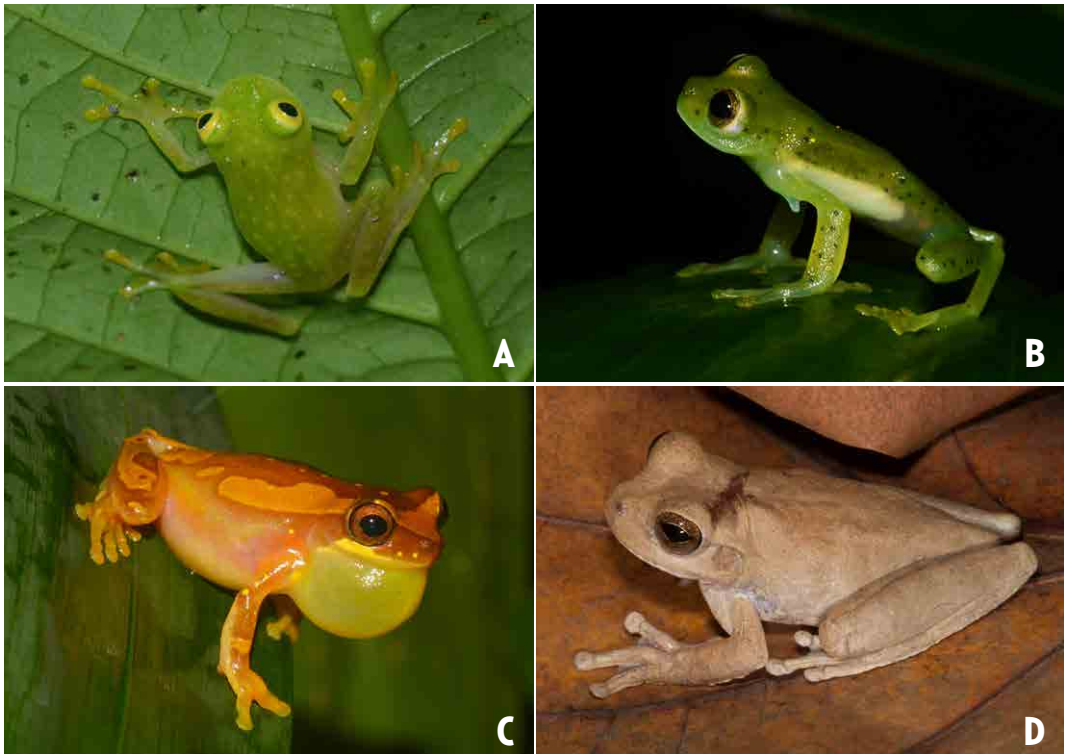


Figura 1. Imágenes de algunas especies de anuros de probable presencia en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia: *Hyalinobatrachium fleischmanni* (A), *Espadarana prosoblepon* (B), *Dendropsophus ebraccatus* (C), *Smilisca sila* (D). Las imágenes no necesariamente corresponden a las poblaciones observadas en el Caribe colombiano.

Por otra parte, un análisis de similitud entre la fauna de anfibios en el bs-T del Cesar y Magdalena, y la presente en otras regiones de Colombia, muestran que las especies en el bs-T de la región Caribe de Colombia están más asociadas con aquellas en el valle interandino del río Magdalena, que a cualquier otra región biogeográfica del país (Acosta-Galvis 2012a,b). No obstante, es claro que la diversidad de anfibios del bs-T en Colombia dista aún de ser ampliamente comprendida, aún carecemos de estudios en los enclaves secos del Catatumbo, en los Llanos orientales y en los enclaves aislados del Valle del Patía y del Cañón del río Dagua (Urbina-Cardona et al. 2014). Del mismo modo, las llanuras del Cesar y Magdalena han sido poco evaluadas en términos de riqueza de especies; en el caso del departamento del Magdalena, esta falta de información se debe a la histórica preferencia de estudiar los bosques de niebla en la Sierra Nevada de Santa Marta (Fig. 2).

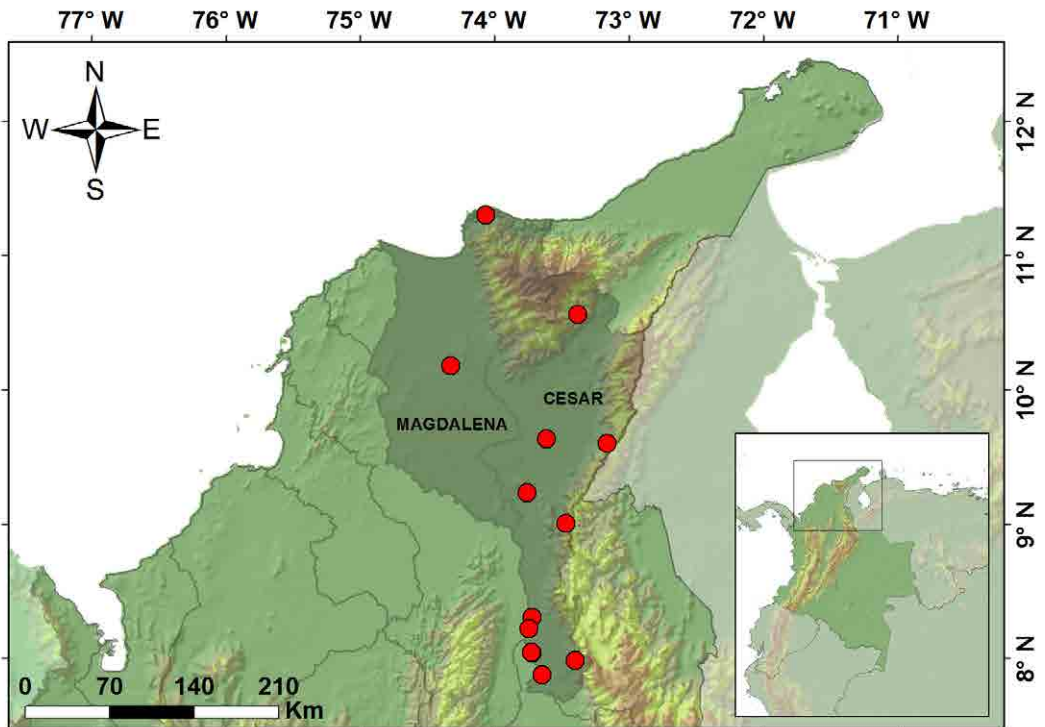


Figura 2. Localidades de bs-T en los departamento del Cesar y Magdalena, norte de Colombia, donde se han realizado los estudios más intensivos en biodiversidad de anfibios.



Boana boans

FAMILIAS DE ANUROS MÁS DIVERSAS EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

A continuación se describen en los caracteres diagnósticos, la distribución, ecología y la diversidad las familias de anuros presentes en la zona:

Hylidae Rafinesque 1815

Hylidae es la familia de anuros más diversa, contiene más de 700 especies de hábitos nocturnos o crepusculares que están distribuidas en casi todo el planeta, con excepción de África del Sur (Sahara) y Antártida (Vitt & Caldwell 2014; Frost 2018). La gran mayoría de especies en esta familia tienen un cartilago intercalar entre la última y penúltima falange, el extremo distal de la última falange es en forma de garra (Duellman 2001) y exhiben diferentes niveles de extensión de membranas interdigitales. Estos atributos morfológicos, entre otros, se han asociado con los hábitos arbóreos en las especies de esta familia.

Hylidae es una de las familias con mayor representatividad de especies en Colombia (125 especies), siendo mucho más diversa en ecosistemas de tierras bajas que en ecosistemas altoandinos (Lynch

& Arroyo 2009). La gran mayoría de especies de Hylidae tienen estadios larvales de hábito libre (renacuajos) por lo cual, su distribución espacial está fuertemente asociada a cuerpos de agua. Dentro de las especies en el bs-T para la región Caribe de Colombia (Fig. 3), están las que prefieren áreas abiertas y hábitats intervenidos o fragmentados: *Dendropsophus microcephalus*, *Boana pugnax*, *B. xerophylla*, *Pseudis paradoxa*, *Scarthyia vigilans*, *Scinax rostratus* y *S. ruber* (Lynch & Arroyo 2009). *Boana boans* y *Trachycephalus typhonius* son de áreas más boscosas, la primera de ellas asociada a ríos o quebradas. En general, los individuos de las especies de los géneros *Dendropsophus*, *Scarthyia* y *Scinax* prefieren vegetación flotante y emergente en cuerpos de agua temporales en zonas abiertas, mientras que, los individuos de las especies del género *Boana* perchan sobre arbustos grandes o árboles que se encuentran en complejos cenagosos o grandes charcas estacionales y depositan los huevos sobre la superficie del agua (Wells 2007; Lynch & Arroyo 2009; Acosta-Galvis 2012b).

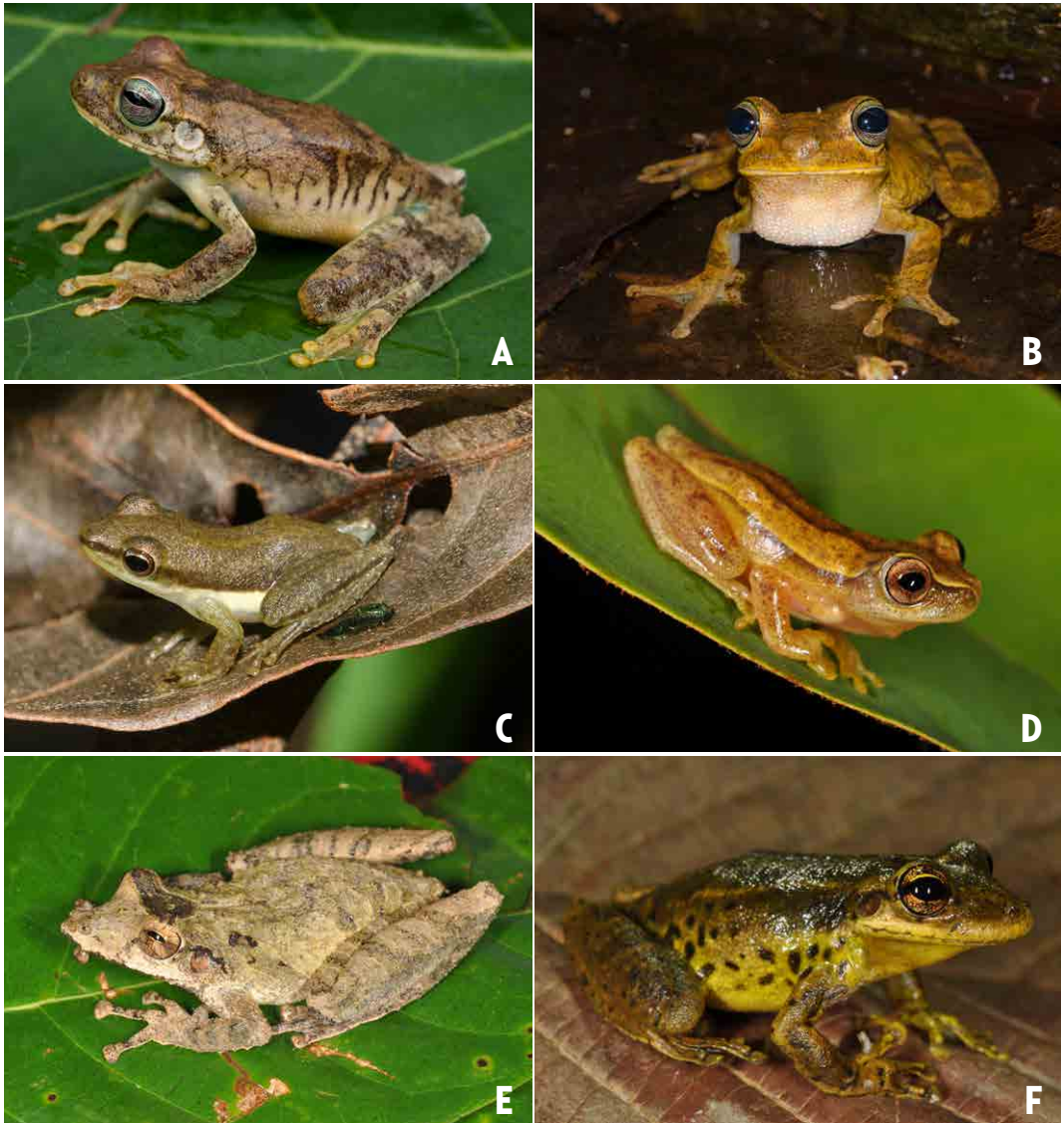


Figura 3. Ejemplo de algunas especies de ranas Hylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Boana pugnax* (A), *Boana xerophylla* (B), *Scarthyla vigilans* (C), *Dendropsophus microcephalus* (D), *Scinax rostratus* (E) y *Scinax ruber* (F).

Leptodactylidae Werner 1896 (1838)

Los leptodactílidos comprenden 203 especies, las cuales ocurren desde el sur de Texas (USA) y Sonora (México), hasta el sur de Brasil, Argentina y Chile; también están presentes en la región norte de las Antillas (Frost 2018). No se ha encontrado caracteres morfológicos exclusivos para los miembros de esta familia (de Sá et al. 2014);

sin embargo, hay algunos rasgos compartidos por gran parte de sus especies que hacen que se puedan diferenciar de otros grupos taxonómicos. Por ejemplo, discos de los dedos no expandidos y con membrana interdigital poco desarrollada, piel ventral muy lisa, hábitos terrestres, huevos depositados en nidos de espuma (excepto por las especies del género *Pseudopaludicola*) y larvas de

vida libre. La mayoría de leptodactílidos se distribuyen en ambientes estacionales, por tanto, el nido de espuma se considera un atributo que proporciona un ambiente húmedo en el cual el embrión puede desarrollarse (Vaz-Ferreira & Gehrau 1975; Downie 1996).

Las especies de la familia Leptodactylidae en el bs-T del Caribe colombiano (Fig. 4), tienen preferencia

por zonas abiertas y por lo general, varias especies pueden coexistir en ambientes altamente fragmentados y perturbados por intervención humana. Aún cuando los patrones reproductivos en especies de Leptodactylidae son altamente específicos, es común que los individuos inicien la actividad reproductiva en época seca o con las primeras lluvias de la época invernal, cuando las charcas no presentan un nivel elevado de agua.



Figura 4. Ejemplo de algunas especies de ranas Leptodactylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Engystomops pustulosus* (A), *Leptodactylus fragilis* (B), *Leptodactylus fuscus* (C), *Leptodactylus poecilochilus* (D), *Pleurodema brachyops* (E) y *Pseudopaludicola pusilla* (F).

Bufonidae Gray 1825

Los bufónidos comprenden 589 especies con una distribución cosmopolita; es decir, están presentes en casi todos los continentes, pero no en zonas árticas y desérticas (Frost 2018). Esta familia está representada en Australia debido a la introducción de *Rhinella marina* (Lever 2001). La presencia del órgano de Bidder entre los testículos de los machos adultos es considerada como una característica única en Bufonidae (Pramuk et al. 2008); además de este órgano, dicho grupo de especies se caracteriza por carecer de dientes en los maxilares, por tener una piel generalmente tuberculada y verrugosa, y por tener un par de glándulas parótidas ubicadas detrás de la cabeza que secretan sustancias tóxicas.

En Colombia, la familia Bufonidae es más diversa en tierras altas de los Andes y de la Sierra Nevada de Santa Marta, que en las tierras bajas y cálidas de los valles interandinos de los ríos Cauca-Magdalena o en el Pacífico, la Amazonía y la Orinoquía. Este patrón de diversidad de especies parece estar asociada con la variedad de los modos reproductivos en Bufoni-

dae. En esta familia hay especies con ovoposición de cientos a miles de huevos en cuerpos de agua lóticos o con corriente leve (e.g. géneros *Incilius*, *Rhaebo*, *Rhinella*), especies que depositan grandes masas de huevos en forma de rosario en arroyos y que dan origen a renacuajos que habitan las corrientes de agua (e.g. género *Atelopus*; Lötters 1996), y especies que se sospecha, depositan masas de huevos en la materia orgánica del suelo y carecen de estadio larval (i.e. exhiben desarrollo directo; *Osornophryne* y algunas especies de *Rhinella* pertenecientes al antiguo género *Rhamphophryne*). La gran mayoría de las especies del género *Rhinella* se encuentran en las tierras bajas de Colombia (con algunas excepciones, e.g. *Rhinella lindae* y *R. ruizi*), y a diferencia de los géneros "andinos", se identifican por ser de hábitos terrestres y por tener un cuerpo robusto y una piel dorsal muy tuberculada. En el bs-T del Cesar y Magdalena se encuentran dos especies de *Rhinella* (*R. horribilis*, *R. humboldti*; Fig. 5), las cuales suelen frecuentar zonas abiertas, sabanas, o áreas intervenidas por actividades humanas (Acosta-Galvis 2012b).





Figura 5. Sapos de la familia Bufonidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Rhinella horribilis* (A) y *Rhinella humboldti* (B).

Craugastoridae Hedges, Duellman, & Heinicke 2008

Conocidas como ranas de lluvia, las 765 especies de la familia Craugastoridae conforman uno de los grupos de anuros más diversos que existe; su distribución va desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil y noroeste de Argentina (Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014). La monofilia de esta familia ha sido ratificada en varios estudios (e.g. Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens 2011; Padial et al. 2014), y el modo reproductivo de sus especies se caracteriza por ser de desarrollo directo, esto es, los embriones no pasan por estadios de desarrollo que incluyan etapa de renacuajo con hábitos de vida libre. Los huevos en Craugastoridae, son usualmente más grandes y con una mayor proporción de vitelo que los huevos en otros grupos de anuros; de ellos eclosionan pequeños individuos con las mismas características de un adulto. Los huevos son depositados por la hembra fuera del agua, por lo general en hojarasca o musgo húmedo del suelo. Estas especies son de hábitos

terrestres o arbóreos y su actividad es nocturna o crepuscular. Los miembros de Craugastoridae se reconocen por tener usualmente una membrana interdigital poco expandida o ausente, y por tener dedos largos con discos muy expandidos (con algunas excepciones, especialmente en especies de los géneros *Strabomantis*, *Niceforonia*, e *Hypodactylus*).

En Colombia, Craugastoridae es la familia de anfibios con mayor número de especies, está presente en las tres cordilleras Andinas, la Amazonía, la Sierra Nevada de Santa Marta y el Chocó biogeográfico; sin embargo, debido a su modo reproductivo con altos requerimientos de humedad en el ambiente, los miembros de esta familia poco se encuentran, o están casi ausentes, en zonas con sequía prolongada como los Llanos Orientales, y en muchos enclaves secos en la región Caribe y valles interandinos (Lynch & Arroyo 2009). Para el bs-T del Caribe colombiano se registran solo dos especies de Craugastoridae: *Craugastor metriosistus* y *C. raniformis* (Fig. 6).



Figura 6. Ranas de la familia Craugastoridae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Craugastor metriosistus* (A) y *Craugastor raniformis* (B).

Dendrobatidae Cope 1865

Conocidas como ranas venenosas o de dardo, la familia Dendrobatidae comprende 185 especies distribuidas en el continente americano desde Nicaragua hasta el sureste de Brasil (Vitt & Caldwell 2014, Frost 2018). Las ranas de esta familia se caracterizan por tener en la superficie dorsal de los discos de los dedos un par de escudetes dérmicos. En Dendrobatidae hay cuidado parental consiste en atender posturas de huevos depositados en microhábitats húmedos fuera del agua, transportar los renacuajos en el dorso de los padres desde el sitio de la ovoposición hasta riachuelos, charcas, pozas, cuerpos de agua en cavidades en troncos de árboles o en bromelias (phytotelmata); en algunas especies la hembra alimenta a sus renacuajos con huevos no fertilizados (Lötters et al. 2007). Una parte de las especies en esta familia presenta colores muy llamativos y contrastantes que reflejan la presencia de compuestos tóxicos en la piel (aposematismo). Los dendrobátidos son de hábitos terrestres y de actividad diurna.

En Colombia, esta familia está ampliamente distribuida y sus especies se encuentran en los Andes,

la Amazonía, el Chocó y los valles interandinos (Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997); en el bs-T del Caribe colombiano se registran solo dos especies de Dendrobatidae, *Colostethus ruthveni* y *Dendrobates truncatus* (Fig. 7), ambas endémicas para el país. *Dendrobates truncatus* presenta el dorso negro con dos líneas dorsolaterales que pueden variar desde un color amarillo dorado, amarillo verdoso, o hasta casi azul y su vientre es de color negro con manchas irregulares de color azul verdoso (Medina-Rangel et al. 2011). Esta especie se distribuye en la cuenca alta del río Magdalena, la porción norte de las Cordilleras Central y Occidental, el oeste del golfo de Urabá y la región Caribe hasta las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta, y su rango altitudinal está comprendido entre los 530 y los 1200 metros de altitud (Ossa et al. 2012). *Colostethus ruthveni* tiene un patrón de coloración marrón con líneas dorsolaterales color negro y amarillo-crema; contrario a *D. truncatus*, esta es una especie con distribución restringida a la Sierra Nevada de Santa Marta, en un rango altitudinal comprendido entre los 472 y los 2100 m.s.n.m. (Granda-Rodríguez et al. 2014).





Figura 7. Ranas Dendrobatidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Colostethus ruthveni* (A) y *Dendrobates truncatus* (B).

Microhylidae Günther 1858 (1843)

Los microhilidos son una familia que contiene 602 especies que se distribuyen en América, Nueva Guinea, norte de Australia y el sudeste asiático (Frost 2018). La monofilia de Microhylidae es apoyada por evidencia molecular en estudios recientes, pero las relaciones entre las subfamilias aún no están claras (Peloso et al. 2016). Los miembros de esta familia son conocidos como ranas cavadoras, y son fáciles de diferenciar

dado que tienen la cabeza reducida con un rostro puntiagudo, ojos muy pequeños y una piel dorsal lisa. En Colombia, las especies de Microhylidae están distribuidas en las tierras del piso térmico cálido y muchas de ellas son frecuentes en bosques poco perturbados; no obstante, las dos especies de *Elachistocleis* (Fig. 8) presentes en bs-T ocupan zonas abiertas como sabanas naturales y/o áreas altamente intervenidas por el hombre (Acosta-Galvis 2012b).

FAMILIAS DE ANUROS MENOS DIVERSAS EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

Aromobatidae Grant, Frost, Caldwell, Gagliardo, Haddad, Kok, Means, Noonan, Schargel, & Wheeler 2006

Los Aromobátidos son una familia relativamente pequeña con alrededor de 122 especies distribuidas desde el sur de Nicaragua hasta Bolivia, pasando

por la vertiente oriental de los Andes en Venezuela, la cuenca del río Amazonas y la Mata Atlántica Brasileira (Frost 2018). Esta es una familia poco representada en Colombia con apenas 19 especies en cuatro géneros, nueve de ellas endémicas al país. Las especies de Aromobatidae fueron tradicional-

mente consideradas parte de la familia Dendrobati-
dae, sin embargo, fueron separadas por Grant et al.
(2006). En términos generales, los Aromobátidos
comparten con los Dendrobátidos muchas caracte-
rísticas morfológicas, ecológicas y reproductivas.

Allobates ignotus es la especie reportada para el
bs-T del Caribe colombiano y solo se conoce de los
bosques secos y subandinos de la estribación occi-
dental de la Serranía de Perijá en el departamento
del Cesar (Anganoy-Criollo 2012).



Figura 8. Ranas Microhylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Elachistocleis pearsei* (A) y *Elachistocleis panamensis* (B).

Ceratophryidae Tschudi 1838

Los ceratófridos consisten en 12 especies distribuidas desde las tierras bajas del Caribe en Colombia y Venezuela hasta las praderas de la Pampa en Argentina (Frost 2018). La monofilia de esta familia es apoyada por evidencia molecular y morfológica (Fabrezi 2006; Frost et al. 2006; Pyron & Wiens 2011; Faivovich et al. 2014). Algunas de las sinapomorfias morfológicas para Ceratophryidae son: articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral, colmillos en la mandíbula inferior y dientes no pedicelados y monocúspides (Fabrezi 2006; Fabrezi & Quinzio 2008; Fabrezi & Lobo 2009). Las especies que componen esta familia son de hábitos fosoriales, es decir, viven enterradas bajo tierra y emergen en época de lluvias; de hecho, algunas especies tienen espádice, un elemento queratinizado en forma de pala en la planta de los pies que les facilita excavar (Duellman & Lizana 1994). Los ceratófridos tienen una boca ancha y grande con fuertes dientes maxilares, indispensables para una dieta carnívora basada en invertebrados grandes y pequeños vertebrados.

Dos rasgos observados en Ceratófridos son considerados especializaciones asociadas con los ambientes semiáridos. El primero tiene que ver con el desarrollo de un capullo de piel muerta o "cocoon". Se conoce que algunos Ceratófridos al enterrarse en el suelo desarrollan esta estructura que tiene como función reducir la pérdida de agua durante periodos de sequía y estivación (McClanahan et al. 1983). La segunda especialización está relacionada con el crecimiento acelerado de los renacuajos (Fabrezi 2011; Fabrezi & Cruz 2014). Un periodo corto de desarrollo en los renacuajos permite que se complete la metamorfosis antes de que las charcas temporales se sequen (Ortiz et al. 2013). De acuerdo con Faivovich et al. (2014) la familia Ceratophryidae es monofilética y la mayor diversificación ocurrió en ambientes semiáridos, que es el tipo de ambiente donde se originó el "cocoon". La presencia de un "cocoon" en linajes que eventualmente colonizaron ambientes húmedos (e.g. *Ceratophrys aurita* y *C. ornata*) muestra que el estado plesiomórfico de este carácter se ha mantenido en estas especies. En Colombia solo están presentes *Ceratophrys cornuta* (distribuida en los bosques húmedos de la Amazonia) y *C. calcarata* (distribuida en las planicies del Caribe colombiano-venezolano; Fig. 9).



Figura 9. *Ceratophrys calcarata* es la única especie de la familia Ceratophryidae presente en el bs-T del norte de Colombia. Al igual que lo encontrado en otros ceratófridos, los individuos de esta especie permanecen enterrados la mayor parte del año, pero emergen en época de lluvias cuando inicia la actividad reproductiva.

Hemiphractidae Peters 1862

Esta familia está compuesta por cerca de 108 especies en seis géneros distribuidos desde América Central (Costa Rica y Panamá) hasta América del Sur en Colombia, Brasil, y las islas de Trinidad y Tobago (Frost 2018). Las especies de Hemiphractidae son conocidas como ranas marsupiales, término que hace referencia a todas las especies de ranas no acuáticas del Neotrópico en donde la hembra porta los huevos en su espalda. Ellas cargan los huevos fertilizados ya sea al interior de una "bolsa, cavidad especializada o marsupio" o fuera de ella; esta adaptación en las madres va ligada a adaptaciones en los embriones tales como la presencia de branquias en forma de campana que se ayudarían al intercambio de gases y nutrientes (Noble 1927; Mendelson et al. 2000; Castroviejo-Fisher et al. 2015).

En Colombia, la mayoría de las especies de Hemiphractidae se encuentra por debajo de los 2000 metros de altitud, en áreas boscosas bien conservadas. Para el bs-T del Caribe colombiano se encuentran reportes de la especie *Cryptobatrachus bouleengeri*, un taxón endémico de la Sierra Nevada de Santa Marta y con registros para los departamentos de Guajira, Cesar y Magdalena (Rueda-Solano & Vargas-Salinas 2014). Esta especie habita en rocas de las quebradas con corriente de agua rápida tanto en bosque seco como en bosque húmedo subandino, y se ha observado que los huevos fecundados son adheridos y transportados en el dorso de las hembras (sin el desarrollo de una "bolsa") hasta completar su desarrollo como juveniles (Ramírez-Pinilla & Jerez 1999; Fig. 10).





Figura 10. Hembras de *Cryptobatrachus boulengeri* transportando en su dorso huevos fecundados donde es evidente el embrión en sus primeros estadios de desarrollo (A), y hembra transportando individuos totalmente desarrollados (B).

Phyllomedusidae Günther 1858

Esta familia de ranas arborícolas comprende 61 especies, todas están distribuidas en el Neotrópico desde México hasta el norte de Argentina (Faivovich et al. 2010; Köhler 2011). Phyllomedusidae fue separada recientemente de la familia Hylidae por Duellman et al. (2016), tomando como base la presencia de una pupila vertical como sinapomorfía putativa del grupo (Duellman 2001; Faivovich et al. 2010). En Colombia, la mayoría de las especies de Phyllomedusidae se distribuyen en las tierras del piso térmico cálido, y un menor porcentaje, en bosques de niebla por debajo de los 1700 metros de altitud. *Phyllomedusa venusta* (Fig. 11) es la especie registrada para el bs-T del Caribe colombiano, pero también está presente en los enclaves secos y húmedos de la porción alta y media del valle interandino del río Magdalena (Acosta-Galvis 2012a). Durante la temporada de pocas lluvias los individuos de esta especie suelen desplazarse al dosel del bosque, mientras que durante la temporada de altas lluvias descienden al sotobosque o incluso al suelo para reproducirse (Cuentas et al. 2002; Romero-Martínez & Lynch 2012).



Figura 11. *Phyllomedusa venusta* es la única especie de la familia Phyllomedusidae con presencia confirmada en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia.

Ranidae Batsch 1796

La familia Ranidae está compuesta por 380 especies distribuidas en todos los continentes a excepción de Australia y la isla de Madagascar (Frost 2018). Las especies de esta familia se caracterizan por tener una piel lisa tanto en el dorso como en el vientre, por la ausencia de discos expandidos en los dedos, y por la presencia de membranas interdigitales muy expandidas en las extremidades traseras que les sirven como "remos" en su vida acuática. La reproducción en Ranidae está asociada generalmente a charcas, pozos tem-

porales o arroyos de curso lento donde las hembras depositan los huevos sumergidos en el agua que dan origen a renacuajos de natación libre. Esta familia está representada en Colombia por dos especies nativas (*Lithobates palmipes*, *L. vaillanti*) y una introducida (*L. catesbeianus*) (Acosta-Galvis 2017). *Lithobates vaillanti* (Fig. 12) es la especie que se encuentra en el bs-T del Caribe colombiano, pero también suele encontrarse en los enclaves húmedos en ambos flancos de la cordillera Central y Occidental, y en el Chocó biogeográfico (Acosta-Galvis 2012a; Coloma et al. 2016).



Figura 12. *Lithobates vaillanti* es una especie de la familia Ranidae que es activa tanto en el día como en la noche y generalmente se observa en vegetación emergente de charcas y lagunas.

FASE LARVARIA EN ANUROS DEL CESAR Y MAGDALENA

La mayoría de las especies de anfibios presentan una fase larval, principalmente acuática. En los anuros, la larva pasa por una gran transformación para llegar al estado adulto (metamorfosis). Renacuajo es el nombre que se le da a las larvas de los anuros, y se diferencia significativamente de un adulto en morfología, fisiología y comportamiento. La dieta de los renacuajos es muy diferente a la de los adultos debido a que son generalmente herbívoros, mientras que los adultos son primordialmente depredadores. Generalmente, los renacuajos se alimentan de algas que raspan de piedras o rocas, o filtran la vegetación suspendidos en el agua. Teniendo en cuenta estos hábitos en renacuajos, el aparato digestivo es largo y en espiral. Por otro lado, los renacuajos en la mayoría de especies tienen dientes córneos en el disco oral, que permiten raspar el material vegetal.

Los caracteres morfológicos más empleados en taxonomía de renacuajos son: 1) espiráculos (número

y posición); 2) ojos (posición: dorsales o ventrales); 3) narinas (presencia, orientación y ornamentación); 4) boca (ausencia o presencia de estructuras queratinizadas "picos" o queratostomas); 5) disco oral (tamaño, posición y ornamentación del margen del disco); 6) hileras de dientes o queratodontes, estas se encuentran completamente restringidas al disco oral; 7) aletas (punto donde inicia la aleta dorsal, forma de la punta, altura relativa de la aleta dorsal y ventral, altura máxima de la cola en relación a la longitud total del renacuajo, forma); 8) tubo cloacal o anal (posición); y 9) patrón de coloración. De las 29 especies mencionadas en este capítulo para el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, 26 tienen ciclo de vida que incluye etapa acuática de natación libre. Lynch (2006) elaboró una clave taxonómica para la identificación de los renacuajos en la región Caribe de Colombia.

ORDEN GYMNOPHIONA EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

Con 205 especies formalmente descritas y que se distribuyen en 10 familias y 32 géneros (Frost 2018), el orden Gymnophiona está constituido por un grupo de anfibios llamados comúnmente como cecilias o culebras ciegas. A diferencia de los otros dos órdenes de anfibios, las caecilias carecen de extremidades y de cinturas pélvica y escapular. Tienen cuerpos de aspecto vermiforme, presentan cola muy reducida en algunas especies y ausente en la mayoría de ellas. Los hábitos fosoriales en gran parte de las especies ha hecho que este orden de anfibios sea el menos estudiado, tanto así que por mucho tiempo fueron consideradas serpientes (Vitt & Caldwell 2014).

Las Cecilias presentan una distribución pantropical, exceptuando Madagascar y las regiones de Papúa Guinea y Australia (Pough et al. 2016). Al igual que lo observado en ranas y salamandras, las cecilias

tienen diferentes modos reproductivos; pueden ser ovíparas con larva acuática, ovíparas con desarrollo directo, o vivíparas (i.e. hembra da luz a individuos juveniles con las mismas características de un adulto). Este último modo reproductivo es más frecuente de observar en Gymnophiona, que en Anura y Caudata. Otra diferencia que tienen las cecilias respecto a ranas y salamandras, es que la fecundación es interna; los machos tienen un órgano copulador (presente también en algunas salamandras). En Colombia hay actualmente 32 especies de Gymnophiona, representadas en cinco familias y ocho géneros (Acosta-Galvis 2018). Dentro de la fauna anfibia que se ha reportado para el bs-T del Caribe colombiano, se documenta la presencia de tres especies de cecilias pertenecientes a dos familias: Caeciliidae y Typhlonectidae.

Caeciliidae Rafinesque 1814

Con 42 especies, esta es considerada la familia de cecilias más diversa del planeta, cuya distribución va desde el sur de Costa Rica hasta el norte de Sur América (Vitt & Caldwell 2014; Frost 2018). En Colombia hay 21 especies agrupadas en los dos géneros de la familia, *Caecilia* y *Osgaecilia*, pero en el bs-T del Caribe colombiano solo se tienen reportes de dos especies: *Caecilia caribea* y *C. subnigricans* (Acosta-Galvis 2017). La primera de estas especies ha sido reportada en el complejo cenagoso de Zapatosa y ciénagas del sur del departamento del Cesar (Paternina-H. et al. 2013), y en la Ciénaga La Caimanera, en el departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012a). Sin embargo, al revisar uno de los tres ejemplares registrados como *C. caribea* por Paternina-H. et al.

(2013), se encuentra que corresponde realmente a una especie no descrita del género *Caecilia*. Por lo tanto, es necesario revisar los ejemplares identificados como *C. caribea* para el Caribe colombiano, ya que se tienen dudas de su distribución en la región. Actualmente, *Caecilia caribea* es conocida de la localidad tipo en Pensilvania, Caldas (Dunn 1942), y en los alrededores de Medellín (Rivera-Correa 2006). El registro de *C. caribea* para el Atlántico en Lynch (1999) corresponde realmente a *C. subnigricans* (J.D. Lynch, comunicación personal). Con respecto a la segunda especie en el Caribe colombiano (i.e. *Caecilia subnigricans*; Fig. 13), tiene una distribución más amplia que *C. caribea*, pues se encuentra en la región Caribe y en las tres cordilleras andinas (Acevedo-Rincón et al. 2014).



Figura 13. *Caecilia subnigricans* es una de las cuatro especies de anfibios del orden Gymnophiona registradas en el bs-T del norte de Colombia.

Typhlonectidae Taylor 1968

Las 14 especies que conforman esta familia se distribuyen en cinco géneros y están distribuidas al oriente de los Andes en Sur América (Frost 2018). Todos los miembros de Typhlonectidae son vivíparos con hábitos semiacuáticos o acuáticos; sus larvas son acuáticas (Duellman & Trueb 1986). En Colombia, esta familia

está representada por tres especies que se incluyen en los géneros *Potomotyphlus* (una especie) y *Typhlonectes* (dos especies; Acosta-Galvis 2018). De estas especies, *Typhlonectes natans* es el único representante en el Caribe colombiano, siendo reportada por Lynch (1999), Dueñez et al. (2004) y Romero-Martínez & Lynch (2012) para el departamento del Magdalena.

HIPÓTESIS PROCERA Y BATRACHIA

Las relaciones de parentesco entre los tres grupos de Anfibios (i.e. Órdenes Gymnophiona, Caudata y Anura), también conocidos como Anfibios Modernos (Lissamphibia), han sido ampliamente discutidas. La monofilia de Lissamphibia está fuertemente soportada (Zhang et al. 2005; Frost et al. 2006; Roelants et al. 2007) pero existe una controversia centrada en dos hipótesis, denominadas Procera y Batrachia. La hipótesis Procera establece que las salamandras y a las cecilias son grupos hermanos (clado denominado Procera), lo cual está soportado por la musculatura de la mandíbula (Iordansky 1996) y por estudios moleculares de secuencias parciales de genes ribosomales (Hedges et al. 1990; Hedges & Maxson 1993). Esta hipótesis también se apoya en los patrones actuales de distribución de los anfibios modernos y en el registro fósil. Los anuros y sus fósiles se encuentran distribuidos en casi todo el planeta, mientras que las salamandras y cecilias tienen mayor distribución en regiones que formaron parte de Laurasia y Gondwana, respectivamente. (Hedges et al. 1993; San Mauro et al. 2005). El problema de estas afirmaciones es que la distribución actual de las especies no siempre es igual a las distribuciones en el pasado. Por su parte, la hipótesis Batrachia propone que las cecilias son el linaje hermano del clado conformado por ranas y salamandras (Batrachia), argumento soportado por estudios morfológicos, registro fósil (Benton 1990; Carroll 2007) y por análisis moleculares con grandes conjuntos de secuencias de ADN mitocondrial y nuclear (Frost et al. 2006; Pyron 2011).

PROBLEMAS TAXONÓMICOS EN ALGUNAS ESPECIES DEL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA

En el caso de los leptodactílidos con reportes para la región Caribe de Colombia se pueden mencionar dos especies con problemas taxonómicos sin resolver: *Engystomops pustulosus* y *Leptodactylus fuscus*. La primera especie está presente en América Central (México hasta Panamá), el noroccidente de América del Sur (Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela y las Guyanas); la segunda especie está distribuida desde Panamá hasta el sureste de Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina (Frost 2018). Dada la amplia distribución de estas especies es de esperar que más de un linaje evolutivo pueda estar contenido bajo estos dos nombres. Lo anterior, es especialmente relevante cuando se sabe que algunos grupos de anfibios presentan

una morfología altamente conservativa que no permite su reconocimiento como especies diferentes. Con base en evidencia molecular se encontró que *E. pustulosus* y *L. fuscus*, son un complejo de al menos dos y tres especies, respectivamente (Camargo et al. 2006; Ron et al. 2006; de Sá et al. 2014; Estupiñán et al. 2016; Guarnizo et al. 2016).

Un estudio taxonómico de las especies del grupo *Rhinella granulosa* en América Central y del Sur demostró que las poblaciones previamente identificadas como *R. granulosa* en Colombia corresponden en realidad a la especie *R. humboldti* (Narvaes & Rodrigues 2009); por esta razón, en algunas listas de anfibios para el Caribe colombiano es reportada la especie *R. granulosa* (i.e. Dueñez-Gómez et al. 2004; Romero-Martínez et al. 2008; Moreno-Arias et al. 2009). Recientemente, Murphy et al. (2017) con evidencia molecular y bioacústica, encontraron que las poblaciones de *R. humboldti* distribuidas al este de los Andes de Colombia (departamentos de Arauca, Casanare, Meta, y Vichada) corresponden a otro linaje: *R. beebei*.

Las dos especies de Craugastoridae registradas para el bs-T del Caribe colombiano (*C. raugastor metriosistus* y *C. raniformis*) son muy similares, con un tamaño corporal mediano a grande en los adultos y con un marcado dimorfismo sexual (la hembra es más grande que el macho). Las diferencias entre estas dos especies se encuentran en el patrón de coloración de las superficies posteriores de los muslos y en la extensión de la membrana interdigital en el tercer dedo del pie. *Craugastor metriosistus* tiene los muslos de un color uniforme, café o café rojizo, y la membrana entre los dedos III y IV alcanza el tubérculo subarticular distal; en cambio, en *C. raniformis* los muslos presentan manchas pálidas sobre un fondo oscuro y la membrana entre los dedos III y IV alcanza un punto intermedio entre el tubérculo subarticular basal y el distal (Ospina-Sarria et al. 2015). La localidad tipo de *C. metriosistus* es San Martín (departamento del Cesar), y de acuerdo a lo encontrado por dichos autores en las poblaciones del Magdalena medio, es probable que algunas identificaciones de *C. raniformis* en este departamento o en el Caribe colombiano correspondan realmente a *C. metriosistus*. Las dos especies han sido encontradas en simpatria en la región norte del valle interandino del río Magdalena (Ospina-Sarria et al. 2015).

En listados de anuros para la región Caribe de Colombia hay dos especies del género *Scinax*: *S. ruber* y *S. x-signatus* (Romero-Martínez et al. 2008; Angarita-M. et al. 2015). *Scinax ruber* es conocida para la costa norte de Suramérica, la cuenca Amazónica de Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y las Guayanas (Duellman & Wiens 1993; Köhler 2011), mientras que *S. x-signatus* está distribuida desde el norte de Colombia y Venezuela hasta Surinam y sureste de Brasil (Gorzula & Señaris 1999; Henderson & Powell 2009; Cole et al. 2013). Estas dos especies comparten el patrón de coloración en las superficies posteriores de los muslos con manchas

negras, blancas o amarillas, lo que hace que continuamente sean confundidas en campo o incluso en colecciones científicas. A esto se suma que son dos especies cuyas descripciones son muy antiguas [i.e. *Scinax ruber* (Laurenti 1768) y *Scinax x-signatus* (Spix 1824)], y basadas en un limitado número de caracteres. Por lo tanto, el estado taxonómico de *S. ruber* y *S. x-signatus* continúa incierto.

En Colombia, tradicionalmente se han aplicado los nombres *S. ruber* y *S. x-signatus* con base en escasos atributos presentes en algunas poblaciones, por ejemplo, el patrón de coloración del dorso (patrón de líneas en forma de "X") y manchas irregulares y punteadas para *S. x-signatus* en poblaciones del valle del Magdalena en Huila, Tolima y Cundinamarca (Nieto 1999; Rivero 1696). Otros autores consideran que la coloración del dorso representa una variación continua e insuficiente para separar *S. ruber* de *S. x-signatus* (e.g. Barrio-Amorós 1999; Acosta-Galvis 2012b). Recientemente y con base en evidencia molecular proveniente de diferentes localidades de la Guayana Francesa, Ecuador y Perú, se encontró que *S. ruber* es un complejo de seis especies formando un grupo parafilético con respecto a *S. x-signatus* (Fouquet et al. 2007). En un estudio reciente, se propone que al menos tres linajes pueden existir bajo el nombre de *S. ruber* en Colombia (Guarnizo et al. 2016); sin embargo, ninguno de los dos estudios mencionados incluyó muestras de la localidad tipo, es decir, de donde dichas especies fueron descritas originalmente. Teniendo en cuenta lo anterior, es evidente que en Colombia no está clara la identidad de estos dos linajes. Dada la complejidad taxonómica y la ausencia de estudios completos en ambas especies, es necesario un análisis profundo con múltiples líneas de evidencia que involucre secuencias de ADN, caracteres morfológicos y aspectos de comportamiento de diferentes poblaciones asignadas a *S. ruber* y *S. x-signatus*. Mientras esto se resuelve, en este capítulo se utilizó el nombre de *S. ruber* como estrategia más conservadora a las poblaciones del norte de Colombia.

Boana xerophylla fue recientemente recuperada de la sinonimia de *Boana crepitans* por Orrico et al. (2017). Actualmente, *B. xerophylla* es asignada para todas las poblaciones del norte de Suramérica (i.e. Guayanas, Venezuela, Colombia, Panamá). Debido a la amplia distribución de esta especie en los bosques secos trasandinos y las tierras bajas cisandinas entre los 100 - 1800 metros de altitud en los Andes colombo-venezolanos, se ha sugerido que al interior de *B. xerophylla* probablemente exista un complejo de especies (Barrio-Amorós 1999; Lynch & Suárez-Mayorga 2001). Recientemente, Guarnizo et al. (2016) basados en evidencia molecular proveniente de poblaciones localizadas al Occidente y Oriente de la cordillera Oriental, sugirieron que en Colombia podrían existir dos entidades bajo el nombre *B. xerophylla*. A pesar de las sugerencias de estos autores, la distancia genética entre las poblaciones, e incluso con individuos provenientes de poblaciones en las Guayanas (localidad tipo de *B. xerophylla*), no supera el 2% (Funk et al. 2012); esto indica que conclusiones taxonómicas no pueden ser tomadas con la evidencia actual. Por lo anterior, y dado que es una especie ampliamente distribuida y fácilmente observable en charcas o ciénagas temporales o permanentes, es importante incluir un análisis riguroso que contemple diferentes localidades del área de distribución, además de evaluar detalladamente caracteres morfológicos y bioacústicos. Esto podrá conducir a una mejor comprensión de los límites geográficos y taxonómicos de la especie y claramente, contribuir al entendimiento de los factores que dieron lugar a la amplia presencia de esta rana en las tierras bajas del Caribe colombiano.

RELEVANCIA DE LA SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA DE ANFIBIOS PARA EL BOSQUE SECO TROPICAL EN EL NORTE DE COLOMBIA

Los inventarios biológicos (i.e. listados taxonómicos) son herramientas fundamentales en la construcción del conocimiento de la diversidad y son la manera más directa de conocer la diversidad biótica de un área determinada (Noss 1990). Los inventarios biológicos también son útiles para identificar especies que requieren protección y brindan información básica para el desarrollo de estudios en sistemática, ecología y biogeografía. Algunas preguntas específicas que requieren de inventarios biológicos para ser respondidas son, por ejemplo, ¿Qué mecanismos permiten la coexistencia de especies en un espacio y tiempo determinado? ¿Cuál es el origen de la diversidad de anfibios en el bs-T del norte de Colombia?

Para responder este tipo de preguntas, es necesario realizar un ejercicio taxonómico basado en comparaciones del material colectado y debidamente depositado en las colecciones acreditadas por el Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt. Los individuos depositados en una colección Biológica son evidencia directa de la composición biótica de los ecosistemas y de su transformación a través del tiempo (Heyer et al. 2001). Errores en la identificación derivan en imprecisiones en la estructura y composición de las comunidades, errores en los cálculos de biodiversidad, y estudios poco confiables en sistemática y biogeografía (Bortolus 2008). Es claro entonces, el importante papel que juegan los inventarios y la taxonomía en el conocimiento de la biodiversidad.

Un buen conocimiento de la taxonomía de los anfibios en el bs-T del norte de Colombia también es indispensable para diseñar estrategias de manejo e implementar políticas públicas y privadas de conservación. El bs-T es actualmente uno de los ecosistemas más amenazados del país (Burbano-Girón 2013). Procesos de savanización y el establecimiento de extensas áreas de monocultivo disminuyen la diversidad de anfibios, pues a menor complejidad en la estructura vegetal, menor es el número de especies (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009; Rojas-Ríos et al. 2011). Conocer la fauna de anfibios que persisten en un lugar dado ha permitido visualizar dichos efectos en la diversidad. En este sentido, es prioritario fortalecer y promover inventarios de los anfibios en el bs-T. Estos inventarios deben realizarse de manera exhaustiva, es decir, estudios que involucren la observación de un amplio número de individuos y localidades a lo largo del tiempo.

Por último pero no menos importante, urge integrar los estudios tradicionales de taxonomía basados en caracteres morfológicos con aquellos que utilizan otro tipo de evidencia, por ejemplo, material genético (ADN). Esta perspectiva multidisciplinaria facilitaría la identificación de especies, ayudando a dilucidar cuánta diversidad puede realmente encontrarse en el bs-T del Caribe de Colombia. Errores en la detectabilidad de los límites de las especies subestima la biodiversidad y esto puede tener un impacto directo en la toma de decisiones en manejo y conservación del patrimonio natural en este u otro tipo de ecosistema.





Trachycephalus typhonius

REFERENCIAS

- Acevedo-Rincón, A.A., Franco R., Silva Pérez, K. (2014): Geographic distribution: *Caecilia subnigricans* (Magdalena Valley Caecilian). *Herpetological Review* 45: 456.
- Acosta-Galvis, A.R. (2012a): Anfibios de los enclaves secos en la ecorregión de La Tatacoa y su área de influencia, alto Magdalena, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 182-210.
- Acosta-Galvis, A.R. (2012b): Anfibios de los enclaves secos del área de influencia de los Montes de María y la Ciénaga de La Caimanera en el departamento de Sucre, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 211-231.
- Acosta-Galvis, A.R. (2017): Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V.07.2017.0 (12 de julio de 2018). <http://www.batrachia.com>; Batrachia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.
- Anganoy-Criollo, M.A. (2012): A new species of *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the western flank of the Serranía de Perijá, Colombia. *Zootaxa* 3308: 49-62.
- Angarita-M.O., Montes-Correa, C.A., Renjifo, J.M. (2015): Amphibians and reptiles of an agroforestry system in the Colombian Caribbean. *Amphibian & Reptile Conservation* 8: 33-52.
- Barrio-Amorós, C.L. 1999 ("1998"): Sistemática y biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela/Systematics and biogeography of the amphibians (Amphibia) of Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 18: 1-93.
- Batsch, A.J.G.C. (1796): Umriss der gesammten Naturgeschichte: ein Auszug aus den frühern Handbüchern des Verfassers für seine Vor-

- fesungen. Jena & Leipzig: Christian Ernst Gabler.
- Benton, M.J. (1990): Phylogeny of the major tetrapod groups: morphological data and divergence dates. *Journal of Molecular Evolution* 30: 409-424.
- Bernal, M.H., Lynch, J.D. (2008): Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa* 1826: 1-25.
- Blanco-Torres, A., Báez, L., Patiño-Flores, E., Renjifo, J.M. (2013): Herpetofauna del valle medio del río Ranchería, La Guajira, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical* 3: 113-122.
- Bortolus, A. (2008): Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 37: 114-118.
- Burbano-Girón, J. (2013): Modelamiento de la dispersión de Atelinos (Atelinae) a través de escenarios de cambio climático y fragmentación de hábitat en Colombia. Implicaciones en la conservación para la persistencia de las especies a futuro. Trabajo de Maestría en Ciencias Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cáceres-Andrade, S., Urbina-Cardona, J.N. (2009): Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31: 175-194.
- Camargo, A., de Sá, R.O., Heyer, W.R. (2006): Phylogenetic analyses of mtDNA sequences reveal three cryptical lineages in the widespread neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura, Leptodactylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 325-341.
- Cárdenas-Bautista, J., Morales-Castaño, I. T., Carvajal-Cogollo, J. E. (2012): Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque y su matriz circundante en el caribe colombiano. Págs. 821-831. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia.
- Carroll, R. L. (2007): The Palaeozoic ancestry of salamanders, frogs and caecilians. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 1-140.
- Castroviejo-Fisher, S., Padial, J.M., De la Riva, I., Pombal, J.P., Da Silva, H.R., Rojas-Runjaic, J.M., Medina-Méndez, E., Frost, D.R. (2015): Phylogenetic systematics of egg-brooding frogs (Anura: Hemiphractidae) and the evolution of direct development. *Zootaxa* 4004: 1-75.
- Cole, C.J., Townsend, C.R., Reynolds, R.P., MacCulloch, R.D., Lanthrop, A. (2013): Amphibians and reptiles of Guyana, South America: illustrated keys, annotated species accounts, and a biogeographic synopsis. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 125: 317-578.
- Coloma, L.A., Frenkel, C., Félix-Novoa, C., Pazmiño-Armijos, G. (2016): *Rana vaillanti*. En: Ron, S.R., Guayasamin, J.M., Yanez-Muñoz, M.H., Merino-Viteri, A., Ortiz, D.A., Nicolalde, D.A. (2016): *AmphibiaWeb Ecuador*. Versión 2016.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Cope, E.D. (1865): Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Natural History Review* 5: 97-120.
- Cuentas, M., Borja, A., Lynch, J.D., Renjifo, J.M. (2002): Anuros del Departamento del Atlántico y Norte de Bolívar. *Barranquilla, Colombia*.
- de Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponsa, M.L., Stanley, E.L. (2014): Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology* 9: S1-S128.
- Downie, J.R. (1996): A new example of female parental behaviour in *Leptodactylus validus*, a frog of the leptodactylid "*melanonotus*" species group. *Herpetological Journal* 6: 32-34.
- Duellman, W.E. (2001): *Hylid Frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles SSAR. Natural History Museum of the University of Kansas, Ithaca.

- Duellman, W. E., Trueb L. (1986): Biology of Amphibians, McGraw-Hill Co, Baltimore.
- Duellman, W. E., Wiens J.J. (1993): Hylid frogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830, in amazonian Ecuador and Peru. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas 153: 1–57.
- Duellman, W.E., Lizana, M. (1994): Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. Herpetologica 50: 51–64.
- Duellman, W.E., Marion, A.B., Hedges, S.B. (2016): Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). Zootaxa 4104: 1–109.
- Dueñez-Gómez, F., Muñoz-Guerrero, J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2004): Herpetofauna del corregimiento Botillero (El Banco, Magdalena) en la depresión Momposina de la región Caribe colombiana. Actualidades Biológicas 26: 161–170.
- Dunn, E.R. (1942): The American caecilians. Bulletin of Museum of Comparative Zoology. Cambridge, Massachusetts 91: 437–540.
- Estupiñán, R.A., Ferrari, S.F., Gonçalves, E.C., Barbosa, M.S.R., Vallinoto, M., Scheneider, M.P.C. (2016): Evaluating the diversity of Neotropical anurans using DNA barcodes. ZooKeys 637: 89–106.
- Etter, A., McAlpine, C., Possingham, H. (2008): A historical analysis of the spatial and temporal drivers of landscape change in Colombia since 1500. Annals of the Association of American Geographers 98: 2–23.
- Fabrezi, M. (2006): Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 44: 153–166.
- Fabrezi, M. (2011): Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. Evolutionary Biology 38: 390–411.
- Fabrezi, M., Quinzio, S.I. (2008): Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. Zoological Journal of the Linnean Society 154: 752–780.
- Fabrezi, M., Lobo, F.J. (2009): Hyoid skeleton, related muscles, and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). The Anatomical Record 292: 1700–1712.
- Fabrezi, M., Cruz, J.C. (2014): Ontogeny of the thyroid glands during larval development of South American horned frogs (Anura, Ceratophryidae). Evolutionary Biology 41: 606–618.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Baêta, D., Jungfer, K.H., Álvares, G.F.R., Brandão, R.A., Sheil, C. A., Barrientos, L.S., Barrio-Amorós, C.L., Cruz, C.A.G., Wheeler, W.C. (2010): The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). Cladistics 26: 227–261.
- Faivovich, J., Nicoli, L., Blotto, B.L., Pereyra, M.O., Baldo, D., Barrionuevo, J.S., Fabrezi, M., Wild, E.R., Haddad, C.F.B. (2014): Big, bad, and beautiful: phylogenetic relationships of the horned frogs (Anura: Ceratophryidae). South American Journal of Herpetology 9: 207–227.
- Fouquet, A., Vences, M., Salducci, M.D; Meyer, A., Marty, C., Blanc, M., Gilles, A. (2007): Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. Molecular Phylogenetics and Evolution 43: 567–582.
- Fouquet, A., Blotto, B.L., Maronna, M.M., Verdade, V.K., Juncá, F.A., de Sá, R.O., Rodrigues, M.T. (2013): Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. Molecular Phylogenetics and Evolution 67: 445–457.
- Frost, D.R. (2018): Amphibian species of the world: an online reference. American Museum of Natural History, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Consultado en Marzo de 2018.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich J., Brain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sá, R.O., Channing, R., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto,

- B.L., Moler, P.E., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M., Wheeler, W.C. (2006): The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–297.
- Funk, W.C., Caminer, M., Ron, S.R. (2012): High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1806–1814.
- Gorzula, S.J., Señaris, J.C. 1999 ("1998"): Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. *Scientia Guaianae*.
- Granda-Rodríguez, H.D., Saboyá-Acosta, L.P., del Portillo-Mozo, A., Renjifo, J.M. (2014): Range extension of dendrobatid frog *Colostethus ruthveni* Kaplan, 1997 (Anura: Dendrobatidae) in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Check List* 10: 674–676.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.O., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E., Wheeler, W.C. (2006): Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.
- Gray, J.E. (1825): A synopsis of the genera of reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy* 10: 193–217.
- Guarnizo, C.E., Paz, A., Muñoz-Ortiz, A., Flechas, S.V., Méndez-Narváez, J., Crawford, A.J. (2016): DNA barcoding survey of anurans across the eastern cordillera of Colombia and the impact of the Andes on cryptic diversity. *PLoS ONE* 10: e0127312.
- Günther, A.C.L.G. (1858): On the systematic arrangement of the tailless batrachians and the structure of *Rhinophrynus dorsalis*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1858: 339–352.
- Hedges, S.B., Maxson L.R. (1993): A Molecular perspective on Lissamphibian phylogeny. *Herpetological Monographs* 7: 27–42.
- Hedges, S.B., Duellman, W.E., Heinicke, M.P. (2008): New world direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737: 1–182.
- Hedges, S. B., Moberg K. D., Maxson L. R. (1990): Tetrapod phylogeny inferred from 18S and 28S ribosomal RNA sequences and a review of the evidence for amniote relationships. *Molecular Biology and Evolution* 7: 607–633.
- Hedges, S.B., Nussbaum, R.A., Maxson, L.R. (1993). Caecilian phylogeny and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona). *Herpetological Monographs* 7: 64–76.
- Henderson, R.W., Powell, R. (2009): *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville.
- Heyer, R., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, L., Mercedes, F. (2001): *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica, Métodos Estandarizados para Anfíbios*. Editorial Universitaria de la Patagonia, Argentina.
- lordansky, N.N. (1996): Evolution of the musculature of the jaw apparatus in the Amphibia. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 1: 3–26.
- Jenkins, P.A., Walsh, D.M. (1993): An early Jurassic caecilian with limbs. *Nature* 365: 246–250.
- Köhler, G. (2011): *Amphibians of Central America*. Herpeton. Offenbach, Germany.
- Laurenti, J. N. (1768): *Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium Emendatum cum Experimentis Circa Venena et Antidota Reptilium Austriacorum*. Wien, Austria: Joan. Thom. nob. de Trattner.
- Lever, C. (2001): *The Cane Toad. The History and Ecology of a Successful Colonist*. Westbury Academic and Scientific Publishing.
- Lötters, S. (1996): *The Neotropical toad genus Ateolopus: Checklist, Biology, Distribution*. M. Vences & F. Glaw Verlags GbR. Köln, Germany.
- Lötters, S., Jungfer, K., Henkel, F.W., Schmidt, W. (2007): *Poison Frogs. Biology, Species and Captive Husbandry*. Edition Chimaira. Frankfurt.
- Lynch, J.D. (1999): Una aproximación a las culebras ciegas de Colombia (Amphibia: Gymnophiona). *Revista de la Academia*

- Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 23: 317-337.
- Lynch, J. D. (2006): The tadpoles of frogs and toads found in the lowlands of northern Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, Físicas y Naturales* 30: 443-457.
- Lynch, J.D., Arroyo, S.B. (2009): Risks to Colombian amphibian fauna from cultivation of coca (*Erythroxylum coca*): a geographical analysis. *Journal of Toxicology and Environmental Health A* 72: 974-985.
- Lynch, J.D., Suárez-Mayorga, A.M. (2001): The distributions of the gladiator frogs (*Hyla boans* group) in Colombia, with comments on size variation and sympatry. *Caldasia* 23: 491-507.
- Lynch, J.D., Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C. (1997): Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 21: 237-248.
- McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1983): Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryid frog. *Physiological Zoology* 56: 430-435.
- Medina-Rangel, G.F., Cárdenas-Arévalo, G., Castañón-Mora, O.V. (2011): Anfibios y Reptiles de los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar, Colombia. *Colombia Diversidad Biótica. Publicación Especial No. 1. Grupo de Biodiversidad y Conservación, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-CorpoCesar, Bogotá.*
- Mendelson, J. R., Da Silva, H.R., Maglia, A.M. (2000): Phylogenetic relationships among marsupial frog genera (Anura: Hylidae: Hemiphractinae) based on evidence from morphology and natural history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128: 125-148.
- Moreno-Arias, R.A., Medina-Rangel, G.F., Carvajal-Cogollo, J.E., Castañón-Mora, O.V. (2009): Herpetofauna de la Serranía de Perijá. Págs. 449-470. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y Baja Montaña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia-CorpoCesar, Bogotá.*
- Murphy, J.C., Sierra, T.A., Downie, J.R., Jowers, M.J. (2017): Toads, tall mountains and taxonomy: the *Rhinella granulosa* group (Amphibia: Anura: Bufonidae) on both sides of the Andes. *Salamandra* 53: 267-278.
- Narvaes, P., Rodrigues, M.T. (2009): Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia* 40: 1-73.
- Nieto, M.J. (1999): Estudio preliminar de las especies del género *Scinax* (Amphibia: Anura: Hylidae) en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 339-346.
- Noble, G.K. (1927): The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. *Annals of the New York Academy of Sciences* 30: 31-128.
- Noss, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical model. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Orrico, V.G.D., Nunes, I., Mattedi, C., Fouquet, A., Lemos, A.W., Rivera-Correa, M., Lyra, M. L., Loebmann, D., Pimenta, B.V.S., Caramaschi, U., Rodrigues, M.T., Haddad, C.F.B. (2017): Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). *Salamandra* 53: 99-113.
- Ortiz, D.A., Alemida-Reinoso, D.P., Coloma, L.A. (2013): Notes on husbandry, reproduction and development in the Pacific horned frog *Ceratophrys stolzmanni* (Anura: Ceratophryidae), with comments on its amplexus. *International Zii Yearbook* 47: 151-162.
- Ospina-Sarria, J.J., Angarita-Sierra, T., Pedroza-Banda, R. (2015): A new species of *Craugastor* (Anura: Craugastoridae) from the Magdalena River Valley, Colombia, with evaluation of the characters used to identify species of the *Craugastor fitzingeri* group. *South American Journal of Herpetology* 10: 165-177.
- Ossa, J., Contreras-Gutiérrez, J.C. (2012): Comportamientos conspicuos de *Dendrobates*

- truncatus* (Cope, 1861) en cautiverio. *Munibe* 60: 101-111.
- Padial, J.M., Grant, T., Frost, D.R. (2014): Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1-132.
- Paternina-H, A., Carvajal-Cogollo, J.E., Medina-Rangel, G.F. (2013): Anfibios de las ciénagas del departamento del Cesar. Págs. 499-509. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia: Diversidad Biótica XIII. Complejo cenagoso de Zapatosa y ciénagas del sur del Cesar. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Peloso, P.L., Frost, D.R., Richards, S.J., Rodrigues, M.T., Donnellan, S., Matsui, M., Raxworthy, C.J., Biju, S.D., Lemmon, E.M., Lemmon, A.R., Wheeler, W.C. (2016): The impact of anchored phylogenomics and taxon sampling on phylogenetic inference in narrow-mouthed frogs (Anura, Microhylidae). *Cladistics* 32: 113-140.
- Peters, W.C.H. (1862): Über die batrachier-gattung *Hemiphractus*. Monatsberichte der königlichen preussische akademie des Wissenschaften zu Berlin 1862: 144-152.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Crump, M.L., Savitzky, A. H., Wells, K.D., Brandley, M.C (2016): *Herpetology*. 4th edition. Sunderland Sinauer Associates, Inc.
- Pramuk, J.B., Robertson, J.W., Sites, J.W., Noonan, B.P. (2008): Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography* 17: 72-83.
- Pyron, R.A. (2011): Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology* 60: 466-481.
- Pyron, R.A., Wiens, J.J. (2011): A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Rafinesque, C.S. (1815): *Analyse de Nature, ou Tableau de l'Universe et des Corps Organisés*. Palermo: Jean Barravecchia.
- Ramírez-Pinilla, M.P., Jerez, A. (1999): Desarrollo de las campanas branquiales en *Cryptobatrachus* (Amphibia: Anura: Hylidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 357-365.
- Rangel-Ch, O., Lowy-C, P.D., Aguilar-P, M. (1997): Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. Págs. 383-402. En: Rangel-Ch, J.O., Lowy-C, O.P.D., Aguilar-P, M. (Eds). Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de Vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia y Ministerio de Medio Ambiente de Colombia, Bogotá.
- Renjifo, J.M., Lundberg, M. (1999): *Anfibios y Reptiles de Urrá*. Skanka. Editorial Colina SA, Medellín.
- Rivera-Correa, M. (2006): Geographic distribution: *Caecilia caribea*. *Herpetological Review* 37: 491.
- Rivero, J.A. (1969): Sobre la *Hyla rubra* Laurenti y la *Hyla x-signata* Spix (Amphibia, Salientia). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 83: 109-118.
- Rojas-Ríos, J.A., Cortés-Gómez, A.M., Urbina-Cardona, J.N., Gómez-Martínez, J.M. (2011): Herpetofauna asociada a sistemas ganaderos en bosque seco tropical. *Revista Agroforesteria Neotropical* 1: 78.
- Roelants, K., Gower, D.J., Wilkinson, M., Loader, S.P., Biju, S.D., Guillaume, K., Moriau, L., Bossuyt, F. (2007): Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887-892.
- Romero-Martínez, H. J., Lynch, J. D. (2010): Anfibios de los humedales de Córdoba. Págs. 349-360. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Romero-Martínez H.J., Lynch, J.D. (2012): Anfibios de la Región Caribe. Págs. 677-701. En: Rangel-Ch., J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia.

- Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Romero-Martínez, H.J., Vidal-Pastrana, C.C., Lynch, J.D., Dueñas, P.R. (2008): Estudio preliminar de la fauna anfibia en el cerro Murrucucú, Parque Natural Nacional Paramillo y zona amortiguadora, Tierralta, Córdoba, Colombia. *Caldasia* 30: 209-229.
- Ron, S.R., Santos, J.C., Canatella, D.C. (2006): Phylogeny of the túngara frogs genus *Engystomops* (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 392-403.
- Rueda-Almonacid, J. V., Velásquez-Álvarez, A.A., Galvis-Peñuela, P.A., Gualdrón Duarte, J.E. (2008): Anfibios. Págs. 169-192. En: Rodríguez-Mahecha, J.V., Rueda-Almonacid, J.V., Gutiérrez-H, T.D. (Eds). Guía Ilustrada de la Fauna del Santuario de Vida Silvestre Los Besotes, Valledupar, Cesar, Colombia. Serie de Guías Tropicales de Campo N° 7. Conservación Internacional-Colombia. Editorial Panamericana.
- Rueda-Solano, L. A., Castellanos-Barliza, J. (2010): Herpetofauna de Neguanje, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 15: 195-206.
- Rueda-Solano, L. A., Vargas-Salinas, F. (2014): *Cryptobatrachus boulengeri* (Boulenger's backpack frog): latitudinal and altitudinal range extension. *Herpetotropicos* 10: 51-52.
- Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C., Lynch, J.D. (1996): Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 20: 365-415.
- San Mauro, D., Vences, M., Alcobenda, M., Zardoya, R., Meyer, A. (2005): Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist* 165: 590-599.
- Spix, J. B. (1824): *Animalia nova sive species novae Testudinum et Ranarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis. München: F. S. Hübschmann, Munich, Germany.*
- Tschudi, J.J.V. (1838): *Classification der Batrachier mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien. Neuchâtel: Petitpierre.*
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco, A. (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el Bosque Seco Tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 163-189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia II. Biodiversidad Asociada al Bosque Seco. Instituto Alexander von Humboldt, Colombia.*
- Vaz-Ferreira, R., Gehrau, A. (1975): Epimeletic behaviour of the common frog, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae). I. Attention to the tadpole and related feeding and aggressive activities. *Physis* 34: 1-14.
- Vitt, L. J., Caldwell, J.P. (2014). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 4th edition. Elsevier, Norman, Oklahoma.*
- Wells, K.D. (2007): *The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.*
- Werner, F. (1896): Beiträge zur Kenntniss der Reptilien und Batrachier von Centralamerika und Chile, sowie einiger seltenerer Schlangenarten. *Verhandlungen der kaiser-königlichen zoologischen Gesellschaft in Wien* 46: 344-365.
- Zhang, P., Zhou, H., Chen, Y.Q., Liu, Y.F., Qu, L.H. (2005): Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology* 54: 391-400.



Iguana iguana



CAPÍTULO III
TAXONOMÍA, SISTEMÁTICA Y
ZOOGEOGRAFÍA DE REPTILES



Ameiva bifrontata



Juan E. Carvajal-Cogollo, Ph.D.

*Grupo de Investigación Biodiversidad y Conservación,
Semillero de Investigación en Anfibios y Reptiles,
Programa de Biología, Universidad Pedagógica y
Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia
Email: juancarvajal@gmail.com*



Ameiva cf. praesignis



RESUMEN

Los reptiles (lagartos, anfibios, serpientes, tortugas y cocodrilos), son en varias partes del mundo, uno de los grupos de animales menos estudiados desde una perspectiva taxonómica y filogenética. Sin embargo, en las últimas décadas las teorías en estas líneas de investigación ha aumentado, así como la evaluación de patrones de distribución general (biogeografía histórica) y distribución local de especies (ecología, ecología geográfica). Para el caso de los reptiles en el bosque seco tropical (bs-T) del norte de Colombia, son varios los factores que han inducido la diversidad taxonómica y los patrones de distribución de las especies. En este capítulo se hace un compendio de las 98 especies de reptiles conocidas para la región y se resaltan patrones taxonómicos, filogenéticos y zoogeográficos. Además, se plantean nuevas preguntas de investigación a la luz del conocimiento actual que se tiene sobre estos vertebrados en el bs-T del norte de Colombia.

Palabras clave: Bosque seco tropical, Distribución de especies, Herpetología, Región Caribe de Colombia, Squamata.



Amphisbaena medemi



INTRODUCCIÓN

Gran parte de la región Caribe de Colombia se encuentra incluida en la unidad biogeográfica del cinturón árido peri-caribeño (Hernández-Camacho et al. 1992), con influencia de las regiones de vida tropical de la Sierra Nevada de Santa Marta y la porción norte de la Serranía de Perijá (Rangel-Ch. 2012). Estas características, además de la presencia de grandes cuerpos de agua, tales como la ciénaga de Zapatosa y otros humedales menores, principalmente de la cuencas de los ríos Magdalena y Cesar, moldean la aparición de variaciones ambientales e hídricas desde los macizos hacia las planicies y desde los humedales hacia sus alrededores. A su vez, esto se traduce en la aparición de diferentes conformaciones de bosque seco tropical (bs-T), como son los matorrales xerofíticos y la vegetación achaparrada en las zonas áridas típicas de La Guajira (Rangel-Ch. et al. 2012). Por otro lado, y dada la cercanía a los macizos montañosos, a las zonas de bs-T, en ellas se presenta un clima bimodal-tetraestacional con dos periodos de lluvias marcados a lo largo del año (Rangel-Ch. & Carvajal-Cogollo 2009). A parte de las zonas planas del Caribe, también se observan regiones con diferentes topografías; por ejemplo, pendientes suaves en los valles de los ríos Cesar y Ranchería en La Guajira, y pendientes marcadas y abruptas en los macizos de la Sierra Nevada de Santa Marta y de la Serranía de Perijá (Rangel-Ch. et al. 2012).

En general, estas características fisiográficas, climáticas y la historia biogeográfica de las formaciones vegetales de la región Caribe, permitieron el establecimiento de una fauna de vertebrados que se adaptó a las condiciones climáticas estacionales, y algunas veces extremas de la región (Ceballos 1995). Para el

caso de los reptiles, dichas condiciones ambientales actuaron como Drivers que influenciaron la estructura y composición de los ensamblajes y permitieron el establecimiento de especies generalistas. Estas especies son ubicuas a lo largo de gran parte del norte del Caribe exhibiendo adaptaciones a condiciones fluctuantes del clima y casi en su totalidad, representan subconjuntos de los ensamblajes de reptiles presentes en bosques subhúmedos y húmedos adyacentes (Carvajal-Cogollo 2014).

Las principales contribuciones para el conocimiento de la fauna de reptiles del Caribe colombiano las sintetizó Carvajal-Cogollo et al. (2012). Estos autores recopilamos información publicada en investigaciones de Ruthven (1922), quien proporcionó una descripción e información de distribución para especies en la Sierra Nevada de Santa Marta; y de Dugand (1975), quien elaboró una lista de las serpientes presentes en la llanura Caribe. Además, Carvajal-Cogollo et al. (2012) documentaron contribuciones importantes realizadas en las últimas décadas; como las de Pérez-Santos & Moreno (1986) y Bernal-Carlo (1991), quienes recopilaron

información sobre las serpientes del departamento del Atlántico y de la Sierra Nevada de Santa Marta, respectivamente. También existen investigaciones con énfasis ecológico tales como las realizadas por Hernández-Ruz et al. (2001) y Moreno-Arias et al. (2009) en la Serranía de Perijá, las de Rueda-Solano & Castellanos-Barliza (2010) en el Parque Nacional Natural Tayrona, y la lista de especies para los Montes de Oca en el departamento de La Guajira por Galvis-Peñuela et al. (2011). Bajo estos antecedentes, se denota un alto grado de conocimiento de la fauna de reptiles en el Caribe colombiano, por lo que se hace necesario hacer una revisión del estado del arte de estos vertebrados en la región, destacando aspectos taxonómicos e integrándolos con conocimientos de la historia evolutiva de las especies, sus distribuciones y sus relaciones con el hábitat (Gillespie et al. 2005; Moreno-Arias et al. 2009). Por lo tanto, en este capítulo se especificarán aspectos taxonómicos, zoogeográficos y finalmente, se harán anotaciones de las relaciones filogenéticas de los taxa de reptiles presentes en el bs-T estacional del norte de Colombia.



Anolis auratus



Anolis onca

REPRESENTACIÓN DE LOS NIVELES TAXONÓMICOS

Las categorías de Orden, Familia, Género y Especie, son las más usadas y esenciales para ordenar los grupos de seres vivos y a la vez, forman parte de lo que se conoce como taxonomía, la cual, de manera sencilla se entiende como *"la teoría y la práctica de la clasificación de los organismos; parte de la sistemática que estudia las clases y diversidad de ellos"*

(ITZN 2009). En el bs-T del norte de Colombia (departamentos de Magdalena, Cesar y La Guajira, por debajo de los 1000 m de elevación), y a partir de estas categorías o niveles taxonómicos, se tiene registro de 98 especies, 89 del orden Squamata (51 serpientes, 36 lagartos, dos anfisbaenias), siete de Testudinata y dos de Crocodylia (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza de especies y unidad histórica de origen para los reptiles en el bs-T del norte de Colombia. Ver Anexo I para información detallada del registro y distribución de especies. *Especies invasoras, ** Especie candidata nombrada por Pinto-Sánchez et al. (2015).

ORDEN FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	UNIDAD HISTÓRICA			ASPECTOS ECOLÓGICOS	
		Sudame- ricano	Centro- americano	Norte- americano	Periodo de actividad	Hábito
Crocodylia						
Alligatoridae	<i>Caiman crocodilus</i>	◆			Nocturno	Acuático
Crocodylidae	<i>Crocodylus acutus</i>	◆			Nocturno	Acuático
Squamata						
Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena fuliginosa</i>	◆			Desconocido	Fosorial
	<i>Amphisbaena medemi</i>	◆			Desconocido	Fosorial
Anguidae	<i>Diploglossus monotropis</i>		◆		Diurno	Terrestre/ Fosorial
Corytophanidae	<i>Basiliscus basiliscus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Basiliscus galeritus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
Dactyloidae	<i>Anolis auratus</i>		◆		Diurno	Semiarbóreo
	<i>Anolis biporcatus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Anolis onca</i>	◆			Diurno	Semiarbóreo
	<i>Anolis sulcifrons</i>	◆			Diurno	Arbóreo
Gekkonidae	<i>Anolis gaigei</i>	◆			Diurno	Semiarbóreo
	<i>Hemidactylus brookii</i> *				Nocturno	Arbóreo
	<i>Hemidactylus frenatus</i> *				Nocturno	Arbóreo
Gymnophthalmidae	<i>Bachia bicolor</i>	◆			Diurno	Terrestre/ Fosorial
	<i>Bachia talpa</i>	◆			Diurno	Terrestre/ Fosorial
	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Loxopholis rugiceps</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Ptychoglossus festae</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Iguana iguana</i>		◆		Diurno	Arbóreo
Phyllodactylidae	<i>Phyllodactylus ventralis</i>	◆			Nocturno	Arbóreo
	<i>Thecadactylus rapicauda</i>	◆			Nocturno	Arbóreo
Polychrotidae	<i>Polychrus gutturosus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Polychrus marmoratus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
Scincidae	<i>Mabuya</i> spp	◆			Diurno	Semiarbóreo
	<i>Mabuya</i> sp candidata 1**	◆			Diurno	Semiarbóreo
	<i>Mabuya zuliae</i>	◆			Diurno	Semiarbóreo
Sphaerodactylidae	<i>Gonatodes albogularis</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Gonatodes vittatus</i>	◆			Diurno	Arbóreo
	<i>Lepidoblepharis miyatai</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Sphaerodactylus heliconiae</i>	◆			Diurno	Terrestre
Teiidae	<i>Ameiva bifrontata</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Ameiva</i> cf <i>praesignis</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Holcosus festivus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Cnemidophorus arenivagus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>			◆	Diurno	Terrestre
	<i>Tupinambis</i> aff <i>cryptus</i>	◆			Diurno	Terrestre
Tropiduridae	<i>Stenocercus erythrogaster</i>	◆			Diurno	Terrestre

ORDEN FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	UNIDAD HISTÓRICA			ASPECTOS ECOLÓGICOS	
		Sudame- ricano	Centro- americano	Norte- americano	Periodo de actividad	Hábito
Anomalepididae	<i>Liotyphlops albirostris</i>	◆			Nocturno	Fosorial
Boidae	<i>Boa constrictor</i>			◆	Nocturno	Semiarbóreo
	<i>Corallus ruschenbergerii</i>	◆			Nocturno	Arbóreo
	<i>Epicrates maurus</i>	◆			Nocturno	Semiarbóreo
Colubridae	<i>Chironius carinatus</i>				Diurno	Arbóreo
	<i>Clelia clelia</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Coluber mentovarius</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Dendrophidion percarinatum</i>		◆		Diurno	Terrestre
	<i>Drymarchon caudomaculatus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Drymarchon melanurus</i>		◆		Diurno	Terrestre
	<i>Drymobius rhombifer</i>		◆		Diurno	Terrestre
	<i>Enulius flavitorques</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Erythrolamprus bizonus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Erythrolamprus melanotus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Helicops danieli</i>	◆			Nocturno	Acuático
	<i>Imantodes cenchoa</i>		◆		Nocturno	Arbóreo
	<i>Imantodes gemmistratus</i>		◆		Nocturno	Arbóreo
	<i>Lampropeltis triangulum</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Leptodeira annulata</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Leptodeira septentrionalis</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Leptophis ahaetulla</i>			◆	Nocturno	Arbóreo
	<i>Lygophis lineatus</i>	◆			Diurno	Terrestre
	<i>Mastigodryas boddaerti</i>			◆	Diurno	Terrestre
	<i>Mastigodryas pleei</i>		◆		Diurno	Terrestre
	<i>Ninia atrata</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Oxybelis aeneus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Oxybelis fulgidus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Oxyrhopus petola</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Phimophis guianensis</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Phrynonax poecilonotus</i>		◆		Diurno	Arbóreo
	<i>Pseudoboa newiedii</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Rhinobothryum bovallii</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Sibon nebulatus</i>		◆		Nocturno	Arbóreo
	<i>Spilotes pullatus</i>			◆	Diurno	Arbóreo
	<i>Tantilla melanocephala</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Tantilla semicineta</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	◆			Nocturno	Semiarbóreo
	<i>Thamnodynastes paraguanae</i>	◆			Nocturno	Semiarbóreo
	<i>Urotheca fulviceps</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Xenodon severus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
Elapidae	<i>Micrurus dissoleucus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Micrurus dumerillii</i>	◆			Nocturno	Terrestre
	<i>Micrurus mipartitus</i>	◆			Nocturno	Terrestre
Leptotyphlopidae	<i>Epictia goudotii</i>	◆			Nocturno	Terrestre/ Fosorial
	<i>Trilepida macrolepis</i>	◆			Nocturno	Terrestre/ Fosorial

ORDEN FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	UNIDAD HISTÓRICA			ASPECTOS ECOLÓGICOS	
		Sudame- ricano	Centro- americano	Norte- americano	Período de actividad	Hábito
Viperidae	<i>Bothrops asper</i>			◆	Nocturno	Terrestre
	<i>Crotalus durissus</i>		◆		Nocturno	Terrestre
	<i>Porthidium lansbergii</i>		◆		Nocturno	Terrestre
Testudines						
Chelidae	<i>Mesoclemmys dahlí</i>	◆			Diurno/ Nocturno	Acuático/ Terrestre
Emydidae	<i>Trachemys venusta callirostris</i>	◆			Diurno/ Nocturno	Acuático
Geoemydidae	<i>Rhinoclemmys melanosterna</i>	◆			Diurno/ Nocturno	Acuático
Kinosternidae	<i>Kinosternon leucostomum</i>	◆			Diurno/ Nocturno	Acuático
	<i>Kinosternon scorpioides</i>			◆	Diurno/ Nocturno	Acuático
Podocnemididae	<i>Podocnemis lewyana</i>	◆			Diurno/ Nocturno	Acuático
Testudinidae	<i>Chelonoidis carbonarius</i>	◆			Diurno	Terrestre

La riqueza genérica está dominada por las Serpentes (serpientes) y Lacertilia (lagartos). Los lagartos presentan el mayor número de familias. Dentro de estos dos grupos. Las familias con mayor número de géneros son Colubridae (serpientes), seguida de Gymnophthalmidae (lagartos); el resto de familias (30) tiene menos de cinco géneros. En comparación con los lagartos, las serpientes muestran una mayor riqueza de especies; este patrón es generalizado a nivel mundial (Uetz & Hošek 2018), nacional (Castaño-Mora et al. 2004) y regional (Carvajal-Cogollo et al. 2012), ya que las serpientes exhiben mayor riqueza en las tierras tropicales del continente mientras que los lagartos lo hacen por la parte sur-templada de este (Darlington 1957).

En general, las especies de reptiles registradas para el bs-T del norte de Colombia representan un subconjunto (aproximadamente el 30-40%) de las especies registradas en toda la planicie de la región Caribe, desde Córdoba hasta La Guajira (Carvajal-Cogollo et al. 2012). Tal como lo documentó Carvajal-Cogollo (2014), las especies muestran una alta capacidad para ocupar diferentes hábitats y una amplia distribución entre los diversos tipos de cobertura vegetal presentes en la región. De igual manera, se destaca que la mayoría de los taxa presentan características generalistas en cuanto al uso de los recursos (Pérez-Santos & Moreno 1988) y ocupan diversos hábitats. Los rasgos de sus historias de vida tales como las tácticas de termorregulación, los tiempos de actividad y amplios espectros alimentarios (Pérez-Santos & Moreno 1986; Rojas-Murcia et al. 2016), le permite a las especies de reptiles amoldarse a las marcadas fluctuaciones climáticas (estacionalidad) en el bs-T del norte de Colombia.



Basiliscus basiliscus



Basiliscus galeritus



Boa constrictor



Bothrops asper

ANOTACIONES FILOGENÉTICAS

En los reptiles, su historia evolutiva ha dado lugar a una riqueza de especies considerablemente asimétrica entre los grupos filogenéticos a nivel de Orden (Pincheira-Donoso et al. 2013). Los cocodrilos presentan filogenias definidas por grupos monofiléticos, principalmente de las familias Crocodylidae (que incluye los géneros *Osteolaemus* y *Crocodylus*) y Alligatoridae (géneros *Alligator*, *Paleosuchus* y *Caimán*) (Poe 1996). Los géneros *Caimán* y *Crocodylus* tienen representantes en el

Caribe colombiano, pero de este último género se tienen dudas acerca de las especies que lo constituyen; esas dudas surgen al emplear caracteres morfológicos y moleculares en la construcción de las hipótesis filogenéticas (Rodríguez 2000; Oaks 2011; Meredith et al. 2011).

En tortugas, aunque las relaciones evolutivas aún son polémicas (Crawford et al. 2015), los taxa representantes de Cryptodira y Pleurodira en Su-



Caiman crocodilus

ramérica (que incluye las especies presentes en el Caribe de Colombia), tienen relaciones monofiléticas claras (Shaffer et al. 2017). Recientemente, Vargas-Ramírez et al. (2017) aclararon las relaciones de parentesco entre las especies del género *Trachemys*, incluyendo *Trachemys callirostris*, una de las especies de tortuga más ampliamente distribuida en el Caribe de Colombia, como una subespecie de *Trachemys venusta*. Por último, dentro de la familia Kinosternidae se requiere evaluar las relaciones filiales de las especies y las variaciones intraespecíficas en su área de distribución global (Olga Castaño-Mora, comunicación personal).

Para Squamata, a partir de un análisis preliminar hecho a la filogenia proporcionada por Pyron et al. (2013), encontraron que los lagartos y serpientes en la región Caribe de Colombia, en su mayoría, pertenecen a grupos monofiléticos, soportadas por caracteres moleculares y morfológicos. Sin embargo, algunas particularidades se presentan a nivel de familias, subfamilias y géneros. Dentro de estas particularidades, hay evidencia que sugiere que el género de lagartos *Anolis* no es un taxón hermano de *Polychrus*, según lo propuesto por Townsend et al. (2011), y que la familia Polychrotidae no representa un grupo monofilético (Pyron et al. 2013). De igual manera, la evidencia molecular soporta a Dactyloidae como familia para el género *Anolis* (Poe et al. 2017) y Polychrotidae para el género *Polychrus* (*sensu* Townsend et al. 2011; Torres-Carvajal et al. 2017). De este último género se encuentran registros de *Polychrus guttuosus* para el norte de Colombia, sin embargo, en la revisión realizada por Torres-Carvajal et al. (2017), la única especie registrada para esta región es *P. marmoratus*; este aspecto puede ser

objeto de revisión en futuras investigaciones. Dentro de la familia Teiidae, en el género *Tupinambis*, su especie tipo (*T. teguixin*), registrada en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Perú, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela (incluyendo la Isla de Margarita), fue separada en varias especies (Murphy et al. 2017). Entre las nuevas especies está *Tupinambis cryptus*, la cual, tiene distribución en Venezuela y posiblemente en Colombia. Acorde a los resultados de Murphy et al. (2017), *T. teguixin* no estaría presente en Colombia; sin embargo, dentro de los datos expuestos en dicho estudio hay un vacío de información para el país, con lo cual, es posible que *T. cryptus* este presente en el Caribe de Colombia.

Dentro de los lagartos Scincidae, hasta el momento tampoco se tiene seguridad sobre los taxa que representan la familia en el Caribe Colombiano (Pinto-Sánchez et al. 2015). Los resultados expuestos por estos autores no soporta la monofilia del género *Mabuya* y aunque las poblaciones del Caribe de Colombia pueden ser referidas como *M. zuliae*, existen otros taxa nombrados como especies candidatas que requieren mayor profundidad en su revisión.

Por último, y en lo referente a serpientes, para la subfamilia Boinae (Boidae), que comprende cuatro géneros Neotropicales (*Boa*, *Corallus*, *Epicrates*, *Eunectes*), los tres primeros han sido registrados en el Caribe de Colombia. Los resultados de Pyron et al. (2013) evidencian una débil parafilia dentro del género *Epicrates*; estos autores también discuten relaciones de parentesco con *Eunectes*. Estos aspectos deben ser estudiados en futuras investigaciones. Para la familia Colubridae, la especie *Chironius carinatus* está ubicada débilmente dentro de un clado de Colubrines neotropicales, lejanamente relacionados con otras especies del género *Chironius* (Pyron et al. 2013). Con base en esto, se surge la necesidad de una revisión detallada del género y de la especie *C. carinatus*.



Chelonoidis carbonarius

ZOOGEOGRAFÍA

La distribución actual de las especies obedece a procesos ecológicos, evolutivos y geológicos. A escala global, los patrones de distribución de especies son abordados por la zoogeografía, que se refiere a la distribución de los animales en el planeta (Darlington 1957). Bajo este contexto, la fauna de reptiles puede ser categorizada según varios criterios, entre los cuales, están su distribución geográfica y sus orígenes históricos (Lotzkat 2007).

Para describir la fauna de reptiles suramericanos en sus orígenes históricos y geográficos, diversos autores (Savage 2002; Lotzkat 2007; Moreno-Arias et al. 2009), han utilizado el enfoque de componentes y unidades históricas propuestas por Savage (1982) y Wilson & McCranie (1998). Estas unidades fueron definidas teniendo en cuenta los movimientos de placas tectónicas a través de eras geológicas; de esta manera, inicialmente se identificaron cuatro

unidades históricas: el Elemento Norteamericano Viejo, el Norteamericano Joven, el Centroamericano y el Sudamericano, pero posteriormente el Norteamericano Joven se integró dentro del "componente suroccidental" del Elemento Norteamericano Viejo (Savage 2002).

En Suramérica, el movimiento de las placas tectónicas, sobretodo las placas Nazca y Cocos en el oeste, y la placa del Caribe en el norte, jugaron un papel crucial en la zoogeografía de los reptiles (Lotzkat 2007; Fig. 1). En el borde nororiental de la placa del Caribe se formó una conexión continental entre Suramérica y Centroamérica en forma de Proto-Antillas; este puente permitió el intercambio faunístico entre ambas regiones tropicales y se estableció una herpetofauna tropical generalizada (Savage 1982), cuya distribución geográfica se extendió aproximadamente desde el Ecuador hasta cerca de 40° Latitud Norte (Lotzkat 2007). Ya durante el cuaternario

(ca. 1.8 m.a.), los patrones de distribución global de reptiles resultaron de grandes cambios en el clima durante los periodos glaciales e interglaciales, lo que causó variación en la distribución de las diferentes

formaciones vegetales (Haffer 1979). Debido a estos cambios repetitivos, se presentaron condiciones aptas para eventos de dispersión y vicarianza que moldearon los patrones de distribución de la fauna de reptiles actual (Savage 1966; Lotzkat 2007).

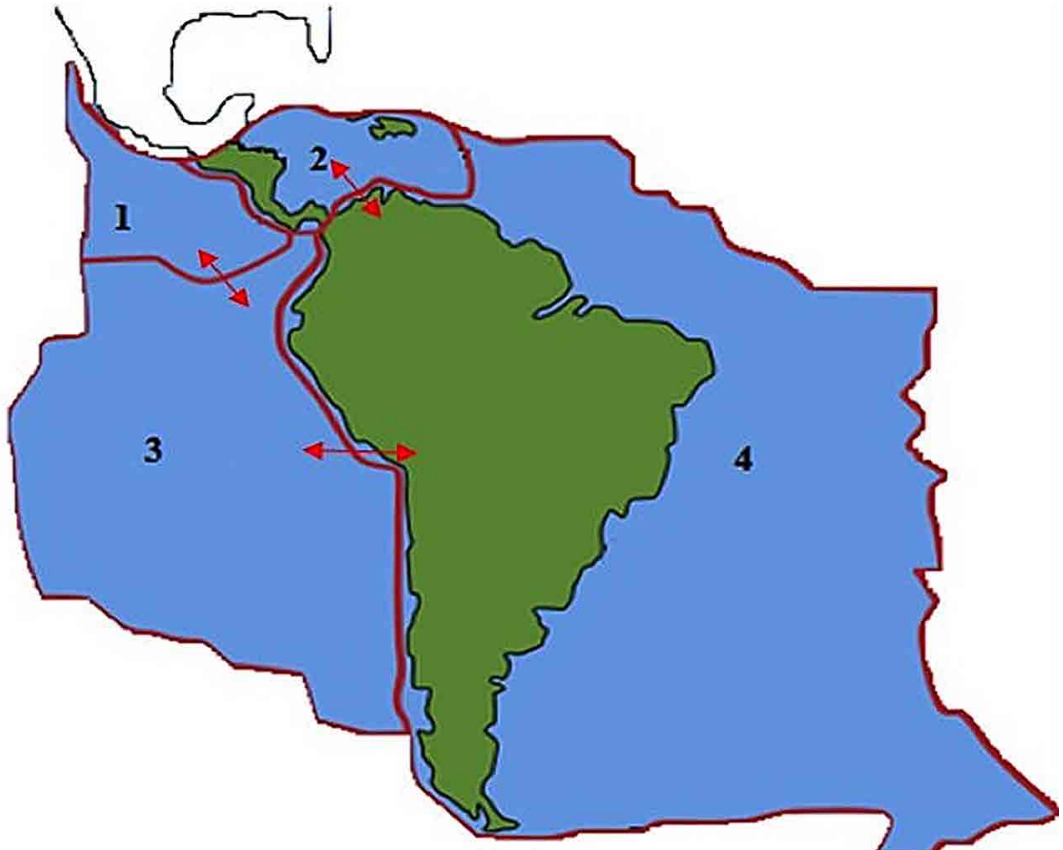


Figura 1. Placas tectónicas que influenciaron la distribución geográfica de los reptiles en el norte de Colombia y Suramérica: Placa de Los Cocos (1), Placa Caribe con influencia en la formación de las Proto-Antillas (2), Placa de Nazca (3), Placa Sudamericana (4). Imagen modificada de Rosales-Romero (2012).

Según la categorización del componente histórico, la fauna de reptiles en el bs-T del Caribe de Colom-

bia sigue el mismo patrón identificado por Lotzkat (2007) y Moreno-Arias et al. (2009), para el Macizo de Nirgua en Venezuela y en la Serranía de Perijá, respectivamente. Es decir, predominan taxa o elementos suramericanos o autóctonos (*sensu* Moreno-Arias et al. 2009). Bajo este escenario, el 61% de las especies son elementos suramericanos y el 39% son foráneos (30% elementos Centroamericanos y 9% elementos Norteamericano viejo; ver Tabla 1). Estos porcentajes son similares a los patrones identificados para la fauna de reptiles centroamericana (Savage 1966), donde la fauna de estos vertebrados se basa en un núcleo fun-



Chironius carinatus



Clelia clelia



Corallus ruschenbergii

damental de grupos autóctonos; la contribución de elementos foráneos del norte es mínima. Por otro lado, los grupos de especies autóctonas centroamericanas tenían orígenes antiguos en común con las poblaciones Suramericanas, pero cada una por su parte, estuvo expuesta a procesos evolutivos aislados durante la mayor parte del Terciario (ca. 66 m.a., Savage 1966).

La preponderancia de elementos autóctonos en la región del Caribe colombiano, tal como lo describe Moreno-Arias et al. (2009) para la Serranía de Perijá, se debió a eventos geológicos de separación de Centro y Suramérica en el Cretácico tardío (ca. 140 m.a.) y en el terciario temprano (ca. 66 m.a.; Savage 1982; Cadle 1985). Estos eventos permitieron que algunas especies de las familias Gymnophthalmidae, Tropiduridae y Polychrotidae, y serpientes xenodontinas, dominantes en las tierras bajas, radiaran en Suramérica durante el Terciario (Moreno-Arias et al. 2009). Por otra parte, los elementos foráneos (Centroamericano y Norteamericano), tales como serpientes xenodontinas centroamericanas y colubrinas del norte, así como lagartos del género *Cnemidophorus* y serpientes del género *Crotalus*, se disper-



Crocodylus acutus



Crotalus durissus



Drymarchon melanurus



Drymobius rhombifer



Epicrates maurus

saron hacia Suramérica durante la unión de Centro y Suramérica ocurridas durante el Terciario (Savage 1982; Cadle 1985); un patrón similar ha sido encontrado para la serranía de Perijá (Moreno-Arias et al. 2009) y el Macizo de Nirgua (Lotzkat 2007).

CONCLUSIONES

La taxonomía es una disciplina central para la exploración y comprensión de la biodiversidad. Los aspectos taxonómicos de los reptiles del Caribe de Colombia, con el conocimiento actual, se encuentran avanzados y relativamente bien establecidos; de hecho, la riqueza y la composición de especies de reptiles en la región y subregiones es una de las mejor documentadas del país. Esta apreciación es soportada por las hipótesis de parentesco y la monofilia de los grupos a nivel de género, subfamilias y familias de la mayoría de los taxa. Lo anterior es clave para elaborar y llevar a la práctica estrategias

de manejo y conservación de especies o grupos de especies, en ecosistemas tan intervenidos y amenazados como el bs-T. Sin embargo, más estudios son requeridos dentro de algunos clados y taxa en particular, por ejemplo, en Scincidae (género *Mabuya*), Kinosternidae (género *Kinosternon*) y Colubridae (género *Chironius*). Estos estudios aportarían mayor claridad y completitud de los datos que hasta el momento se tienen y sobre los cuales, se podrían plantear preguntas de investigación sobre diversidad taxonómica, filogenética, y funcional.

Por otro lado, un análisis de la distribución general y local de los taxa en el Caribe de Colombia, permite evidenciar una fauna de reptiles con distribución amplia, con muy pocas especies con distribución restringida. La predominancia de elementos autóctonos (Suramericanos), en conjunción con elementos foráneos (Norte y Centroamericanos), abre nuevas perspectivas de investigación sobre el papel de eventos geológicos históricos (e.g. formación istmo



Epictio goudotii



de Panamá) y la presencia de macizos montañosos, en la ubicuidad, preferencias ecológicas y distribución actual de la fauna de reptiles (i.e. biogeografía histórica).

REFERENCIAS

- Bernal-Carlo, A. (1991): Herpetology of Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: A biogeographical analysis. Unpublished PhD dissertation, University of New York, Nueva York.
- Cadle, J.E. (1985): The neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1–20.
- Carvajal-Cogollo, J.E. (2014): Evaluación a múltiples escalas de los efectos de la transformación del paisaje sobre los ensamblajes de reptiles en localidades de la región Caribe Colombiana. Tesis doctoral, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791–812. En: Rangel Ch, J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Castaño-Mora, O., Cárdenas-A G., Hernández-R E., Castro-H F. (2004): Reptiles en el Chocó biogeográfico. Págs. 599–632. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Diversidad Biótica IV. El Chocó Biogeográfico-Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Ceballos, G. (1995): Vertebrate diversity, ecology



Erythrolamprus epinephelus

- and conservation in Neotropical dry forests. Págs. 195–214. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds). Seasonally Dry Tropical Forests. New York.
- Crawford, N.G., Parham, J.F., Sellas, A.B., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Papenfuss, T.J., Henderson, J.B., Hansen, M.H., Simison, W.B. (2015): A phylogenomic analysis of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 83: 250–257.
- Darlington, P.J. (1957): *Zoogeography: The Geographic Distribution of Animals*. John Wiley & Sons. New York.
- Dugand, D.A. (1975): Serpentinafauna de la llanura costera del Caribe. *Caldasia* 11: 61–82.
- Galvis-Peñuela, P.A., Mejía-Tobón, A., Rueda-Almonacid, J.V. (2011): Fauna Silvestre de la Reserva Forestal Protectora Montes de Oca, La Guajira, Colombia. *Corpoguajira-Colombia*.
- Gillespie, G., Howard, S., Lockie, D., Scroggie, M., Boeadi, A. (2005): Herpetofaunal Richness and Community Structure off Offshore Islands Sulawesi, Indonesia. *Biotropica* 37: 279–290.
- Haffer, J. (1979): Quaternary biogeography of tropical lowland South America. Págs. 107–140. En: Duellman, W.E. (Ed). *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal*. Museum of Natural History of the University of Kansas Monographs 7, Lawrence.
- Hernández-Camacho, I., Hurtado-Guerra, A., Ortiz-Quijano, R., Walschburger, Th. (1992): Unidades Biogeográficas de Colombia. Págs. 105–151. En: Halffter, G. (Ed). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Hernández-Ruz, E.J., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Galvis-Peñuela, P.A. (2001): Caracterización preliminar de la "Comunidad" de reptiles de un sector de la Serranía del Perijá, Colombia. *Caldasia* 23: 475–489.
- ITZN (2009): *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*. 4ta. Edición. Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.
- Lotzkat, S. (2007): *Taxonomie und Zoogeographie der Herpetofauna des Nirgua-Massivs, Venezuela*. Diplomarbeit im Fachbereich Biowissenschaften der Johann Wolfgang

- Goethe-Universität. Frankfurt am Main.
- Meredith, R.W., Hekkala, E.R., Amato, G., Gatesy, J. (2011): A phylogenetic hypothesis for *Crocodylus* (Crocodylia) based on mitochondrial DNA: evidence for a trans-Atlantic voyage from Africa to the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 183–191.
- Moreno-Arias, R.A., Medina-Rangel, G.F., Carvajal-Cogollo, J.E., Castaño-Mora, O.V. (2009): Herpetofauna de la Serranía del Perijá, Colombia. Págs. 449–470. En Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica VIII: La Serranía del Perijá, Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-Corpocezar, Bogotá.
- Murphy, J.C., Jowers, M.J., Lehtinen, R.M., Charles, S.P., Colli, G.R., Peres, A.K., Hendry, C.R., Pyron, R.A. (2016): Cryptic, sympatric diversity in tegu lizards of the *Tupinambis teguixin* Group (Squamata, Sauria, Teiidae) and the description of three new species. *PLoS ONE* 11: e0158542.
- Oaks, J.R. (2011): A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true Crocodiles. *Evolution* 65: 3285–3297.
- Pérez-Santos, C., Moreno, A. (1986): *Las Serpientes del Atlántico*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Pérez-Santos, C., Moreno, A. (1988): *Ofidios de Colombia*. Monografía VI. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino.
- Pincheira-Donoso, D., Bauer, A.M., Meiri, S., Uetz, P. (2013): Global taxonomic diversity of living reptiles. *PLoS ONE* 8: e59741.
- Pinto-Sánchez, N.R., Calderón-Espinosa, M.L., Miralles, A., Crawford, A.J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015): Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* Fitzinger (Squamata: Scincidae) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93:188–211.
- Poe, S. (1996): Data set incongruence and the phylogeny of crocodylians. *Systematics Biology* 45: 393–414.
- Poe, S., Nieto-Montes de Oca, A., Torres-Carvajal, O., De Queiroz, K., Velasco, J.A., Truett, B., Gray, L.N., Ryan, M.J., Köhler, G., Ayala-Varela, F. Latella, I. (2017): A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguaniidae). *Systematic Biology* 66:663–697.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Wiens, J.J. (2013): A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93.
- Rangel-Ch, J.O. (2012): *Colombia, Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Rangel-Ch, J.O., Carvajal-Cogollo, J.E. (2009): Clima de la Serranía del Perijá. Págs. 3–49. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Diversidad Biótica VIII. Media y Baja Montaña de la Serranía del Perijá*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia y Corpocezar, Bogotá.
- Rodríguez, M.A. (2000): Cocodrilos (Archosauria: Crocodylia) de la región Neotropical. *Biota Colombiana* 1: 135 – 140.
- Rojas-Murcia, L., Carvajal-Cogollo, J.E., Cabrejo-Bello, J.A. (2016): Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe Colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimenticio. *Acta Biológica Colombiana* 21: 365–377.
- Rosales-Romero, F. (2012): *El modelamiento del movimiento de las placas tectónicas: una propuesta para el aula*. Tesis doctoral, Departamento de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Rueda-Solano, L.A., Castellanos-Barliza, J.E. (2010): Herpetofauna de Neguanje, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 15: 195–206.
- Ruthven, A.G. (1922): *The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. Miscellaneous Publications. University of Michigan. *Museum of Zoology* 8: 1–93.
- Savage, J.M. (1966): The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966: 719–766.
- Savage, J.M. (1982): The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical*



Erythrolamprus melanotus

- Garden 69: 464-547.
- Savage, J. M. (2002): The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shaffer, H.B., McCartney-Melstad, E., Near, T.J., Mount, G.G., Spinks, P.Q. (2017): Phylogenomic analyses of 539 highly informative loci dates a fully resolved time tree for the major clades of living turtles (Testudines). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 115: 7-15.
- Torres-Carvajal, O., Koch, C., Venegas, P.J., Poe, S. (2017): Phylogeny and diversity of neotropical monkey lizards (Iguanidae: *Polychrus* Cuvier, 1817). *PLoS ONE* 12: e0178139.
- Townsend, T.M., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Sites Jr, J.W., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J., Reeder, T.W. (2011): Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 363-380.
- Uetz, P., Hošek J. (2018): The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>, Consultado en abril 18 de 2018.
- Vargas-Ramírez, M., del Valle, C., Ceballos, C.P., Fritz, U. (2017): *Trachemys medemi* n. sp. from northwestern Colombia turns the biogeography of South American slider turtles upside down. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55: 326-339.
- Wilson, L.D., McCranie, J.R. (1998): The biogeography of the herpetofauna of the subhumid forests of Middle America (Isthmus of Tehuantepec to northwestern Costa Rica). Toronto:



Enulius flavitorques



Gonatodes vittatus



Gymnophthalmus speciosus



Helicops danieli



Hemidactylus frenatus

Royal Ontario Museum Life Science Contributions 163: 1-50.

ANEXO I:

LISTA SISTEMÁTICA COMENTADA Y DISTRIBUCIÓN LOCAL DE ESPECIES

CROCODYLIA: CROCODYLIDAE

***Caiman* Spix 1825.**

***Caiman crocodilus* (Linnaeus 1758)**

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Fundación, Ciénaga, Pivijay, El Difícil, El Banco, Plato, Santa Marta. **Cesar:** San Martín, San Alberto, Aguachica, La Gloria, Aguachica, Pelaya, Gamarra, Chimichagua, Chiriguaná, El Paso, Bosconia, Valledupar.

***Crocodylus Laurenti* 1768.**

***Crocodylus acutus* (Cuvier 1807)**

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca. **Cesar:** San Martín, San Alberto.

SQUAMATA: AMPHISBAENIA: AMPHISBAENIDAE

***Amphisbaena* Linnaeus 1758.**

***Amphisbaena fuliginosa* Linnaeus, 1758**

Distribución local: Magdalena: Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 1200 m, El Banco: Corregimiento de Los Venados, ICN 02075, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, ICN 04505, Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Tayrona, La Frontera-río Buritaca. **La Guajira:** Montes de Oca.

***Amphisbaena medemi* Gans & Mathers 1977**

Distribución local: Cesar: Valledupar, corregimiento El Jabo. **La Guajira:** Montes de Oca, Sierra Nevada de Santa Marta, Serranía de Perijá.

ANGUIDAE

***Diploglossus* Wiegmann 1834.**

***Diploglossus monotropis* (Kuhl 1820)**

Distribución local: Magdalena: Sierra Nevada de Santa Marta.

CORYTOPHANIDAE

***Basiliscus Laurenti* 1768.**

***Basiliscus basiliscus* (Linnaeus 1758)**

Distribución local: Cesar: Aguachica: río Buturama, ICN 03648, Vereda Noreán, bosque ripario Quebrada Noreán, ICN 11395, 185 m, Chimichagua: Caño Largo, ICN 11669, Ciénaga de Zapatos, Guaraguao, ICN 11668, La Calera del Cerro, ICN 11667, pantano La Ceja, ICN 11666, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, Chiriguaná: Jobito, ICN 03655, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: Loma Larga, 750-900 m. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Ciénaga: Isla de Salamanca, Los Cocos, ICN 04285, La Concepción, 1000 m, Río Frío <50 m, Santa Marta, Minca, ICN 02287, Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9736, ICN 9734, ICN 9733, ICN 9735, Sierra Nevada de Santa Marta, <1000 m, Mamatoco, La Tigra, Macho Solo, caño La Danta, 800 m, río Gaira, 660 m.

***Basiliscus galeritus* Duméril 1851**

Distribución local: Cesar: San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11431, 263 m.

DACTYLOIDAE

***Anolis Daudin* 1802**

***Anolis auratus* Daudin 1802**

Distribución local: Cesar: Aguachica: bosque del Agüil, ICN 11378, Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11413, 150 m, Chimichagua: Caño Largo, ICN 11814, ICN 11815, Ciénaga de Zapatos, Finca Cardales, ICN 11809, ICN 11813, Finca Villahermosa, ICN 11812, pantano La Ceja, ICN 11817, ICN 11811, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Sierra Nevada de Santa Marta, Las Pavas, <500 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11419, Vereda Alto de la Raya, 263 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: Sierra Nevada de Santa Marta, Arroyo de Arenas, río Barbacoa, 150 m. **Magdalena:** 0-2400 m, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bolívar, 45 m, Mamatoco, <20 m, Minca, 625 m, Pozos Colorados, ca. 11 Km.



Iguana iguana



Imantodes cenchoa



Lepidoblepharis miyatai



Lepidoblepharis sanctaemartae



Loxopholis rugiceps



Leptodeira septentrionalis



Lygophis lineatus



Mabuya sp

***Anolis biporcatus* (Wiegmann 1834)**

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Santa Marta: Cañaveral, ICN 02156, Parque Nacional Natural Tayrona, ICN 03748.

***Anolis onca* (O'Shaughnessy 1875)**

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: Mayapo, cercanías a Manaure, ICN 02076, Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m, Uribia: El Cabo de La Vela, ICN 02196, ICN 04171.

***Anolis sulcifrons* Cope 1899**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: Vereda Noreán, bosque riparío Quebrada Noreán, ICN 11420, 185 m.

***Anolis gaigei* Ruthven 1916**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: ICN 03994, bosque del Agüil, ICN 11377, ICN 11375, ICN 11374, Vereda Noreán, bosque riparío Quebrada Noreán, ICN 11402, ICN 11411, 185 m, Chimichagua: Caño Largo, ICN 11784, caño Platanal, ICN 11796, ICN 11786, Ciénaga de Zapatosa, Finca El Amparo, ICN 11790, ICN 11787, Finca Villahermosa, ICN 11795, ICN 11798, ICN 11794, caño Guaraguao, ICN 11799, ICN 11785, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Sierra Nevada de Santa Marta, Las Pavas, <500 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11412, 715 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11403, 263 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: Arroyo de Arenas, 150 m, Loma Larga, 750-900 m. **Magdalena:** Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9406, Sierra Nevada de Santa Marta, Aguadulce, 900 m, La Tigra, 180-1200 m, Minca, 625 m, San Lorenzo, Hacienda Cincinnati, 1500 m.

GEKKONIDAE

***Hemidactylus* Gray 1825.**

***Hemidactylus brookii* Gray 1845**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Corregimiento de Saloa, Finca Mata Tigre, 70 m, La Calera del Cerro, ICN 11824, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, 60 m, San Martín: Vereda Terraplén, ICN 11433, 45 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta.

***Hemidactylus frenatus* Schlegel, 1836**

Distribución local: **Cesar:** Amplia distribución, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Amplia distribución.

GYMNOPHTHALMIDAE

***Bachia* Gray 1845.**

***Bachia bicolor* (Cope 1896)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: bosque del Agüil, ICN 11376, ICN 11373, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, Finca Boca e Potrero, ICN 11703, ICN 11702, ICN 11704, ICN 11705, 60 m, La Jagua de

Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Nueva Granada, ICN 7976, ICN 7975, ICN 7974, Vereda El Zumbador, 1060 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11438, 263 m. **La Guajira:** Riohacha: Sierra Nevada de Santa Marta, Loma Larga, 750–900 m. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Ciénaga: Río Frío, <50 m, Tucurínca, Santa Marta: ICN 05656, Mamatoco, 20 m, Parque Nacional La Frontera-río Buritaca.

***Bachia talpa* Ruthven 1925**

Distribución local: **Cesar:** Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca, 150 m. **Magdalena:** Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9474.

***Gymnophthalmus* Merrem 1820.**

***Gymnophthalmus speciosus* (Hallowell 1861)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: bosque del Agüil, 153 m, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, El Paso: Boca e potrero, ICN 11731, ICN 11732, Corregimiento de Potrerillo, Finca El Palomar, 60 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Badillo, <200 m, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Minca, ICN 00624, Parque Nacional Natural Tayrona, ICN 05451, Bolívar, 45 m, Minca, 600–900 m.

***Loxopholis* Cope, 1869**

***Loxopholis rugiceps* (Cope 1869)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: bosque del Agüil, ICN 11372, Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11439, 150 m, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11724, caño Guaraguao, ICN 11718, pantano La Ceja, ICN 11727, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Sierra Nevada de Santa Marta, Las Pavas, <500 m, El Paso: Boca e potrero, ICN 11723, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Nueva Granada, ICN 7978, Vereda El Zumbador, 1060 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11447, 715 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11441, 263 m, Valledupar: Valencia, 100 m. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, 50 m, Tucurínca, 50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9544.

***Ptychoglossus* Boulenger 1890.**

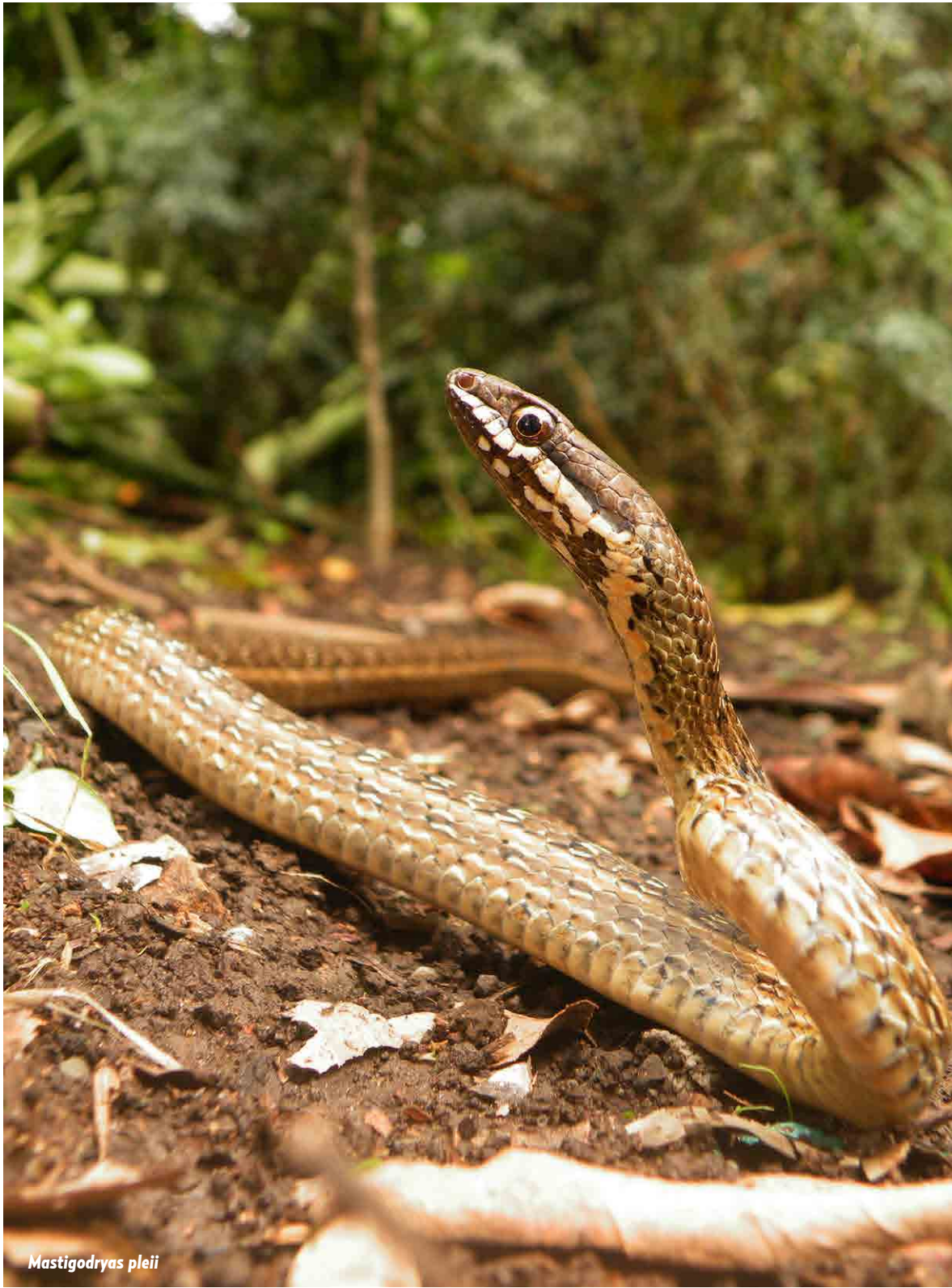
***Ptychoglossus festae* (Peracca 1896)**

Distribución local: **Cesar:** San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11435, 715 m.

***Tretioscincus* Cope 1862**

***Tretioscincus bifasciatus* Duméril 1851**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: ICN 05582, bosque del Agüil, ICN 11371, Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11446, 150 m, Chimichagua: Cerro Santo Ecce Homo, ICN 11701, Ciénaga de Zapatosa, Finca Cuernavaca, ICN 11700, caño Guaraguao, ICN 11699, ICN 11698, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Las Pavas, <500 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Nueva Granada, ICN 7977, Vereda Alto de Las Flores, 520–1450 m, Valledupar:



Mastigodryas pleii



Micrurus dumerilii



Micrurus mipartitus

Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca, río Ranchería, Riohacha: Arroyo de Arenas, río Barbacoa, 150 m. **Magdalena:** El Banco: Corregimiento Botilleros, Santa Marta: Isla de Salamanca, ICN 02354, Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9473.

IGUANIDAE

***Iguana Laurenti* 1768.**

***Iguana iguana* (Linnaeus 1768)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: río Buturama, ICN 04622, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Palomino: Colombia Nueva, ICN 04626, Riohacha, San Juan del Cesar. **Magdalena:** Fundación, Santa Marta, Bolívar, 45 m, Mamatoco y La Tigra.

PHYLLODACTYLIDAE

***Phyllodactylus* Gray 1830.**

***Phyllodactylus ventralis* O'Shaughnessy 1875**

Distribución local: **Cesar:** Valledupar. **La Guajira:** Albania: Corregimiento de Cuestecita, comunidad Campo Herrera, Manaure: Camarones, ICN 03023, Montes de Oca. **Magdalena:** Santa Marta: Punta Betín, ICN 03025, Región de Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta 0-1000 m, Bolívar, 65 m, Bonda, 45 m, entre La Tigra y Mamatoco.

***Thecadactylus* Oken 1820.**

***Thecadactylus rapicauda* (Houttuyn 1782)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: bosque del Agüil, ICN 11370, Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11399, 150 m, Agustín Codazzi: Granja del ICA, ICN 03007, Chimichagua: cerro Santo Ecce Homo, ICN 11660, Ciénaga de Zapatosa, Finca El Amparo, ICN 11659, caño Guaraguao, ICN 11658, ICN 11653, ICN 11661, La Calera del Cerro, ICN 11657, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, Chiriguaná: Arroyo Jobito, ICN 03004, ICN 03003, El Copey, Caracolito, <500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Las Pavas, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, Finca El Palomar, 60 m, La Pachita, ICN 11860, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, La Paz: ICN 03001, Hacienda Las Marías, ICN 03006, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11430, 715 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11397, 263 m, Valledupar: Ataquez, ICN 06049, Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca, río Ranchería, 150 m, Hato Nuevo: ICN 03002, Riohacha, río Barbacoa (posiblemente Arroyo de Arenas, 150 m. **Magdalena:** Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, ICN 03005, ICN 03016, cabaña El Cedro, ICN 9505, ICN 9504, ICN 9502, ICN 9503, Mamatoco y La Tigra, 700 m.

POLYCHROTIDAE

***Polychrus* Cuvier 1817**

***Polychrus gutturosus* Berthold, 1846**

Distribución local: **Magdalena:** Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, Santa Marta.

***Polychrus marmoratus* (Linnaeus 1758)**

Distribución local: Cesar: Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11651, caño Guaraguao, ICN 11652, La Calera del Cerro, ICN 11650, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, Río de Oro: Vereda El Gitano, ICN 11401, ICN 11400, Vereda El Gitano, bosque Pauleta, 1300-1500 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11417, 715 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta.

SPHAERODACTYLIDAE

***Gonatodes* Fitzinger 1853.**

***Gonatodes albogularis* (Duméril & Bibron 1836)**

Distribución local: Cesar: Aguachica: Vereda Noreán, bosque ripario Quebrada Noreán, ICN 11434, 185 m, Chimichagua: Caño Largo, ICN 11745, cerro Santo Ecce Homo, ICN 11751, ICN 11750, Ciénaga de Zapatosa, Finca El Amparo, ICN 11748, Finca Villahermosa, ICN 11746, caño Guaraguao, ICN 11743, ICN 11744, La Calera del Cerro, ICN 11865, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Las Pavas, <500 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Mata e Palma, ICN 11752, ICN 11747, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca, río Ranchería, 150 m, Riohacha: La Punta, ICN 03309, Sierra Nevada de Santa Marta, 5 m. **Magdalena:** Ciénaga: Río Frío, <50 m, Fundación 60 m, Santa Marta: Isla de Salamanca, ICN 02363, Parque Tayrona, cabaña El Cedro.

***Gonatodes vittatus* (Lichtenstein 1856)**

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca: río Ranchería, 60 m, Palomino: ICN 03215, Agua Dulce, ICN 03298, Riohacha: Arroyo de Arenas, río Barbacoa, 150 m, Dibulla. **Magdalena:** Palomino, 1500 m, Aracataca: río Mediaguaca: ICN 03207, Santa Marta: Minca, ICN 6828, Don Diego, Hacienda "Don Diego", río Don Diego.

***Lepidoblepharis Peracca* 1897.**

***Lepidoblepharis miyatai* Lamar 1985**

Distribución local: **Magdalena:** Santa Marta: Bahía Gairaca, Parque Nacional Natural Tayrona, ICN 04556.

***Lepidoblepharis sanctaemartae* (Ruthven 1916)**

Distribución local: Cesar: Aguachica: Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11450, 150 m, Chimichagua: caño Floresta, ICN 11846, caño La Ceja, ICN 11853, cerro Santo Ecce Homo, ICN 11861, Ciénaga de Zapatosa, desembocadura Caño Largo, ICN 11857, Finca Cardales, ICN 11862, ICN 11849, Finca Villahermosa, ICN 11856, La Calera del Cerro, ICN 11864, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Copey: Las Pavas, <500 m, El Paso: Ciénaga Mata de Palma, ICN 11859, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Finca El Palomar, ICN 11867, La Jagua de Ibirico: Corregimiento La Victoria de San Isidro, Vereda Nueva Granada, 540 m, 520-1450 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Albania: Montes de Oca, Dibulla: Fonse-



Oxybelis aeneus

ca: Sierra Nevada de Santa Marta, río Barbacoa, 150 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería. **Magdalena:** Aracataca: Cerro Azul, ICN 03122, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Pivijay: Corregimiento de Piñuela, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 0-2200 m, Bonda, 45 m, Finca El Arandar, La Tigra y Bolívar, río Tamocal, San Lorenzo, 2200 m.

***Sphaerodactylus* Wagler 1830.**

***Sphaerodactylus heliconiae* Harris 1982**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11458, 150 m, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, El Paso: Finca El Palomar, sitio el Cabo de Raúl, ICN 11709, ICN 11710. **Magdalena:** Ciénaga: Candelaria, Río Frío, canal, ICN 03223, región del Magdalena bajo a 17 Km E. de Sevilla, 50 m, Candelaria, al lado de un canal que conecta a Río Frío y río Sevilla, Santa Marta.

TEIIDAE

***Ameiva* Meyer 1795.**

***Ameiva praesignis* (Baird & Girard, 1852)**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, ICN 11822, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta 206 m, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca, río Ranchería, 150 m, Hato Nuevo: ICN 04827, Riohacha, Loma Larga, 750-900 m, río Barbacoa.



Oxybelis fulgidus

Magdalena: Aracataca: 60 m, El Banco: Corregimiento Botilleros, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9767, ICN 9766, Agua-dulce, 900 m, La Tigra, 180 m, Mamatoco, <20 m, Minca, 625 m.

***Ameiva bifrontata* Cope 1862**

Distribución local: **Cesar:** Bosconia: ICN 05022, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Badillo, <200 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca: Sierra Nevada de Santa Marta, 150 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería, Palomino: Agua Dulce, ICN 05026, Riohacha: Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m. **Magdalena:** Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, 50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Tucurínca, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Aeropuerto, ICN 05023, Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9448, La Tigra, 180 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Mamatoco, 20 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 625 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, ca. 11 Km S. de Santa Marta, <50 m.

***Holcosus* (Cope 1893)**

***Holcosus festivus* (Lichtenstein 1856)**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, 263 m.

***Cnemidophorus* Wagler 1830.**

***Cnemidophorus arenivagus* Markezich, Cole & Dessauer 1997**

Distribución local: **La Guajira:** Riohacha, Urumita.

***Cnemidophorus lemniscatus* (Linnaeus 1758)**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: caño Platanal, ICN 11696, Ciénaga de Zapatosa, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Boca e potrero, ICN 11695, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, 1060 m, Río de Oro: Vereda El Gitano, ICN 11398, Vereda El Gitano, Finca Tuturiamá, ICN 11427, 1300-1500 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11428, 263 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Badillo, <200 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: ICN 05264, Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Arroyo de Arenas, río Barbacoa, 150 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Loma Larga, 750-900 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Quajavia Pen at mission, Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería, Uribia: El Cabo de La Vela, ICN 06375. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, costa de Salamanca, Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Ciénaga: Isla de Salamanca, Los Cocos, ICN 05488, San Pedro de la sierra, ICN 05437, Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, 50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Tucurínca, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Isla de Salamanca, ICN 02367, Minca, ICN 6825, Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9526, ICN 9525, ICN 9524, ICN 9527, Sierra Nevada de

Santa Marta, 1500 m, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, curva del Tigre, debajo de Minca, <600 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Don Diego, 100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, entre Mamatoco y La Tigrera, Sierra Nevada de Santa Marta, entre Mamatoco y Tamocal, Sierra Nevada de Santa Marta, La Tigrera, 180 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 625 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Punta de Betín, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Tamocal.

***Tupinambis* Daudin 1803.**

***Tupinambis cryptus* Murphy, Jowers, Lehtinen, Charles, Colli, Peres Jr, Hendry & Pyron, 2016**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Isla Salamanca, ICN 05626, Plato: Vereda El Cajalito, ICN 6953, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Don Diego, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, ca. 11 Km S. de Santa Marta, <50 m.

TROPIDURIDAE

Stenocercus Duméril & Bibron 1837.

***Stenocercus erythrogaster* (Hallowell 1856)**

Distribución local: **Cesar:** Agustín Codazzi: sitio El Parque, vía cerro Tres Tetatas, 2000 m, Chimichagua: Cerro Macho Solo, camino Finca Enoc Suarez, ICN 11663, Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11662, ICN 11664, ICN 11665, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, La Jagua de Ibirico: El Limón, 91 m, La Victoria de San Isidro, 393 m, La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, ICN 7950, Río de Oro: Vereda El Gitano, Finca Tuturiamá, ICN 11423, 1300-1500 m, Valledupar: Ecoparque Los Besotes, Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, 43 m, Santa Marta: montañas de Santa Marta, río Toribio, Hacienda Papare, 17 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bolívar, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, cerca de Bolívar, 125 m, Sierra Nevada de Santa Marta, entre Mamatoco y La Tigrera, Sierra Nevada de Santa Marta, entre Minca y La Tigrera, Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Tayrona, El Cedro, 360-420 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Tamocal.

ANOMALEPIDIDAE

***Liotyphlops* Peters 1881.**

***Liotyphlops albirostris* (Peters 1857)**

Distribución local: **Cesar:** Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Tucurínca, <50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Bahía Taganga, ICN 7128, Sierra Nevada de Santa Marta, <300 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Gaira, 0 m.

BOIDAE

***Boa* Linnaeus 1758.**

***Boa constrictor* Linnaeus 1758**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénagade Zapatosa, Pantano La Ceja, ICN



Phimophis guianensis



Phrynonax poecilonotus



Phyllodactylus ventralis



Podocnemis lewyana

11633, Vereda Torrecillas, Caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, 1060 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 660 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, Cañaverel, ICN 06194, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 625 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, ca. 11 Km S. de Santa Marta, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío.

Corallus Daudin 1803.

Corallus ruschenbergerii (Cope 1876)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, desembocadura Caño Largo, ICN 11638, Finca Cuernavaca, ICN 11637, Finca Villahermosa, ICN 11632, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Mata e Palma, ICN 11636, ICN 11635, ICN 11634, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11485, 263 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Bonda, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, <300 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m.

Epicrates Wagler 1830.

Epicrates maurus (Gray 1849)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Corregimiento Saloa, Finca Mata Tigre, 60 m, Finca El Amparo, ICN 11639. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, 23 Km al E de Santa Marta, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: <700 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 600 m, Santana: Finca El Recreo, ICN 01882.

COLUBRIDAE

Chironius Fitzinger 1826.

Chironius carinatus (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Pantano La Ceja, ICN 11623, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11496, 715 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, Bahía Gairaca, ICN 01561, Parque Nacional Natural Tayrona.

Coluber Linnaeus 1758.

Coluber mentovarius (Duméril, Bibron & Duméril 1854)

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca, Maicao. **Magdalena:** Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, 10 Km W de Santa Marta, <50 m.

Dendrophidion Fitzinger 1843.

Dendrophidion percarinatum (Cope 1893)

Distribución local: **Cesar:** El Paso: Ciénaga Mata de Palma, MHUA-R 14294, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11461, 263 m.

Drymarchon Fitzinger 1843.

***Drymarchon caudomaculatus* Wüster, Yrausquin & Mijares-Urrutia, 2001,**

Distribución local: **La Guajira:** Uribia: Corregimiento de Nazareth, Vereda Yorijaru.

***Drymarchon melanurus* (Duméril, Bibron & Duméril 1854)**

Distribución local: **Cesar:** Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 10 Km al N de Valledupar, 206 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Sebastián de Rábago, 2000 m. **La Guajira:** Montes de Oca; San Juan del Cesar: Sierra Nevada de Santa Marta, San Miguel, 1800 m. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, El Cedro, ICN 06018, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Entre Aguadulce y La Victoria, 900 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo: La Tigra, 1200 m.

Drymobius Fitzinger 1843

***Drymobius rhombifer* (Günther 1860)**

Distribución local: **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, ca. a Río Frío, Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10504, ICN 10498, ICN 10495, Sierra Nevada de Santa Marta, 1350-1650 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Don Diego, Sierra Nevada de Santa Marta, La Frontera, río Buritaca, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 625 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 1350 m.

Clelia Fitzinger 1826.

***Clelia clelia* (Daudin 1803)**

Distribución local: **Cesar:** Río de Oro: Vereda El Gitano, bosque Pauleta, ICN 11497, 1300-1500 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m.

Enulius Cope 1871.

***Enulius flavitorques* (Cope 1868)**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11641. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca: Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería, 150 m. **Magdalena:** Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta.

Erythrolamprus Wagler 1830.

***Erythrolamprus aesculapii* (Linnaeus 1766)**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua, Pueblo Bello: UIS-RC-336. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta.

***Erythrolamprus bizonus* Jan 1863**

Distribución local: **La Guajira.** **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, 1800 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa



Polychrus guttuosus

Marta, San Lorenzo, 1350 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Valparaíso, 1530 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), Pueblo Viejo: Sierra Nevada de Santa Marta, 2400 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Santana: Finca El Recreo, ICN 01880.

***Erythrolamprus epinephelus* (Cope 1862)**

Distribución local: **Magdalena:** Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Natural Tayrona, La Frontera, río Buritaca, Sierra Nevada de Santa Marta, Serranía de San Lorenzo, Vista Nieve, 1500 m.

***Erythrolamprus melanotus* (Shaw, 1802)**

Distribución local: **Cesar:** Ariguani: Sierra Nevada de Santa Marta, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Riohacha: Sierra Nevada de Santa Marta, Arroyo de Arenas, Hacienda entre Riohacha y Fonseca, 150 m, Don Diego, San Miguel, 1650 m, Uribia: Nazareth, serranía de La Macuira, ICN 02628. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 62 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10501, ICN 10500, ICN 10499, ICN 10497, ICN 9811, ICN 10502, Sierra Nevada de Santa Marta, 1650



Polychrus marmoratus

m, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bolívar, 30 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Mamatoco, <20 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, <50 m, Vereda Don Diego.

Helicops Wagler 1828.

Helicops danieli Amaral 1938

Distribución local: **Cesar:** Agustín Codazzi: Casacará, Finca Nuevo Mundo, ICN 9802, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Puerto de Zapatosa, ICN 11551, El Paso: Finca La Primavera, ICN 11549, ICN 11548, ICN 11553, La Pachita, ICN 11550, Magdalena: Isla de Salamanca, caño Clarín, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), <50 m, Pivijay: Corregimiento de Piñuela, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta.

Imantodes Duméril 1853.

Imantodes cenchoa (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: Vereda Noreán, bosque ripario Qda. Noreán, ICN 11481, Vereda Noreán, Qda. Noreán, 185 m, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11601, Guaraguao, ICN 11603, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11465, 263 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, La Frontera, río Buritaca.

Imantodes gemmistratus (Cope 1861)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11546.

Tantilla Baird & Girard 1853.

Tantilla melanocephala (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, González: Vereda San Cayetano, ICN 11477, 1600-1750 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 1200 m, Ciénaga: San Pedro de la Sierra, ICN 06321, Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, 60 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Qda. Montañas de Santa Marta, posiblemente Qda. Viernes Santo, 1524 m.

Tantilla semicincta (Duméril, Bibron & Duméril 1854)

Distribución local: **Cesar:** Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m. **Magdalena:** Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m.

Lygophis Fitzinger 1843.

Lygophis lineatus (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: Carretera Aguachica-Burro-Tamalameque,

ICN 10886, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, La Calera del Cerro, ICN 11604, Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, El Paso: Mata e Palma, ICN 11606. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta.

Leptodeira Fitzinger 1843.

Leptodeira annulata (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Agustín Codazzi: Casacará, Finca Nuevo Mundo, ICN 9805, ICN 9803, ICN 9804, Curumaní: Cerro Champan, ICN 10885, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Nueva Granada, ICN 7903, ICN 7902.

La Guajira: Montes de Oca, Riohacha: Sierra Nevada de Santa Marta, Arroyo de Arenas, 150 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería, Uribia: Nazareth, serranía de La Macuira, ICN 02627. **Magdalena:** Ilanura del río Cesar, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Bolívar, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagua-lito, 450 m.

Leptodeira septentrionalis (Kennicott 1859)

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: Vereda Noreán, bosque ripario Qda. Noreán, ICN 11473, Vereda Noreán, Qda. Noreán, 185 m, Chimichagua: caño Platana, ICN 11582, Ciénaga de Zapatosa, Finca Cuernavaca, ICN 11581, Finca Villahermosa, ICN 11580, ICN 11591, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, El Paso: MHUA-R 14668, Boca e Potrero, ICN 11585, ICN 11589, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, Finca El Palomar, ICN 11584, ICN 11583, Finca La Primavera, ICN 11587, Mata e Palma, ICN 11586, La Jagua de Ibirico: Vereda El Zumbador, 1020 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11499, 263 m. **Magdalena:** El Banco: Corregimiento Botilleros, UIS-RC.

Ninia Baird & Girard 1853.

Ninia atrata (Hallowell, 1845)

Distribución local: **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), 45 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, <500 m.

Oxyrhopus Wagler 1830.

Oxyrhopus petola (Linnaeus 1758)

Distribución local: **Cesar:** Río de Oro: Vereda El Gitano, Qda. Detrás Finca Turiama, ICN 11493, 715 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11479. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Don Diego, 1500 m.

Phimophis Cope 1860.

Phimophis guianensis (Troschel 1848)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: caño Floresta, ICN 11545, Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11542, ICN 11544, Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, El Paso: La Loma, MHUA-R 14268. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), <50 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ca 11 Km. al S de



Porthidium lansbergii



Pseudoboa newiedii



Sibon nebulatus



Spilotes pullatus

Santa Marta, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 300 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Tayrona, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Rodadero, Sierra Nevada de Santa Marta, Tierras altas de Santa Marta.

***Pseudoboa* Schneider 1801.**

***Pseudoboa newiedii* (Duméril, Bibron & Duméril 1854)**

Distribución local: **Cesar:** Aguachica: bosque del Agüil, ICN 11379, Vereda Buturama, Finca El Hatico, ICN 11494, 150 m, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11537, La Calera del Cerro, ICN 11538, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, Curumaní: Vereda San Sebastián, ICN 10887, El Paso: Boca e Potrero, ICN 11540, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, 1060 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11476, 263 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, camino cerca de río Aracataca, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10505, Sierra Nevada de Santa Marta.

***Sibon* Fitzinger 1826.**

***Sibon nebulatus* (Linnaeus 1758)**

Distribución local: **Cesar:** La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de las Flores, ICN 7901, 520-1450 m, Río de Oro: Vereda Saninvilla, sitio Garagulla, ICN 11474, 1550 m, San Alberto: Corregimiento Los Bagres, UIS-RC-, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11464, 263 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, El Banco: Región de los Venados, ICN 01908, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta.

***Thamnodynastes* Wagler 1830.**

***Thamnodynastes gambotensis* Pérez-Santos & Moreno, 1989**

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Caño Largo, ICN 11610, Ciénaga de Zapatosa, Finca El Amparo, ICN 11613, pantano La Ceja, ICN 11614, ICN 11609, ICN 11616, ICN 11611, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, Curumaní: carretera Curumaní-La Loma, ICN 10888, El Paso: Ciénaga de Mata de Palma, MHUA-R 14269, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Finca El Palomar, ICN 11612, Hacienda La Pachita, ICN 11608, Mata e Palma, ICN 11607, San Martín: Vereda Terraplén, 45 m. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Pivijay: Corregimiento de Piñuela, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, <50 m.

***Thamnodynastes paraguanae* Bailey & Thomas, 2007**

Distribución local: **Cesar:** Chiriguana: Hacienda Bijagual, Agustín Codazzi: Hda San José II. **La Guajira:** Montes de Oca, Uribia: Corregimiento de Nazareth, Vereda Yorijaru.

***Urotheca* Bibron 1843.**

***Urotheca fulviceps* (Cope 1886)**

Distribución local: **Cesar:** La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, ICN 7906, 1060 m.

Mastigodryas Amaral 1935.

Mastigodryas boddaerti (Sentzen 1796)

Distribución local: **Cesar:** La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, ICN 7904, ICN 7905, 1060 m, Río de Oro: Vereda El Gitano, bosque Pauleta, 1300-1500 m, Vereda El Gitano, Qda. Tuturiamá, 1300-1500 m, m, ICN 11466. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 1200 m, 1350 m, 1500 m, 1350 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Valparaíso, 1530 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 1650 m, 1500 m, 2000 m, 1050 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45-1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 5 Km SE de San Pedro de La Sierra, 1050 m, entre La Tagua y Macho Solo, 1100 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Vista Nieve.

Mastigodryas pleii (Duméril, Bibron & Duméril 1854)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatoza, Finca Villahermosa, ICN 11621, ICN 11620, Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 16 Km SW, 80 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Valencia, 100 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Valparaíso, 1000-1530 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 10 Km al S, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, <50 m.

Oxybelis Wagler 1830.

Oxybelis aeneus (Wagler 1824)

Distribución local: **Cesar:** Chimichagua: Ciénaga de Zapatoza, Finca El Amparo, ICN 11595, Finca Villahermosa, ICN 11596, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Hacienda El Palomar, ICN 11594, Mata e Palma, ICN 11597, San Alberto: Finca Torcoroma, UIS-RC-, San Martín: Vereda Terraplén, ICN 11470, 45 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, El Banco: Corregimiento Botilleros, UIS-RC-, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9809, Sierra Nevada de Santa Marta, <500 m, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 300 m, Sierra Nevada de Santa Marta, entre Mamatoco y La Tigrera, <30 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Mamatoco, <20 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Parque Nacional Tayrona, Cañaverál, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, ca. 11 Km S. de Santa Marta, <50 m.

Oxybelis fulgidus (Daudin 1803)

Distribución local: **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m.



Tretioscincus bifasciatus



Thamnodynastes paraguanae



Thecadactylus rapicauda



Trilepida macrolepis

Lampropeltis Fitzinger 1843.

Lampropeltis triangulum (Lacépède 1789)

Distribución local: Magdalena: Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 300 m.

Leptophis Bell 1825.

Leptophis ahaetulla (Linnaeus 1758)

Distribución local: Cesar: Chimichagua: Caño Floresta, ICN 11563, Ciénaga de Zapatosa, Finca Villahermosa, ICN 11564, Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, El Paso: Corregimiento El Potrerillo, Finca El Palomar, 60 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, 520-1450 m, San Martín: Vereda Terraplén, ICN 11468, 45 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Aracataca: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10623, ICN 8560, ICN 10624, ICN 8559, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m.

Phrynonax Fitzinger 1843.

Phrynonax poecilonotus (Günther, 1858)

Distribución local: Magdalena: Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 9807, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cincinnati, 1524 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Don Diego, 1500 m.

Rhinobothryum Wagler 1830.

Rhinobothryum bovallii (Andersson 1916)

Distribución local: Cesar: San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11489

Spilotes Wagler 1830.

Spilotes pullatus (Linnaeus 1758)

Distribución local: Cesar: Agustín Codazzi, Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 85 m, San Martín: Vereda Terraplén, 45 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 8514, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Masinga, 600 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 625 m.

Xenodon Boie 1827.

Xenodon severus (Linnaeus 1758)

Distribución local: Magdalena: Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana Belt), Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta. **La Guajira:** Montes de Oca.

ELAPIDAE

Micrurus Wagler 1826.

Micrurus dissoleucus (Cope 1860)

Distribución local: Cesar: Aguachica: bosque del Agüil, 153 m, Chiriguaná: Pelaya: Corregimiento San Bernardo, Hacienda Las Tapias, MHUA-R 14336. **La Guajira:** Montes de Oca, Albania: Corregimiento de Cuestecita, Finca Campo Alegre.

Magdalena: Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10503, Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, <50 m.

***Micrurus dumerilii* Jan 1858**

Distribución local: **Cesar:** Agustín Codazzi: Finca Las Carolas, Río de Oro: Vereda El Gitano, cerca al caño Caparrucho, ICN 11486, 1300-1500 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Macotama, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, La Concepción, 1000 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 62 m, Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, cabaña El Cedro, ICN 10496, Parque Nacional Natural Tayrona, Cañaveral, ICN 06048, Sierra Nevada de Santa Marta, 300-2200 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 300 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Minca, 600-625 m.

***Micrurus mipartitus* (Duméril, Bibron & Duméril 1854)**

Distribución local: **Cesar:** Agustín Codazzi: sitio El Parque, vía cerro Tres Tetas, 2500 m, vda. Siete de Agosto, ICN 11228, González: Vereda San Cayetano, ICN 11467, 1600-1750 m, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda Alto de Las Flores, ICN 7908, ICN 7907, 520-1450 m, Río de Oro: Vereda Saninvilla, sitio Garagulla, ICN 11482, 1550 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, San Sebastián, 1800 m. **Magdalena:** Santa Marta: Ciudad Perdida, ICN 11120, Minca, ICN 00032, Sierra Nevada de Santa Marta, Ciudad Perdida, 1100 m, Las Nubes, 1350 m, Sierra Nevada de Santa Marta, montañas de Santa Marta, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Sebastián de Rábago, Sierra Nevada de Santa Marta, Valparaíso, 1350 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Vista Nieve, 1500 m.

LEPTOTYPHLOPIDAE

***Epictia* Grey 1845.**

***Epictia goudotii* (Duméril & Bibron, 1844)**

Distribución local: **Magdalena:** Santa Marta: Parque Nacional Natural Tayrona, Cañaveral, ICN 06196.

***Trilepida* Hedges 2011.**

***Trilepida macrolepis* (Peters, 1857)**

Distribución local: **Cesar:** Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, 206 m, **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, <200 m, Ciénaga: Parque Salamanca, ICN 7127, Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 0 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bolívar, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Gaira, camino a Ciénaga, Sierra Nevada de Santa Marta, Mamatoco, <20 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Rodadero de Santa Marta.

VIPERIDAE

***Bothrops* Wagler 1824.**

***Bothrops asper* (Garman 1883)**

Distribución local: Cesar: Chimichagua: Ciénaga de Zapatos, Finca Villahermosa, ICN 11574, La Calera del Cerro, ICN 11573, ICN 11570, Vereda Torrecillas, caño La Calera del Cerro, 65 m, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, Finca El Palomar, 60 m, Hacienda El Palomar, ICN 11572, La Jagua de Ibirico: La Victoria de San Isidro, Vereda El Zumbador, 1060 m, San Alberto: Vereda Miramar, ICN 11498, 715 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11495, 263 m. **La Guajira:** Montes de Oca. **Magdalena:** Sierra Nevada de Santa Marta, Alto de Mira, caño Julepia, 780 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Palomino, 1500 m, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, 1650 m, Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío (Banana belt), <50 m, Fundación: Sierra Nevada de Santa Marta, 60 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Buritaca, 700 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, cuchilla entre los ríos Buritaca y Junacha, anco transecto Buritaca, 700 m, Sierra Nevada de Santa Marta, El Pueblito, Parque Nacional Tayrona, 360-400 m, Sierra Nevada de Santa Marta, río Piedras, Calabozo, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, Aguadulce, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, alto río Córdoba, Sierra Nevada de Santa Marta, San Lorenzo, La Victoria, 1524- 1530 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Vista Nieve, 1500 m, Sierra Nevada, ICN 02619.

Crotalus Linnaeus 1758.

Crotalus durissus (Linnaeus 1758)

Distribución local: Cesar: Becerril: Finca El Descanso, MHUA-R 14270, Chimichagua: Ciénaga de Zapatos, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, Corregimiento La Loma de Calenturitas, Finca La Pachita, 60 m, Valledupar: Corregimiento El Jabo. **La Guajira:** Maicao: Montes de Oca. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Pivijay: Hacienda La Pachita, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 0-500 m, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, 11 Km S de Santa Marta, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Tierras altas de Santa Marta.

Porthidium Cope 1871.

Porthidium lansbergii (Schlegel 1841)

Distribución local: Cesar: Chimichagua: Ciénaga de Zapatos, Finca Villahermosa, ICN 11566, ICN 11565, ICN 11567, Vereda Democracia, Finca La Felicidad, 64 m, San Martín: Vereda Alto de la Raya, ICN 11478, 263 m, Valledupar: Sierra Nevada de Santa Marta, Ataquez, 800 m. **La Guajira:** Montes de Oca, Fonseca: Sierra Nevada de Santa Marta, río Ranchería, 150 m. **Magdalena:** Ciénaga: Sierra Nevada de Santa Marta, Río Frío, <50 m, Santa Marta: Sierra Nevada de Santa Marta, 0-800 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Bonda, 45 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Cacagualito, 450 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Calabozo, río Piedras, 1.5 hrs al oriente de Bonda, Sierra Nevada de Santa Marta, Mamatoco, <20 m, Sierra Nevada de Santa Marta, Pozos Colorados, 11 Km S de Santa Marta, <50 m, Sierra Nevada de Santa Marta, tierras altas de Santa Marta, Sierra Nevada, ICN 00069.

TESTUDINATA: CHELIDAE

Mesoclemmys Gray, 1863.

Mesoclemmys dahli (Zangerl & Medem 1958)



Tupinambis aff cryptus



Distribución local: Cesar: Agustín Codazzi, Chimichagua: Qda. San Fernandera-Caracolí, ICN 11368.

EMYDIDAE

Trachemys Agassiz 1857.

Trachemys venusta callirostris (Gray 1855)

Distribución local: Cesar: Chimichagua: Ciénaga de Zapatosa, San Martín: Corregimiento Terraplén. **La Guajira:** Albania, Maicao, Fonseca: río Ranchería.

GEOEMYDIDAE

Rhinoclemmys Fitzinger 1835.

Rhinoclemmys melanosterna (Gray 1861)

Distribución local: Cesar: Chimichagua: caño la Ceja, 50 m, San Martín: Corregimiento de Terraplén, Ciénaga El Congo. **La Guajira:** Albania, Maicao. **Magdalena:** Santa Marta: ICN 06662.

KINOSTERNIDAE

Kinosternon Spix 1874.

Kinosternon leucostomum (Duméril, Bibron & Duméril, 1851)

Distribución local: Magdalena: Ciénaga: Candelaria, Río Frío, ICN 7822.

Kinosternon scorpioides (Linnaeus 1766)

Distribución local: Cesar: Aguachica: Puerto Lebrija, Agustín Codazzi: Finca Las Carolas, Chimichagua: Quebrada San Fernandera-Caracolí, Vereda Plata Perdida, Corregimiento de Saloa, El Paso: Corregimiento de Potrerillo, Finca Cabo de Raúl, San Martín: Corregimiento de Terraplén, Ciénaga El Congo, Valledupar: Río Seco.

PODOCNEMIDIDAE

Podocnemis Wagler 1830.

Podocnemis lewyana Duméril 1852

Distribución local: Cesar: San Martín: Corregimiento Terraplén, Valledupar: río Cesar, ICN 01672. **La Guajira:** Riohacha: río Ranchería. **Magdalena:** Santa Marta: Bahía de Santa Marta, ICN 7605.

TESTUDINIDAE

Chelonoidis (Linnaeus 1758).

Chelonoidis carbonarius (Spix 1824)

Distribución local: Cesar: El Paso: Corregimiento de Potrerillo, 60 m, Valledupar: Río Seco, Agustín Codazzi. **La Guajira:** Albania, Maicao, Fonseca. **Magdalena:** Pivijay: Corregimiento de Piñuela.



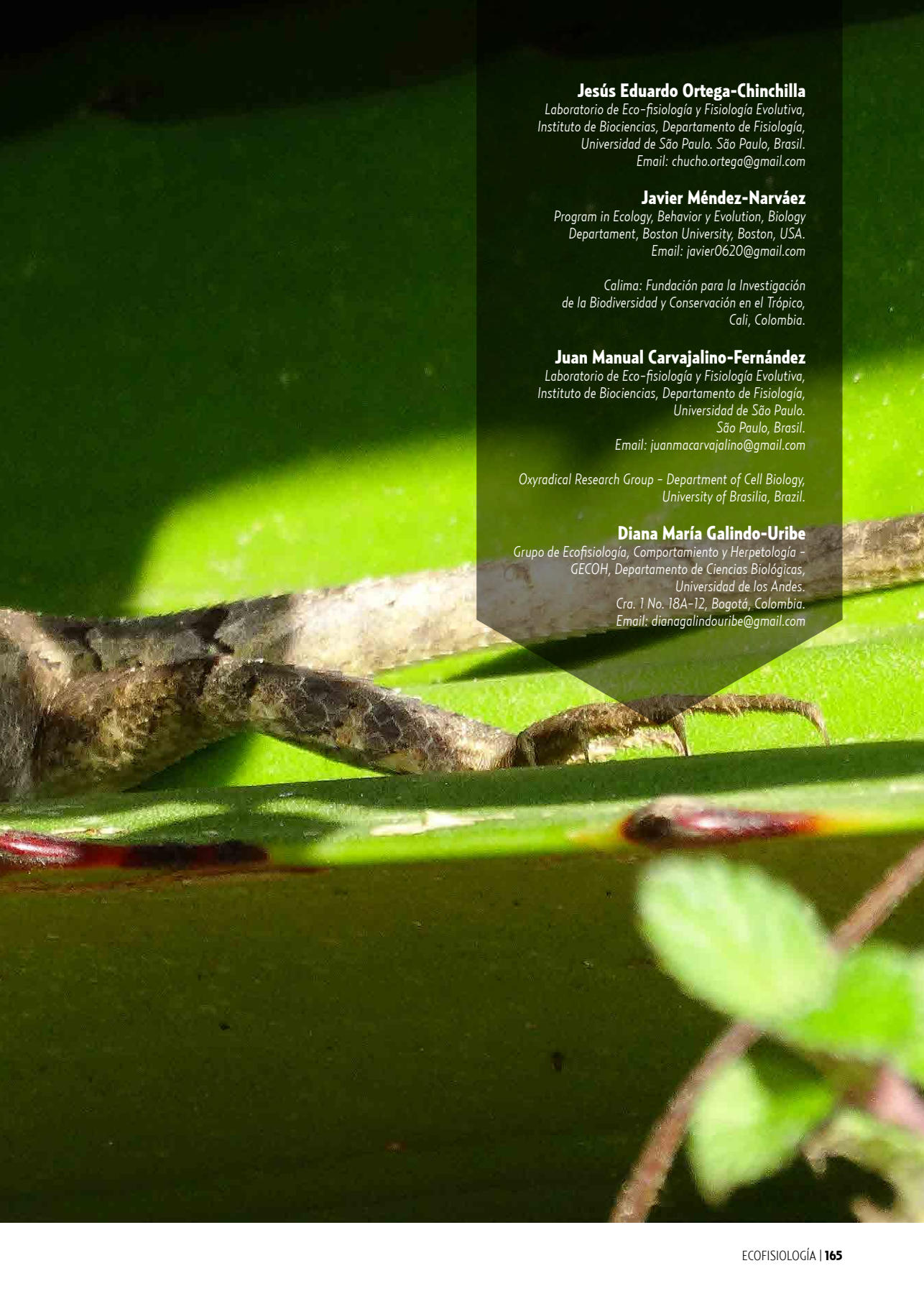
Lygophis lineatus



CAPÍTULO IV
ECOFISIOLOGÍA



Stenocercus erythrogaster



Jesús Eduardo Ortega-Chinchilla

Laboratório de Eco-fisiología y Fisiología Evolutiva,
Instituto de Biociencias, Departamento de Fisiología,
Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
Email: chucho.ortega@gmail.com

Javier Méndez-Narváez

Program in Ecology, Behavior y Evolution, Biology
Department, Boston University, Boston, USA.
Email: javier0620@gmail.com

Calima: Fundación para la Investigación
de la Biodiversidad y Conservación en el Trópico,
Cali, Colombia.

Juan Manual Carvajalino-Fernández

Laboratório de Eco-fisiología y Fisiología Evolutiva,
Instituto de Biociencias, Departamento de Fisiología,
Universidade de São Paulo.
São Paulo, Brasil.
Email: juanmacarvajalino@gmail.com

Oxyradical Research Group – Department of Cell Biology,
University of Brasilia, Brazil.

Diana María Galindo-Uribe

Grupo de Ecofisiología, Comportamiento y Herpetología –
GECOH, Departamento de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes.
Cra. 1 No. 18A-12, Bogotá, Colombia.
Email: dianagalindouribe@gmail.com



Cnemidophorus lemniscatus



RESUMEN

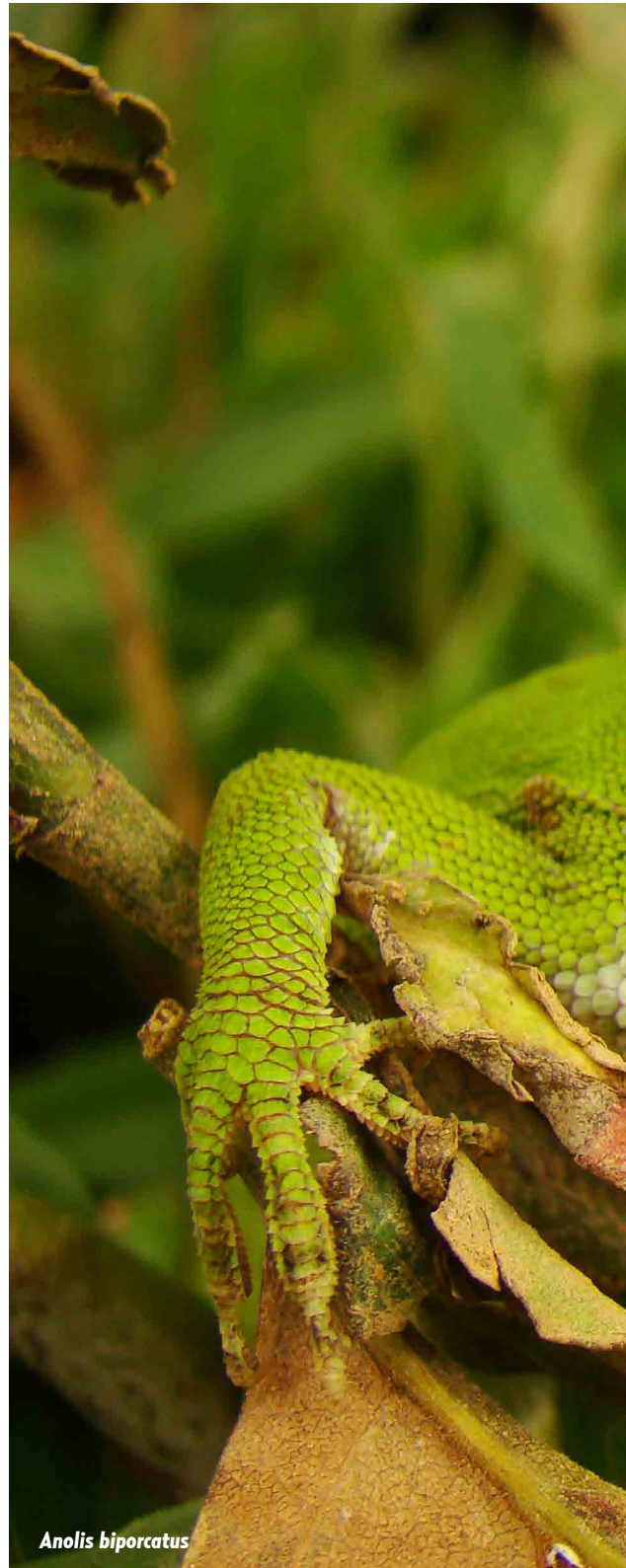
Los anfibios y reptiles son vertebrados con una riqueza de especies relativamente alta en ambientes extremos. Esto se debe a que a través de su historia evolutiva han desarrollado diversas adaptaciones comportamentales, fisiológicas y morfológicas que les han permitido colonizar desde ambientes con temperaturas congelantes (bosques estacionales, estepas, páramos, etc.), hasta ambientes desérticos. En Colombia los anfibios y reptiles están presentes en varios ambientes extremos, siendo uno de los más importantes el bosque seco tropical (bs-T); este ecosistema es considerado como "extremo" debido a que presenta altas temperaturas (pudiendo llegar a temperaturas mayores a 45°C) y una marcada estacionalidad en la precipitación, factores que promueven condiciones de estrés térmico e hídrico en los organismos. Los anfibios y reptiles son especialmente susceptibles a estas condiciones al ser organismos ectotermos y, en el caso de los primeros, con piel permeable. Este capítulo pretende recopilar aspectos comportamentales, fisiológicos y morfológicos de la herpetofauna presente en hábitats con altas temperaturas. De esta forma, se busca ofrecer una guía para la investigación de potenciales estrategias ecofisiológicas presentes en la herpetofauna del bs-T en el norte de Colombia.

Palabras clave: Adaptación, Bosques secos tropicales, Estrés, Humedad, Mecanismos, Temperatura.

INTRODUCCIÓN

La ecofisiología es una ciencia integrativa que combina el estudio de la interacción entre el organismo con su entorno biológico y físico, y el rango de respuestas fisiológicas que pueden surgir de dichas interacciones (Randall et al. 1998; Willmer et al. 2005). En las últimas décadas, gracias al desarrollo de herramientas moleculares y diversos enfoques teóricos, se ha incorporado el componente comparativo y filogenético con el objetivo de generar hipótesis ecofisiológicas en un contexto evolutivo (Garland & Carter 1994). En particular, este enfoque permite estudiar la evolución y distribución de especies en ambientes contrastantes, a través de aquellas adaptaciones relevantes para un grupo especialmente sensible a los cambios abióticos de su entorno como son los anfibios y reptiles (Feder & Burggren 1992).

Los anfibios y reptiles son organismos heterotermos, es decir, son capaces de regular su temperatura corporal a través de fuentes ambientales de calor (Pough & Gans 1982; Pough et al. 1998). Los anfibios son especialmente susceptibles a la pérdida de agua por evotranspiración debido a la alta permeabilidad de su piel (Duellman & Trueb 1986), lo cual, tiende a limitar su distribución y actividad a microhábitats húmedos y principalmente al anochecer (Pough et al. 1983). Por el contrario, los reptiles, al poseer una epidermis cubierta por escamas y mecanismos de termorregulación comportamental, no presentan las mismas restricciones que los anfibios, y presentan diferentes mecanismos fisiológicos que ayudan a limitar la pérdida del agua y al balance entre la ganancia y la pérdida de calor (Pough & Gans 1982; Pough et al. 1998). Como consecuencia de esta alta sensibilidad ambiental, tanto anfibios como reptiles son considerados grupos bioindicadores (Sparling et al.



Anolis biporcatus





Rhinella horribilis

2010), es decir, la estabilidad de sus poblaciones en el tiempo, y las características del desarrollo y comportamiento de los individuos, permiten detectar y entender cambios en el ambiente (Zug et al. 2001). En particular, aquellas especies que habitan bosques secos tropicales (bs-T) enfrentan una gran variabilidad en la temperatura y la disponibilidad de agua, sumado a nuevas alteraciones abióticas derivadas de la transformación del paisaje y el cambio climático (Miles et al. 2006). Es por esto, que la ecofisiología de las especies que habitan bs-T se debe considerar como una línea de investigación prioritaria para entender sus relaciones ecológicas y evolutivas, su integración en el funcionamiento del ecosistema y asegurar la integridad de sus poblaciones.

Las adaptaciones presentes en los diferentes estadios de vida (i.e. embriones, larvas y adultos), permiten entender cómo diversos linajes de anfibios y reptiles han logrado colonizar y sobrevivir en ambientes que parecen "inhóspitos" para la mayoría de estos vertebrados (Gómez-Mestre et al. 2004; Gómez-Mestre & Buchholz 2006; Shine & Brown 2008; Méndez-Narváez et al. 2015). A la fecha, solo

conocemos de dos estudios publicados sobre ecofisiología comparativa que incluye especies de anfibios de bs-T, en los departamentos del Cesar y Magdalena, Colombia (Alfaro-Hatum 2013; Cruz-Piedrahita et al. 2018); por lo tanto, la mayoría de los ejemplos citados en este capítulo son desarrollados en otras regiones, aunque se basan en especies que experimentan presiones ambientales similares a la fauna presente en el bs-T del norte de Colombia.

Además, en este capítulo resumimos algunos de los conceptos básicos en ecofisiología importantes para el estudio de los anfibios y reptiles en bs-T, principalmente su capacidad de termorregulación y mantenimiento del balance hídrico en el cuerpo. Asimismo, se hace una distinción entre diferentes etapas de vida (i.e. estadios tempranos de desarrollo y adultos), que en el caso particular de los anfibios, están influenciadas en gran medida por las condiciones ambientales durante su desarrollo. De esta forma, este capítulo puede servir como una base teórica, comparativa y metodológica para futuras investigaciones ecofisiológicas en la fauna de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia.

ANFIBIOS Y REPTILES DEL BOSQUE SECO TROPICAL DENTRO DEL CONTEXTO ECOFISIOLÓGICO

El bs-T es uno de los ecosistemas más diversos y a su vez uno de los más amenazados dentro del continente americano (Miles et al. 2006; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). El bs-T de tierras bajas se caracteriza por presentar un tipo de vegetación decidua que experimenta una estacionalidad marcada de lluvias con cinco o seis meses de sequía y altas temperaturas (Pennington et al. 2006); ade-

más, presenta niveles de evapotranspiración que superan los de precipitación (Dirzo et al. 2011). En la región Caribe de Colombia existe una franja costera con una variación altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 650 metros de altitud (Rodríguez et al. 2012), lo cual permiten una moderada diversidad climática y biológica en el bs-T ahí presente (ver Capítulo I).



Rhinella humboldti

Dentro de la fauna presente en el bs-T, los anfibios y reptiles presentan características fisiológicas que los convierten en buenos indicadores de salud ambiental (Zug et al. 2001). La condición ectotérmica de anfibios y reptiles, donde el control de la temperatura corporal depende de la transferencia de energía obtenida de fuentes externas a través de la conducción, la convección, la radiación y la evaporación, contribuyen significativamente al intercambio neto de energía entre un organismo y su entorno, siempre y cuando los dos difieran en su temperatura (Fig. 1). Asimismo, la alta permeabilidad en la piel de los anfibios, que los hace especialmente sensibles a la pérdida de agua por evapotranspiración, permite identificar relaciones funcionales con cambios en la estructura vegetal y en la temperatura, humedad y regímenes de precipitación (Duellman & Trueb 1986; Starnes et al. 2000). Debido a que en bs-T la disponibilidad espacial y temporal de agua, y la temperatura elevada, se encuentran entre las principales limitaciones abióticas, se esperaría que las especies ahí presentes exhiban mecanismos morfológicos, comportamentales y fisiológicos que, por ejemplo, contribuyan a disminuir la pérdida de agua o incrementar su absorción, e incrementen la tolerancia a la desecación y la tolerancia térmica (Fig. 2; Feder & Burggren 1992; Huey 1982).

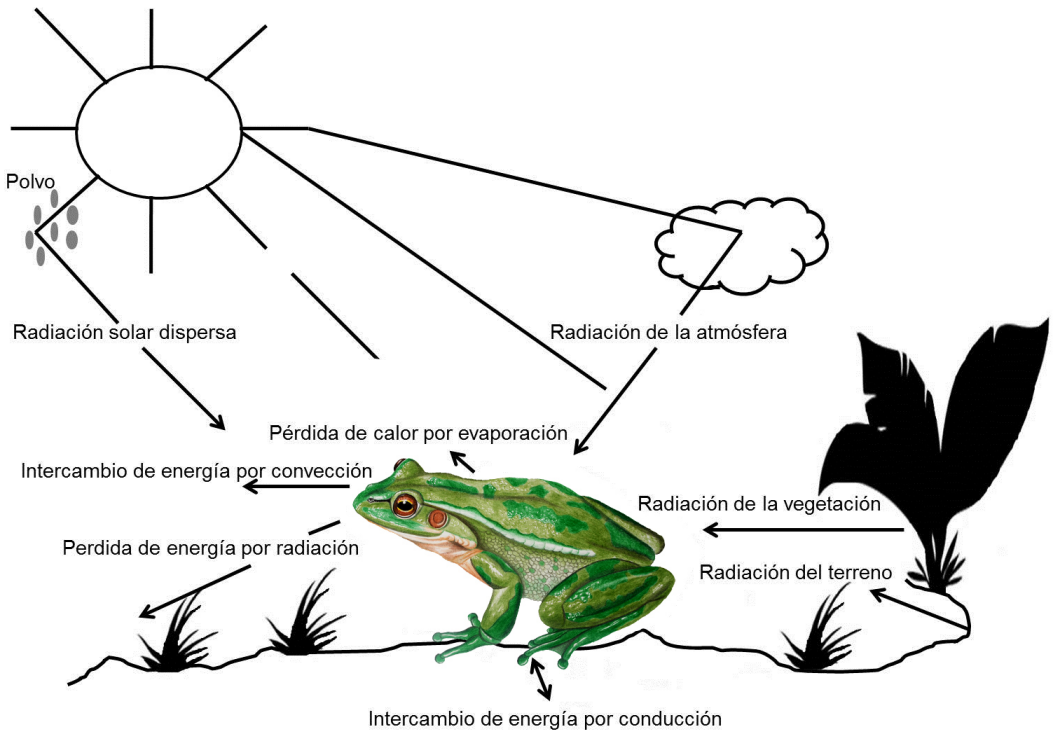


Figura 1. Flujo de energía entre organismos y medio ambiente. En el gráfico se observan las diversas rutas de intercambio de energía entre un organismo y su entorno, las cuales, incluyen radiación, conducción, convección y evaporación. Un organismo puede absorber varios tipos de radiación, que incluyen la radiación directa del sol, la radiación dispersada por la atmósfera y la radiación reflejada por las superficies (modificado de Angilletta Jr 2009).

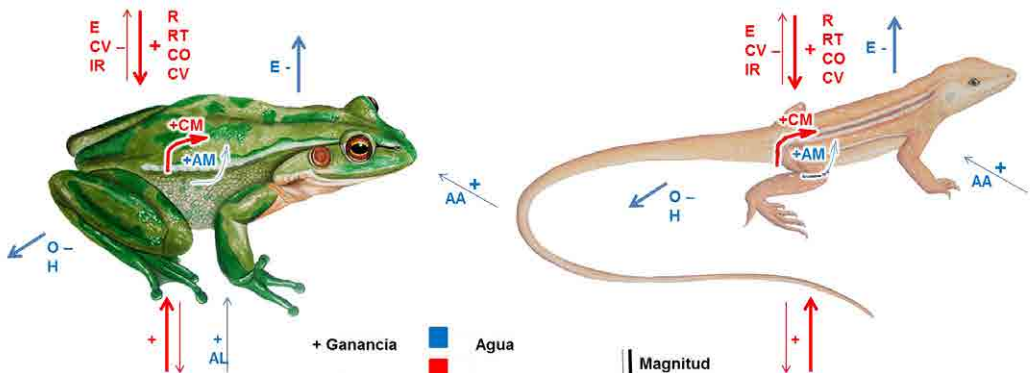


Figura 2. Simplificación de las relaciones en la regulación de la temperatura y el contenido de agua corporal, para un anfibio y para un reptil terrestre, bajo condiciones de estrés por baja disponibilidad de agua y altas temperaturas. AL: agua líquida, AA: agua de alimentos, AM: agua metabólica, CO: condensación, CV: convección, CD: conducción, E: evaporación, H: heces, O: orina, R: radiación solar, RT: radiación térmica de la atmósfera y del ambiente (modificado de Brattstrom 1979; Kobelt & Linsenmair 1995; Pough et al. 2004).

Las características particulares en la piel, como la presencia y distribución de glándulas dérmicas y lipídicas, su grosor y la permeabilidad osmótica en regiones específicas del cuerpo, son algunas de las adaptaciones relacionadas con el control de la pérdida de agua por evaporación en anfibios y reptiles de bs-T (Pough et al. 1998). También se podrían esperar comportamientos como posturas corporales específicas, preferencia por refugios húmedos en la hojarasca, rocas y troncos (Fig. 3), horarios de actividad restringidos, largas temporadas bajo tierra y en algunas especies fosoriales, la formación de "capullos" (Wells 2007). Estos últimos pueden estar constituidos por cerca de 40 a 60 capas de células de estrato cornificado, con lípidos y proteínas secretados y prensados que confieren una considerable resistencia al paso del agua (Ruibal & Hillman 1981; McClanahan et al. 1983; Withers 1998). Por último, están los distintos mecanismos de excreción que permiten el uso eficiente del agua corporal destinada para la eliminación de desechos nitrogenados (Dantzler 1995) y pueden mostrar transiciones ontogenéticas como en el caso de los anfibios (Brown et al. 1959).



Figura 3. Rana *Leptodactylus insularum* exhibiendo selección de microhábitats térmicamente menos variables que están presentes en la vegetación y en componentes del subsuelo tales como troncos y rocas.

TERMORREGULACIÓN

Biología termal en anfibios de zonas calientes

La importancia de la temperatura ha sido estudiada en diversos contextos y parece afectar varias características biológicas en diferentes niveles de organización. La temperatura corporal, por ejemplo, afectada por el gradiente de la temperatura ambiental, puede influir a nivel celular en la estructura y función de las membranas plasmáticas (Kates et al. 1993), en la reducción de las tasas de permeabilidad y transporte de enzimas, y limitando la propagación de metabolitos y gases respiratorios para las mitocondrias (Sidell 1988). A nivel individual y poblacional, la temperatura afecta las tasas de crecimiento, desarrollo (Berven 1982), sobrevivencia, reproducción (Huey & Stevenson 1979) y otros procesos tales como digestión y tasa de consumo de oxígeno (Sanabria et al. 2003). Estos aspectos dependientes de la temperatura corporal pueden ser medidos a través de curvas de "performance" o desempeño (Fig. 4), donde se registra la temperatura óptima (i.e. temperatura corporal que maximiza el desempeño de los organismos en la variable medida), la franja de temperaturas que permite el desarrollo de alguna actividad en un determinado nivel o porcentaje específico, y el rango de temperaturas donde el mínimo desempeño es posible (Huey & Stevenson 1979).

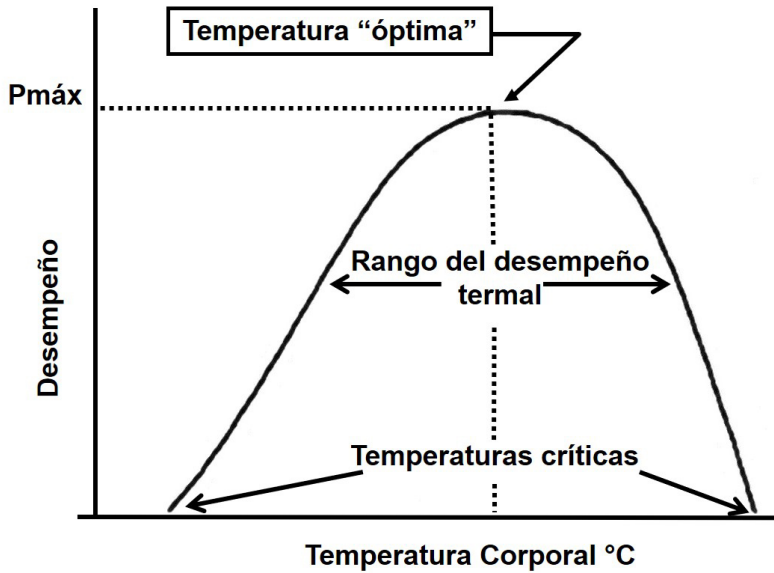


Figura 4. Curva de desempeño. En el gráfico se observa la temperatura óptima, el rango del desempeño termal y las temperaturas mínima y máxima críticas (modificado de Huey & Stevenson 1979).

Algunos anuros reducen el impacto de la variación térmica en el ambiente, manteniendo un equilibrio entre la dinámica de la temperatura corporal y la dinámica hídrica del ambiente a través de la exploración del paisaje termal de sus microhábitats (Fig. 5; Tracy 1976; Brattstrom 1979). Lo anterior, lo realizan mediante mecanismos ligados a la termorregulación comportamental, que pueden estar vinculados a preferencias térmicas, dependiendo del estado nutricional o reproductivo de los indivi-

duos (Angilletta et al. 2002). Dichos mecanismos comportamentales implican cambios en el patrón temporal de actividad (Navas 1995), horarios de exposición al sol (Valdivieso & Tamsitt 1974; Huey 1982), capacidad de alternar entre heliotermia y tigmotermia (Brattstrom 1979; Sinsch 1989; Navas 2006) y selección de microhábitats térmicamente menos variables que están presentes en la vegetación y en componentes del subsuelo como rocas (Navas 1995).

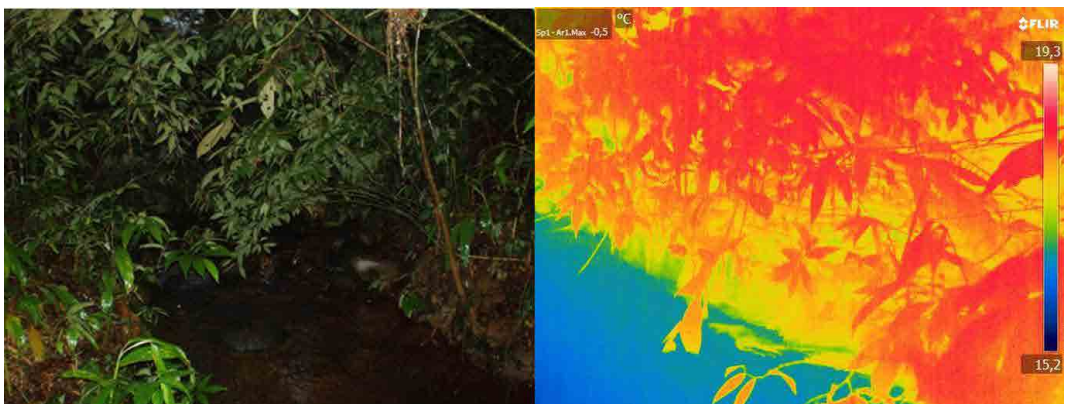


Figura 5. Registro de la variación presente en el paisaje termal obtenida a través de imágenes térmicas o termogramas.

Paralelo a los retos impuestos por las altas temperaturas en el bs-T, los anfibios deben mantener el balance hídrico, particularmente en ambientes terrestres, dada su alta permeabilidad tegumentaria que conlleva al aumento en la tasa de pérdida de agua por evapotranspiración (Wygoda 1984), siendo esta una de las principales causas de pérdida de energía (Tracy 1976). Las estrategias fisiológicas contra la pérdida de agua por evaporación están relacionadas a mecanismos de impermeabilización de la piel, la capacidad de reducir la tasa de filtración glomerular, la capacidad de la vejiga para el almacenamiento de agua, la tolerancia a la deshidratación (Shoemaker et al. 1992), el incremento en las tasas de reabsorción de agua (Titon & Gomes 2015), la disminución en las tasas metabólicas (Withers et al. 1982), la excreción de desechos nitrogenados mediante el uso eficiente del agua corporal (Shoemaker & McClanahan 1975), y la reflectancia de la piel, que se manifiesta en un cambio de color (Tattersall et al. 2006). Entre las adaptaciones que proporcionan alguna resistencia de la piel están las secreciones de lípidos epiteliales cutáneos por glándulas especializadas (Fig. 6), serosas o granulares, que pueden ser el factor principal que controla el movimiento del agua transepitelial (Lillywhite et al. 1997), este es el caso de varias especies del género *Phyllomedusa*, las cuales presentan muy baja pérdida de agua por evapotranspiración (Shoemaker & McClanahan 1975). Adicionalmente, existen mecanismos comportamentales para el balance hídrico, como lo son diversas posturas corporales que minimizan la superficie de exposición (Fig. 7) o la acumulación de osmolitos en el cuerpo, como la urea, que puede alterar el balance osmótico entre el organismo y el ambiente con el fin de reducir la pérdida de agua (Yancey et al. 1982).



Figura 6. Secreciones de lípidos epiteliales cutáneos por glándulas especializadas en *Trachycephalus typhonius*, adaptación que proporciona alguna resistencia de la piel a la deshidratación.

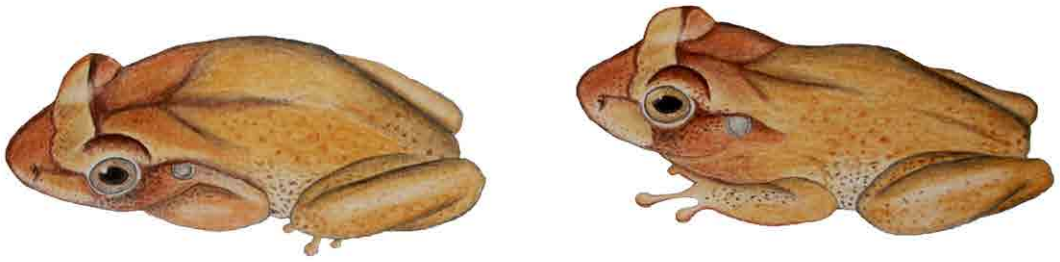


Figura 7. Posturas asociadas a conservar y evitar la pérdida de agua en la rana coqui *Eleutherodactylus coqui* (adaptado de Pough et al. 1983).

Por otro lado, las salamandras pletodóntidas, que representan alrededor del 66% de los anfibios del orden Caudata descritos en la actualidad (Frost 2018) y se caracterizan por la ausencia de pulmones y por respirar principalmente a través de la piel (Spotila 1972), se encuentran entre los tetrápodos con menor tasa metabólica (Chong & Mueller 2012). Ellas tienen requerimientos específicos de hábitat, principalmente de humedad, ya que para la respiración requieren de una piel constantemente húmeda (Huey 1991; Lunghi et al. 2016). No es raro entonces, que la mayoría de especies en Plethodontidae estén asociadas a entornos subterráneos, en los que la humedad es muy alta y las fuentes de calor muy limitadas (Camp et al. 2014), y que se encuentren ausentes en el bs-T del norte de Colombia (ver Capítulo II).

Selección de microambientes dentro de la regulación termal en anfibios

La selección de microambientes adecuados para los anfibios dependerá de los mecanismos comportamentales asociados, especialmente, con la detección de agua. La mayoría de los anfibios son nocturnos y durante el día están en refugios para evitar temperaturas y tasas de deshidratación extremas (Zug & Zug 1979; Cohen & Alford 1996). Dentro de los anfibios anuros, las especies con hábitos arbóreos, en general, presentan una mayor resistencia a la pérdida de agua por evaporación, comparada con especies terrestres y acuáticas (Wygoda 1984). Estas tasas de pérdida de agua son dependientes de la temperatura, de modo que las condiciones térmicas e hídricas están intrínsecamente relacionadas (Tracy 1976; Preest & Pough 1989).

Relación de tamaño y peso dentro de la regulación termal en anfibios

Un incremento en el tamaño o masa corporal en los individuos también ha sido propuesto como una adaptación a ambientes con poca disponibilidad de agua y altas temperaturas, como lo es el bs-T en el norte de Colombia. En especies que no poseen mecanismos fisiológicos para la regulación de la pérdida de agua (e.g. anuros del género *Acris*, *Hyla*, *Lithobates*, *Pseudacris*; Schmid 1965; Nevo 1973), un mayor tamaño corporal puede representar una menor pérdida de agua por evaporación debido a una menor relación superficie-volumen (Olalla-Tárraga et al. 2009). Un mayor tamaño corporal también confiere a especies del género *Acris* y *Spea* un incremento en la resistencia a la pérdida de agua (Thorson 1955; ver más ejemplos en Titon & Gomes 2015). En general, la presencia de un tamaño corporal mayor puede representar uno de los rasgos morfológicos que son favorecidos en especies de anfibios que habitan regiones de baja disponibilidad e impredecibilidad de agua, o en aquellas especies con hábitos arbóreos que representan mayores riesgos de deshidratación (Tracy et al. 2010).

Termorregulación de reptiles, mecanismos comportamentales y fisiológicos

Los reptiles, especialmente los lagartos, son capaces de mantener su temperatura corporal dentro de un rango específico de temperaturas preferidas (Hertz et al. 1993; Huey 1982; Pough & Gans 1982). Esto lo hacen a través de mecanismos fisiológicos como cambios en la frecuencia cardíaca (Bartholomew 1982) y mecanismos comportamentales como desplazamientos entre zonas soleadas y sombreadas (Heath 1965; Hammel et al. 1967; Spellerberg 1972); como en la especie *Gambelia wislizenii* (Nicholas 1978). También se ha registrado achatamiento del cuerpo con relación al sustrato (DeWitt 1971) y cambios de postura con respecto al sol, lo que aumenta o disminuye la superficie corporal expuesta a radiación directa (Pough et al. 1998; Kiefer et al. 2007). Estos mecanismos de termorregulación se han registrado en, por ejemplo, cinco especies de lagartos *Aspidozelis* (*A. exsanguis*, *A. tessellatus*, *A. inornatus*, *A. gularis*, y *A. tigris*; Schall 1977), en *Tropidurus torquatus* (Gandolfi & Rocha 1998) y en la serpiente *Lampropeltis triangulum* (Hernderson et al. 1980).

Todo lo anterior son comportamientos activos de termorregulación. Sin embargo, hay especies, denominadas como termoconformadoras, cuyo comportamiento no cambia como resultado de las condiciones ambientales, por ejemplo, algunos lagartos *Anolis* de Cuba (*A. allogus*, *A. lucius*, *A. homolechis*, *A. sagrei* y *A. allisoni*; Ruibal 1961); en *Plica umbra*, *Uranoscodon superciliosus*, *Anolis punctatus* y *A. fuscoauratus* en Belém de Pará, Brasil (Rand & Humphrey 1968); en *Anolis polylepis* de Costa Rica (Hertz 1974); en *Microlophus peruvianus* de Perú (Huey 1974); y en *Anolis marmoratus* de Guadalupe, Antillas Menores (Huey & Webster 1975). Existe una gran variabilidad de

comportamientos entre termorregulación y termoconformación (Huey & Slatkin 1976; Hertz et al. 1993). No obstante, actualmente predomina la idea de que los lagartos tienen una amplia capacidad termorregulatoria, donde la evolución de la temperatura óptima es filogenéticamente fija y que la termorregulación es generalmente ventajosa (Huey & Slatkin 1976).

La capacidad que tienen los reptiles para controlar la velocidad de calentamiento y enfriamiento permite una rápida absorción de calor durante periodos de exposición solar (Fig. 8), por lo tanto, disminuye la cantidad de tiempo necesario para alcanzar la temperatura corporal óptima (Bartholomew & Tucker 1963; Seebacher & Franklin 2007). Del mismo modo, durante el enfriamiento en zonas sombreadas o en sitios de anidación, la reducción en la tasa de pérdida de calor corporal reduce el tiempo dedicado a solearse durante el día o cuando el individuo emerge de su nido en las madrugadas (Bartholomew & Tucker 1963; Seebacher & Franklin 2001). La diferencia entre calentamiento y enfriamiento en reptiles se denomina "histéresis térmica" y es provocada por alteraciones cardiovasculares, donde el flujo de sangre a la periferia de la piel aumenta o disminuye la conductancia térmica entre el cuerpo y el ambiente circundante (Bartholomew & Tucker 1963; Morgareidge & White 1969). Se ha demostrado incluso que algunos reptiles son capaces de incrementar y mantener la temperatura corporal constante respecto al ambiente gracias a una alteración en su metabolismo. En algunas serpientes pitones esta capacidad ha sido denominada termogénesis facultativa, donde la producción de calor se logra mediante contracciones musculares rítmicas durante el periodo de incubación de los huevos (Vinegar et al. 1970; Brashears & DeNardo 2015).

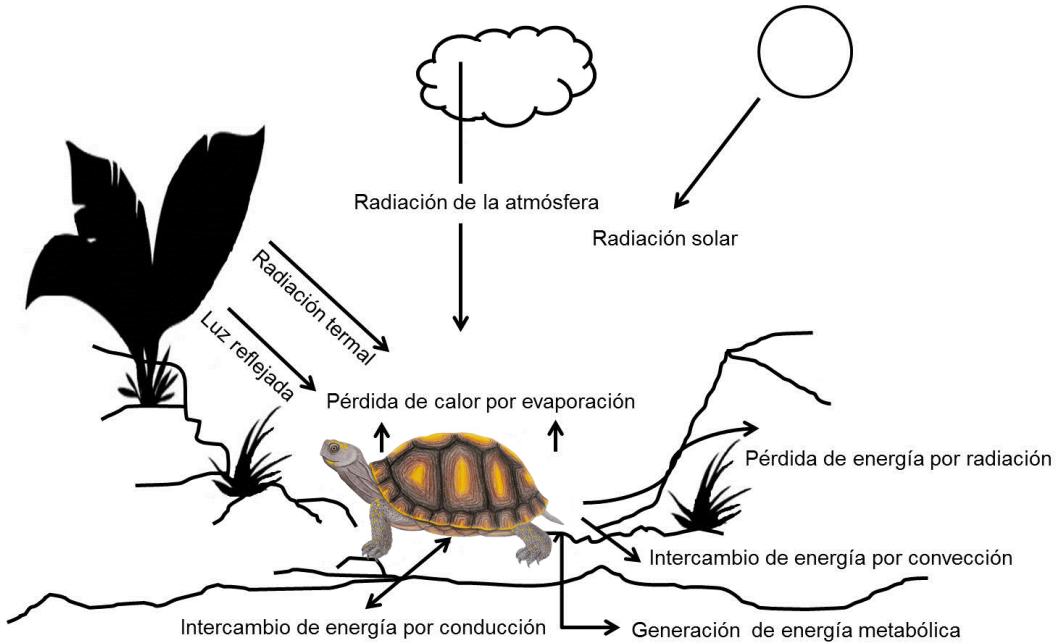


Figura 8. Visión general del intercambio térmico entre un reptil terrestre y su entorno (modificado de Willmer et al. 2005).

Dentro del área de fisiología de la digestión, se ha analizado cómo existe una termorregulación metabólica en Boidos (e.g. *Boa constrictor amarali*) cuando se compara la temperatura corporal en los estados de ayuno y postprandial, cuando el animal se alimentó hace poco tiempo y está pasando por el proceso de digestión (Toledo et al. 2003). Las serpientes cascabel también logran producir calor e incrementar cerca de un grado centígrado su temperatura corporal después de ingerir una presa (Tattersall et al. 2004). Recientemente, se reportó que el lagarto tegu (*Salvator merianae*) es capaz de producir calor al incrementar su tasa metabólica y disminuir la conductancia térmica con el ambiente durante la época reproductiva, de una forma similar que lo hacen organismos endotermos de tamaño similar; este descubrimiento soporta el modelo de endotermia facultativa asociada al cuidado parental, y que pudo haber precedido la evolución de la endotermia metabólica en aves y mamíferos (Tattersall et al. 2016).

Otra respuesta común en reptiles con respecto a cambios temporales en la temperatura es el cambio de color de su piel, relacionado a un cambio de reflectancia. Varios estudios, principalmente en lagartos, han demostrado que cuando el individuo está frío o por debajo de su temperatura corporal preferida, presenta una coloración más oscura en su piel e incrementa la absorción de energía radiante y le permite alcanzar su temperatura corporal preferida más rápidamente (Cowles & Boger 1944; Bogert 1959).

En general, no hay reportes en la literatura de los comportamientos mencionados para especies de reptiles dentro del bs-T del Caribe colombiano; sin embargo,

especies de lagartos (e.g. *Iguana iguana*, *Gonatodes albogularis*, *Cnemidophorus lemniscatus*, *Ameiva ameiva*) exhiben mecanismos comportamentales tales como desplazarse entre zonas soleadas y som-

breadas (observaciones personales). También hay registros de achatamiento del cuerpo con relación al sustrato en especies de lagartos pertenecientes al género *Mabuya* (observaciones personales).



Chironius carinatus

BALANCE HÍDRICO

Balance hídrico de anfibios en el contexto ecofisiológico de altas temperaturas

La respuesta fisiológica más estudiada en los anfibios a las altas tasas de deshidratación en ambientes terrestres secos es la tolerancia a la desecación. Esta respuesta es variable, algunas especies son capaces de tolerar una pérdida de agua de hasta el 50% de su masa corporal total, representando aproximadamente un 60% del agua total presente (McNab 2002), mientras que otras especies solo pueden tolerar una pérdida de agua cercana al 26% de su masa

corporal (Tabla 1). La capacidad de tolerancia a la desecación está asociada con el uso de hábitat, por ejemplo, especies terrestres fosoriales exhiben una mayor tolerancia a la deshidratación que especies con hábito acuático (Thorson & Svihla 1943). Esta relación fue también registrada por Titon & Gomes (2012), quien comparó especies de anuros del Bosque Atlántico y del Cerrado brasileiro con especies de ambientes xerofíticos de Costa Rica y Brasil (Wygoda 1984) y con especies en África y Australia (Withers et al. 1984) (Tabla 1).

Tabla 1. Resistencia cutánea de diferentes familias de anfibios y reptiles con diversos hábitos y ambientes. Datos modificados de Lillywhite (2006), se incluyen valores de resistencia cutánea a la pérdida de agua por evapotranspiración tomados bajo diferentes condiciones de temperatura y humedad. Se señala la presencia o ausencia de capullo.

CLASE	HÁBITOS	FAMILIA	RESISTENCIA (S·Cm ⁻¹)	OBSERVACIONES
Amphibia	Acuático	Hylidae	2.3–2.4	
	Semiacuático	Myobatrachidae	2.2	
		Hylidae	0.5–4.2	
	Fosorial	Pelobatidae	0–3	
		Hylidae	1.8–41	Con y sin capullo
		Hyperoliidae	40	Con capullo
		Myobatrachidae	1.1–107	Con y sin capullo
		Pelobatidae	0–5	Diferentes ambientes
	Terrestre–Fosorial	Myobatrachidae	0	
		Bufonidae	1.5–5	Ambiente árido
		Hylidae	2.1–457	Con y sin capullo
		Leptodactylidae	116–163	Con capullo
		Myobatrachidae	0.8–92	Con y sin capullo
	Terrestre	Pelobatidae	175–190	Con capullo
		Bufonidae	0–1.7	
		Hylidae	0–9.6	Estación húmeda y seca
Microhylidae		0.1		
Myobatrachidae		0.1–2.7		

CLASE	HÁBITOS	FAMILIA	RESISTENCIA (S·Cm ⁻¹)	OBSERVACIONES
Amphibia	Semiárborea	Hyperoliidae	3.2–257	
		Rhacophoridae	1.9	
	Árborea	Hylidae	1.4–364	Estación húmeda y seca; diferentes ambientes
		Rhacophoridae	347–900	Ambiente árido
Reptilia	Acuática	Trionychidae	2.98–5.38	
	Acuática, Marina	Acrochordidae	116	
	Semiacuático	Colubridae	117–308	
	Terrestre	Agamidae	175–738	Diferentes ambientes
		Colubridae	190–866	Diferentes ambientes
		Emydidae	78	
		Gekkonidae	198	Ambiente árido
		Iguanidae	108–1360	Diferentes ambientes
		Scincidae	248	
		Viperidae	706–1921	
	Semiárborea	Xantusiidae	2150–3310	
		Colubridae	480–1088	
	Árborea	Iguanidae	29–199	

En un estudio reciente, Cruz-Piedrahita et al. (2018), compararon tres mecanismos que permiten mantener el equilibrio hídrico (evitar pérdida de agua, absorber agua y encontrar agua) en 17 especies de anuros, tanto arbóreos como terrestres, en ambientes semiáridos (bs-T), con anuros de sabana, bosques de galería y ambientes húmedos en varias regiones de Colombia. Dichos autores observaron que mantener, absorber y encontrar agua son adaptaciones potencialmente importantes en la colonización y sobrevivencia de los anuros que habitan ambientes xéricos. En conclusión, las especies arbóreas son capaces de mantener el agua (menos pérdida de agua por evaporación) y generalmente son más eficientes en absorber el agua de una fuente permanente y quizás, sean más eficientes en detectar el agua que especies terrestres. En cuanto a las especies terrestres, sugieren, que ellas no tienen resistencia a la pérdida de agua, pero probablemente están adaptadas para una absorción rápida de agua, monitoreando el substrato y siguiendo un gradiente de humedad.

La transición de un hábito acuático a uno terrestre en anfibios debió haber estado acompañado por rasgos adaptativos que incrementaran su probabilidad de sobrevivencia en tierra, relacionados principalmente con la retención del agua corporal o evitar su pérdida por evapotranspiración. Young et al. (2005) demostraron en un estudio comparativo con 25 especies de anuros, una clara influencia del tipo de hábito ecológico y la resistencia cutánea a la pérdida de agua. En especies terrestres, una piel relativamente impermeable no podría explicar por sí sola la capacidad para



sobrevivir a la pérdida de agua por evapotranspiración. Thorson & Svihla (1943) propusieron que la transición a la vida terrestre en anfibios debió haber sido posible, no solo por la evolución de adaptaciones que confirieran resistencia a la pérdida de agua, sino por el desarrollo de la capacidad de sobrevivir ante una pérdida progresivamente mayor de agua corporal.

La conversión de amoníaco (NH_3), producto del catabolismo de las proteínas, a otras sustancias menos tóxicas, es otra adaptación fisiológica importante que pudo haber facilitado la colonización de ambientes terrestres por parte de los anfibios (Wright 1995; Withers 1998). El amoníaco es un desecho nitrogenado altamente tóxico que es excretado principalmente por organismos que viven en ambientes acuáticos, donde puede ser eliminado directamente en el agua a un bajo costo metabólico; por el contrario, su transformación metabólica en forma de urea permite su excreción (o acumulación) en una forma menos tóxica, pero con mayores requerimientos de energía y agua (Wright 1995; Withers 1998). Algunas especies de anuros pueden acumular urea en sus tejidos corporales o incrementar su síntesis, como un mecanismo de balance osmótico entre el cuerpo y el suelo en hábitats muy secos o en ambientes salin-

os; este es el caso de algunas especies de bufonidos que estivan bajo tierra (Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014). El uricotelismo o la excreción de ácido úrico, aunque es una estrategia más eficiente que las dos anteriores en la utilización del agua corporal, ha sido descrito en pocas especies de anfibios que experimentan condiciones de extrema sequía (Shoemaker et al. 1972; Shoemaker & McClanahan 1975). Este último mecanismo de excreción, es el predominante en la mayoría de los reptiles y aves (Dantzler 1995).

Otras estrategias para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración son los mecanismos comportamentales. Estos mecanismos son un aspecto clave en el mantenimiento del equilibrio hídrico entre las tasas de pérdida de agua y las tasas de rehidratación que afectan el rendimiento locomotor del individuo (Seebacher & Alford 2002; Titon et al. 2010). Entre los comportamientos para la conservación de agua están la agregación de individuos (Johnson 1969), presionar la superficie ventral del cuerpo contra el sustrato (Heatwole et al. 1969; Pough et al. 1983) y el uso de hábitos frágmatocicos (Navas et al. 2002), es decir, la acción que exhiben algunas especies fosoriales de bloquear la entrada de sus refugios con su propio cuerpo (Fig. 9).

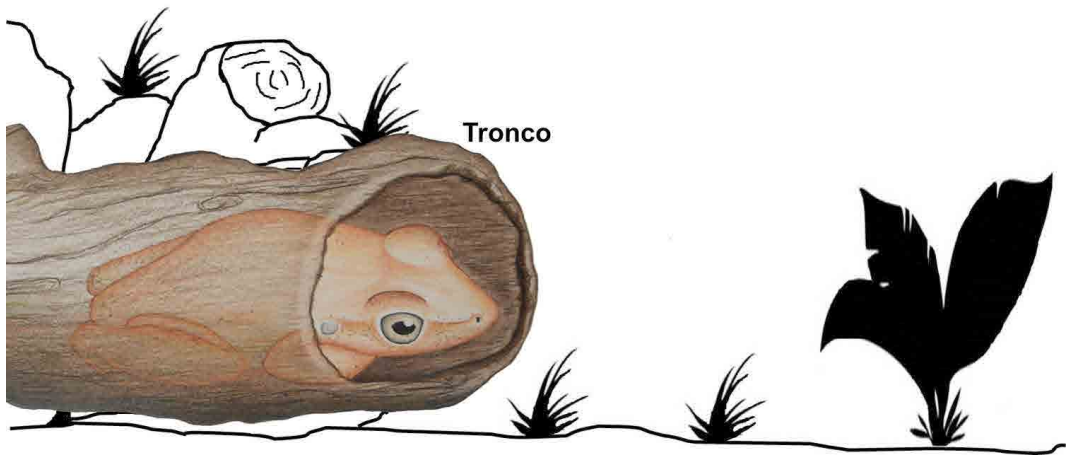


Figura 9. Hábito Fragmótico. Comportamiento donde algunas especies de anuros usan su cuerpo, especialmente la cabeza para la oclusión de una cavidad y evitar la pérdida de agua.

En las primeras etapas de la desecación, los anuros en lugar de invertir energía en los mecanismos de conservación de agua la invierten en actividades relacionadas a la búsqueda de lugares favorables (Heatwole & Newby 1972). Estudios ecofisiológicos han demostrado que la selección de microambientes específicos puede proporcionar buenas condiciones de humedad, incluso en ambientes aparentemente desfavorables (Huey et al. 1989) como lo es el bs-T. En los anuros, la elección apropiada de microambientes es fundamental para el equilibrio hídrico (Navas et al. 2002).

En salamandras, al igual que en los anuros, se han realizado estudios que relacionan el uso del hábitat con la pérdida y ganancia de agua. Por ejemplo, Grover (2000) evaluó la distribución de salamandras terrestres y semiacuáticas dependiendo de la humedad y el tipo de cobertura vegetal de sus refugios; este autor encontró que las salamandras terrestres se rehidratan más rápido que salamandras semiacuáticas, característica que posiblemente les permite explorar hábitats con menor humedad. Cruz-Rodríguez & Galindo-Martínez (2017) reportan para *Bolitoglossa ramosi*, que la selección de los individuos dentro de un gradiente termal fue determinada por el porcentaje de humedad relativa disponible en el

ambiente, y concluyeron que en este tipo de gradientes la hidrorregulación se sobrepone a la termorregulación. Este último estudio es con una especie endémica a Colombia, pero en general, y al igual que lo referente a la biología termal de anfibios en zonas secas, los estudios de balance hídrico en anfibios de Colombia son muy escasos o nulos.

Tolerancia a la pérdida de agua, estivación y comportamientos para evitar la deshidratación en anfibios

A pesar de la amenaza a la desecación impuesta por la alta permeabilidad de la piel en los anfibios y sus posturas de huevos, existe una gran diversidad de anuros de ambientes secos (Pinder et al. 1992). La estivación, por ejemplo, es una adaptación que ocurre tanto en invertebrados como en vertebrados, y se presenta como una respuesta a sequías periódicas o estacionales (Carvalho et al. 2010). En anuros puede ocurrir estivación como respuesta al aumento de la temperatura ambiental o de limitaciones en disponibilidad de agua o en recursos alimenticios (Pinder et al. 1992, Hochachka & Somero 2002). La estivación incluye aspectos ecológicos como enterrarse en el suelo, aspectos morfológicos como la formación de capullos, y aspectos fisiológicos como la reducción de la tasa metabólica (Pinder et al. 1992, Carvalho

et al. 2010). En la literatura existen varios registros de especies que se entierran en profundidades de hasta un metro durante largos periodos de tiempo, existiendo casos extremos como el reportado en el anuro *Anaxyrus punctatus*, cuyos individuos pueden ser encontrados en profundidades de hasta 10 metros buscando el mejor nivel freático (McClanahan et. al. 1994).

El único trabajo experimental sobre ecofisiología y estivación de anfibios en la costa caribe colombiana fue realizado por Alfaro-Hatum (2013), donde se analizaron los comportamientos y el balance hídrico durante la estivación en *Pleurodema brachyops* y *Engystomops pustulosus*. Este autor hace referencia al uso del suelo relacionado con procesos de estivación (Fig. 10) y reporta posibles adaptaciones relacionadas a la capacidad de hidratación en suelos con diferentes po-

tenciales hídricos (Fig. 11). La conclusión principal es que existe variabilidad ecofisiológica en la respuesta de comportamientos asociados a estivación en *P. brachyops* y *E. pustulosus* frente a eventos artificiales en laboratorio. Se postula que *E. pustulosus* no presenta estivación, sin embargo, presenta comportamientos asociados a evitar deshidratación, por ejemplo, buscar grietas entre placas de barro o refugiarse bajo troncos y piedras. Esos comportamientos pueden estar correlacionados al hecho de que, en condiciones de laboratorio, en sustratos con escasa agua, los organismos sufren deshidratación severa, perdiendo el 55% de su masa corporal. Por otro lado, *P. brachyops* presenta comportamientos asociados a estivación, en laboratorio los individuos de esta especie mostraron una alta selectividad por sustratos arenosos; en campo, durante la temporada seca, pueden ser encontrados a más de 30 cm de profundidad.

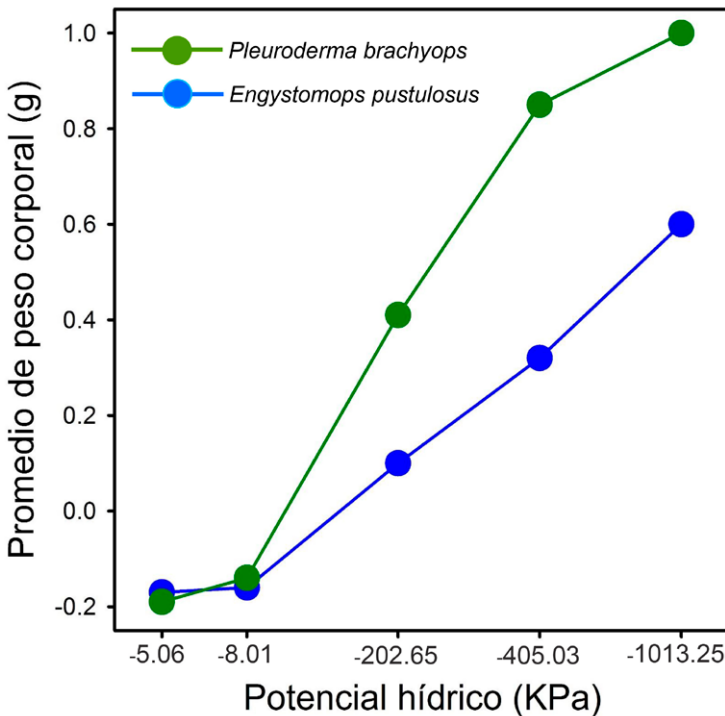


Figura 10. Comparación del efecto del potencial hídrico del sustrato de arena sobre ganancia o pérdida de peso corporal en los anuros *Engystomops pustulosus* y *Pleurodema brachyops*. El valor Cero (0) indica que la ganancia o pérdida de agua es nula, los valores positivos indican pérdida de agua corporal y los valores negativos indican ganancia de agua (Alfaro-Hatum 2013).



Figura 11. Adulto de *Pleurodema brachyops* estivando en el sector excavado de la estación SENA agropecuario de Gaira, Santa Marta, Magdalena, Colombia (Alfaro-Hatum 2013).

Los suelos arenosos y arcillosos difieren bastante respecto a sus capacidades de retención de agua (Plaster 1997); esto es relevante para la selección de microhábitats por parte de organismos de pequeño tamaño y una alta permeabilidad hídrica e intercambio de iones con el medio, como es el caso de los anfibios. Existe una relación entre la tensión superficial y el porcentaje de humedad del suelo; cuanto mayor sea la tensión aplicada menor será el porcentaje de humedad retenida en el suelo (Bidwell 1979). Esta relación varía dependiendo de composición del suelo (arena, arcilla u otros materiales) y a su vez, determina qué tan difícil es para un anfibio cavar y llegar a las reservas de humedad que puede tener una zona dada. Así, por ejemplo, la mayoría de los anfibios estibadores, son encontrados enterrados en sustratos arenosos de lechos de ríos secos durante épocas secas.

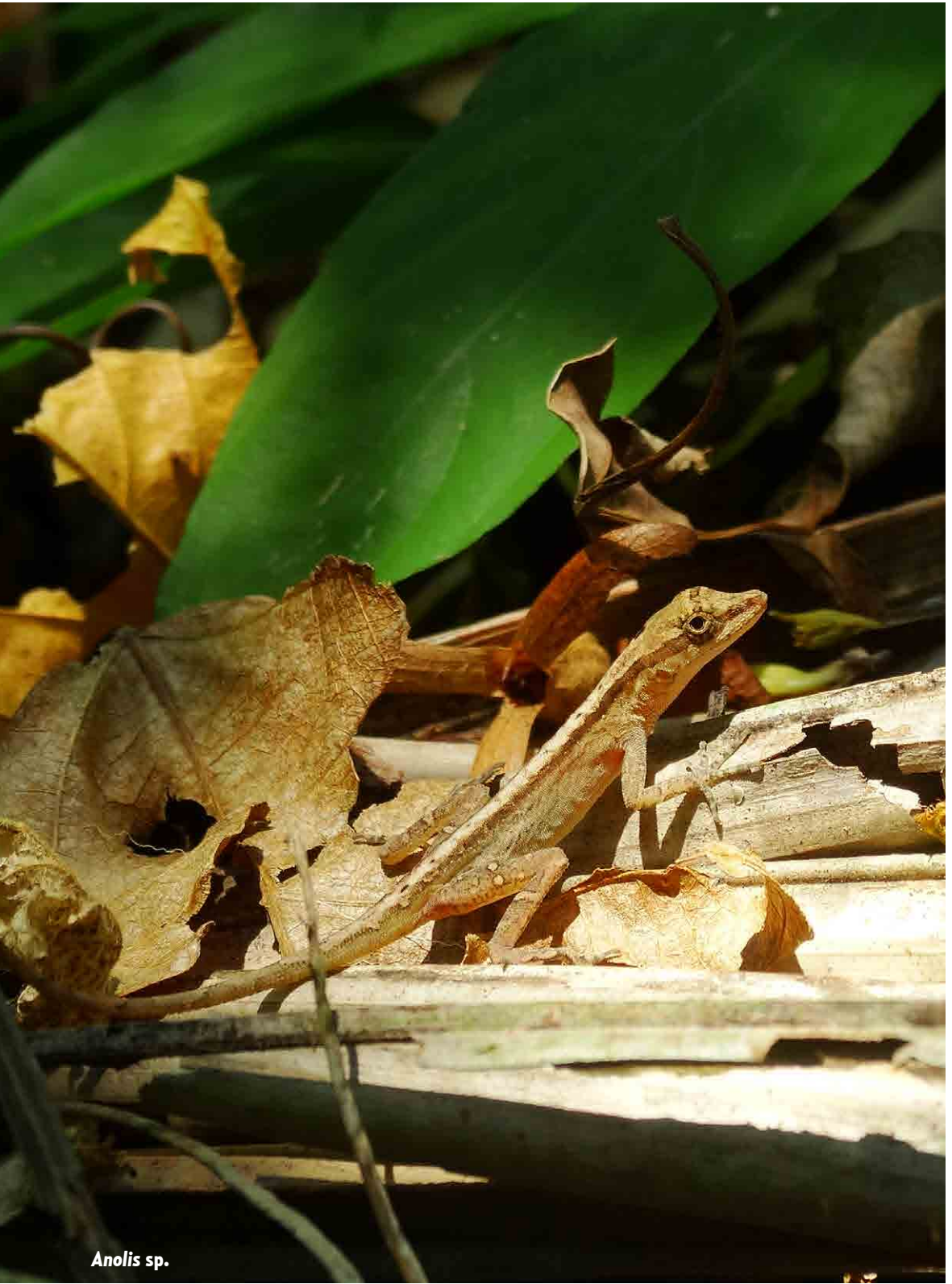
A nivel morfofisiológico, la vejiga es uno de los órganos más especializados en la sobrevivencia de los anfibios de zonas calientes con limitaciones hídricas, ya que es una estructura altamente vascularizada y distensible, lo cual, permite a los individuos evitar la deshidratación (Duellman & Trueb 1986). La vejiga presenta

mecanismos asociados al reaprovechamiento de fluidos que permiten, en algunas especies, la reabsorción sea lo suficientemente alta para compensar la pérdida de agua por evaporación (Withers et al. 1982; Kardong 1995). Varias especies de la familia Bufonidae presentan esta especialización, donde la orina en la vejiga mantiene una concentración de solutos interna constante reabsorbiendo el agua de los fluidos corporales (Rubial 1962). Otras especies de zonas xerofíticas, como *Scaphiopus couchii*, reabsorben agua en sus vejigas urinarias resistiendo un mayor tiempo a la desecación cuando están estivando: sin embargo, al parecer no regulan la concentración de solutos del plasma como lo hacen las especies pertenecientes a la familia Bufonidae (McClanahan 1967).

Balance hídrico de reptiles en el contexto ecofisiológico de altas temperaturas

El mantenimiento de poblaciones de reptiles en zonas de elevada temperatura se basa en que los individuos sobrevivan por un periodo de tiempo suficiente para su reproducción y el eventual reclutamiento de juveniles. Lo anterior es dependiente de las "adaptaciones" a las altas tasas de deshidratación, que al igual que en los anfibios, está relacionada con la tolerancia a la desecación. Bentley (1959) fue el pionero en el estudio del balance de agua y electrolitos en reptiles, y reportó en el lagarto australiano *Tiliqua rugosa*, una marcada hipernatremia; es decir, concentración anormalmente alta de sodio en la sangre como consecuencia de bajos niveles de hidratación. Este autor interpretó la hipernatremia como una forma de conservar agua a expensas de abandonar el mantenimiento constante del fluido corporal durante los periodos de estrés hídrico. La hipernatremia ha sido reportada en otras dos especies de lagartos australianos (*Ctenophorus ornatus*, *C. nuchalis*; Bradshaw, 1970) y en un lagarto herbívoro que habita regiones áridas del norte del Sahara africano (*Uromastix acanthinura*; Bentley 1971; Grenot 1976); Sin embargo, la hipernatremia no es universal para todos los reptiles; existen otros mecanismos tales como la reducción en las tasas de pérdida de agua pulmonar y cutánea. Kobayashi et al. (1983) encontró que la tasa de pérdida de agua por evaporación en el lagarto de distribución neotropical *Anolis carolinensis*, es similar a aquella reportada en especies de zonas áridas.

Existen otros mecanismos fisiológicos y comportamentales en el balance hídrico en reptiles. Entre los fisiológicos están, primero, exhibir bajas tasas metabólicas en comparación con aves y mamíferos (Beck & Lowe 1994; Beck 1995); segundo, excretar desechos nitrogenados derivados de la digestión de proteínas en forma de ácido úrico (Bradshaw 1986; Lillywhite 2006); tercero, soportar durante largos periodos de tiempo, cambios muy marcados del medio interior que resultarían fatales en aves y mamíferos y cuarto, usar la mitigación comportamental relacionada a la dormancia como una táctica eficaz que promueve la supervivencia durante los periodos donde una actividad continúa sería contraproducente (Bradshaw 1988). Entre los mecanismos comportamentales están el uso de madrigueras (Secor 1995), el uso de microhábitats sombreados (Pianka & Parker 1975), tener actividad nocturna o crepuscular (Moore 1978) y alternar la superficie de contacto entre el cuerpo y el sustrato (Louw & Holm 1972).



Anolis sp.

DESARROLLO EMBRIONARIO Y LARVAL DE ANFIBIOS EN AMBIENTES SECOS Y VARIABLES

Las condiciones ambientales experimentadas por los anfibios durante sus estadios de desarrollo temprano determinan aspectos claves de su historia de vida y se asocian comúnmente con diversos rasgos fenotípicos, que en algunos casos son plásticos (Wilbur & Collins 1973; Wells 2007; Warkentin 2011). En aquellos anfibios que presentan metamorfosis, la temperatura, junto con otros factores (e.g. cantidad de alimento, presen-

cia de depredadores, densidad de conespecíficos), son fundamentales en distintos aspectos del desarrollo como la tasa de crecimiento, la diferenciación morfológica y la duración del periodo larval; estos a su vez, pueden afectar características fenotípicas de los metamorfos como su tamaño, grado de osificación y comportamiento (Fig. 12) (Gómez-Mestre et al. 2010; Touchon & Warkentin 2011).

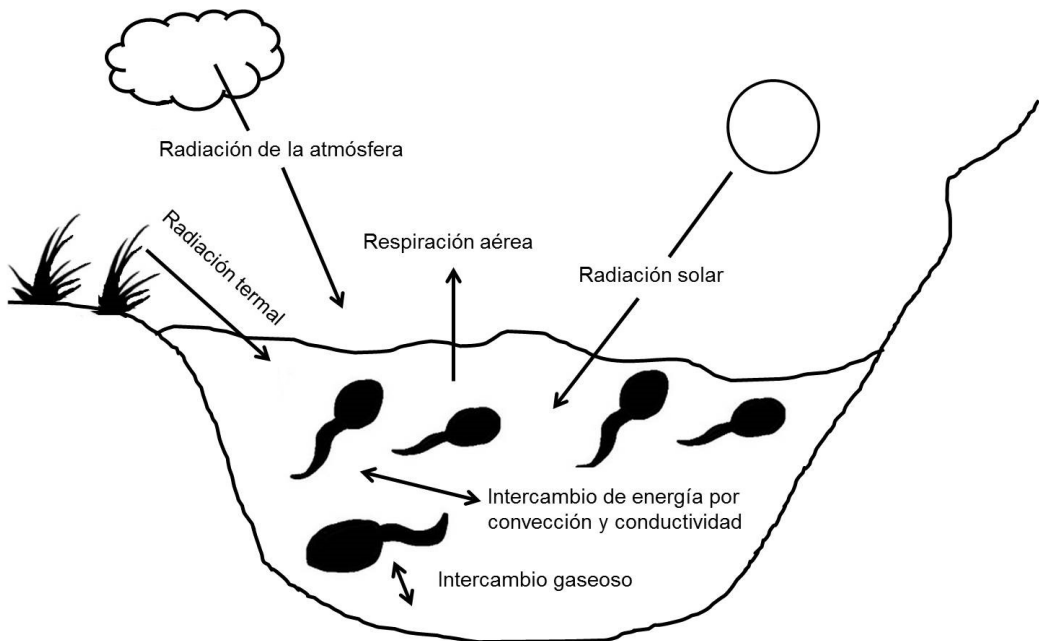


Figura 12. Visión general del intercambio térmico entre un renacuajo y su entorno (modificado de Brattstrom 1979).

Algunas respuestas plásticas al ambiente durante el desarrollo, de resultar adaptativas, tienen el potencial de afectar el proceso evolutivo mediante acomodación genética (West-Eberhard 2003; 2005; Moczek et al. 2011). Por ejemplo, entre especies cercanamente relacionadas en la familia Pelobatidae, algunos cambios morfológicos durante el desarrollo larval en respuesta a la temperatura del agua (plasticidad), reflejan las diferencias fenotípicas entre especies en su etapa adulta (Gómez-Mestre & Buchholz 2006). Asimismo, cambios en la duración del periodo larval dependen de la desecación en las charcas. Existe una mayor aceleración del desarrollo larval en individuos de especies que se desarrollan en charcos de larga duración (condición ancestral) en comparación con las especie que lo hacen en charcos temporales (condición derivada), que colonizaron hábitats desérticos en el Nuevo Mundo (Gómez-Mestre & Buchholz; 2006, Richter-Boix et al. 2011; Kulkarni et al. 2011). Esta capacidad de acelerar la diferenciación morfológica y disminuir el periodo larval frente al riesgo de desecación es producto de una respuesta neurofisiológica asociada con el incremento en los niveles de la corticosterona y la hormona tiroidea (Gómez-Mestre et al. 2013).

Otro aspecto fisiológico que puede presentar plasticidad es el límite de tolerancia térmica. Por ejemplo, la temperatura elevada y variable, así como el alto riesgo de desecación, característicos del bs-T (y otros ecosistemas similares como sabanas y zonas semiáridas), son factores importantes que han promovido diversas adaptaciones durante el desarrollo embrionario, lo cual les ha permitido posiblemente la sobrevivencia en dichos ecosistemas (Simon et al. 2015). Existe un componente filogenético y ontogenético en la tolerancia térmica. Durante el desarrollo embrionario, aquellas especies con modos reproductivos acuáticos en hábitats de tierras bajas y de zonas abiertas, presentan mayor sobrevivencia en temperaturas elevadas (hasta 37°C) que aquellas especies con embriones terrestres y de desarrollo directo (Bernal & Lynch 2013). Una posible evidencia de esto puede ser la mayor representación taxonómica de Bufonidae, Hylidae y Leptodactylidae en el bs-T. A medida que el desarrollo avanza en los cuerpos de agua, las larvas de leptodactílidos y bufonidos aumentan su tolerancia térmica y pueden llegar a sobrevivir a temperaturas incluso mayores a

los 40°C (Heatwole et al. 1968; Simon et al. 2015). En el caso de los bufonidos, una mayor tolerancia térmica parece estar relacionada con un desarrollo más rápido, lo que les ayuda a escapar del riesgo de desecación en cuerpos de agua temporales (Heatwole et al. 1968; Buchholz & Hayes 2002).

En el bs-T del norte de Colombia, la estacionalidad de las lluvias y la variabilidad de la temperatura imponen condiciones estresantes, en particular para los estadios de desarrollo tempranos. Por lo tanto, es de esperarse la presencia de algunas de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas (plásticas o no) ya mencionadas, junto con adaptaciones reproductivas en los padres, que incrementen la probabilidad de sobrevivencia durante el desarrollo. Esto último, es el caso en la familia Leptodactylidae, donde evolucionó la construcción de nido de espuma bajo diferentes contextos ecológicos y ambientales (Heyer 1969). Muchas especies en esta familia son comunes en hábitats abiertos y están distribuidas en un amplio rango de ecosistemas, incluyendo el bs-T (de Sá et al. 2014; Cruz-Piedrahita et al. 2018). Asimismo, distintos grupos de especies dentro de Leptodactylidae exhiben diferencias en su reproducción que parecen reflejar una mayor independencia, durante el desarrollo de los embriones y renacuajos, a los cuerpos de agua temporales (Heyer 1969). El nido de espuma acuático es la condición ancestral en la familia, y de dicha condición han ocurrido, al menos dos eventos de colonización de la tierra, caracterizados por la construcción de nidos de espuma en cavidades subterráneas o depresiones en el suelo (Méndez-Narváez et al. 2015; de Sá et al. 2014).

En leptodactylidos, la construcción de un nido de espuma acuático puede proporcionar una ventaja adaptativa a aquellos individuos que dependen de cuerpos de agua de duración variable para su reproducción; el nido actúa como un refugio que permite el desarrollo hasta la eclosión, frente a la posible desaparición temporal de charcas (Méndez-Narváez et al. 2015). De esta forma, el nido de espuma pudo haber sido un paso inicial en la colonización de microhábitats reproductivos terrestres, debido a su propiedad de amortiguador térmico, lo cual ha sido demostrado tanto en nidos acuáticos como terrestres (Méndez-Narváez et al. 2015). Adicionalmente, se ha



Leptodactylus fragilis

observado que después de la eclosión del huevo, hay renacuajos que permanecen en el nido de espuma esperando por las lluvias; esto se da principalmente en especies con nidos terrestres y con desarrollo larval parcial en tierra (Downie 1994; Downie & Smith 2003). Estos renacuajos enfrentan un riesgo de desecación progresivo y variable que depende tanto de la tasa a la cual el nido de espuma se degrada, determinado seguramente por sus propiedades físicas y químicas (Hissa et al. 2008), como de la cantidad de agua acumulada en el suelo (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).

Se han descrito adaptaciones morfológicas, comportamentales y fisiológicas durante el desarrollo embrionario y larval en leptodactílidos terrestres, las pueden haber evolucionado en respuesta a las presiones abióticas impuestas por el ambiente fuera del agua. Por ejemplo, mantener en límites no letales la cantidad de amoníaco en el cuerpo o en el nido de espuma; el amoníaco es un subproducto del catabolismo de las proteínas. Por esta razón, como una respuesta potencial frente al riesgo de intoxicación por amoníaco, los renacuajos son capaces de sintetizar urea, tal como se ha descrito en *L. bufonius* y *L. fragilis* (Shoemaker & McClanahan 1973; Mén-

dez-Narváez & Warkentin 2017). Adicionalmente, en esta última especie, la excreción de urea por parte de los renacuajos en el nido parece ser en respuesta al riesgo de desecación experimentado durante el desarrollo (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).

Los renacuajos de *Leptodactylus fragilis* también pueden entrar en lo que se ha denominado "arresto en el desarrollo", es decir, la diferenciación morfológica inicial y posiblemente el metabolismo acelerado, se reduce o detiene alrededor del estadio 28 de desarrollo (Gosner 1960; Downie 1994). No obstante, el metabolismo puede que no cese por completo, ya que a medida que la espuma del nido se degrada, los renacuajos son capaces de reconstruir parcialmente (o totalmente) el nido de espuma, tal y como se ha observado en *L. fuscus* (Downie 1984; Downie & Smith 2003) y *L. fragilis* (Méndez-Narváez et al. *datos no publicados*). Esta capacidad está asociada con el desarrollo de un tipo especial de glándulas mucosas ubicadas en la cavidad oral de los renacuajos (Downie 1984; Downie & Smith 2003) y con un comportamiento característico de las larvas en el nuevo nido (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).



Enulius flavitorques

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

A pesar de las adaptaciones que han sido recopiladas en este capítulo para anfibios y reptiles en respuesta a ambientes con poca disponibilidad de agua y humedad, es común encontrar algunas especies en las cuales no hay registro de adaptaciones aparentes o que incluso, exhiben características opuestas a las esperadas. Esto puede atribuirse a que las respuestas a condiciones abióticas pueden ser específicas por especie (Thorson 1955; Schmid 1965) y son un reflejo de la importancia re-



lativa de los componentes filogenéticos y ecológicos que definen sus propiedades intrínsecas (Heatwole et al. 1969; Nevo 1973). Por lo tanto, se requiere de estudios integrativos que permitan identificar patrones ecofisiológicos en especies asociadas al bs-T en Colombia.

La mayoría de los estudios en ecofisiología de anfibios y reptiles han sido realizados en zonas templadas, subtropicales o desérticas; estudios con especies en bs-T del norte de Colombia son escasos o inexistentes (Cruz-Piedrahita et al. 2018). Los estudios sobre anfibios y reptiles en esta región se enfocan en diversidad de especies asociada a coberturas vegetales nativas o de origen antropogénico, dieta, uso de microhábitats y cambios en la estructura y composición de ensamblajes a través de gradientes de precipitación. Sin embargo, esta información y el conocimiento general que poseemos de mecanismos ecofisiológicos descritos en especies que experimentan condiciones de estrés similares en otras regiones y hábitats (Tabla 2), hace posible generar hipótesis acerca de los mecanismos esperados en la herpetofauna del bs-T del norte de Colombia. Tal es el caso de *Boana pugnax* o *Phyllomedusa venusta*, anuros asociados a estratos arbóreos donde se puede evaluar la posible presencia de mecanismos morfológicos y fisiológicos que le confiera mayor resistencia a la pérdida de agua. En el bs-T del caribe colombiano también se encuentran especies del género *Rhinella* las cuales, podrían tener mecanismos comportamentales orientados a la búsqueda de microhábitats húmedos (Prates & Navas 2009; Tingley & Shine 2011). La presencia de especies que construyen nidos de espuma que ocupan diversos tipos de hábitat y con diferente grado de asociación ecológica con fuentes de agua (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Cruz-Piedrahita et al. 2018), nos permitiría evaluar hipótesis acerca de diferencias en tolerancia fisiológica y mecanismos de osmoregulación y excreción, incluyendo respuestas plásticas entre diferentes estadios del desarrollo (Méndez-Narváez & Warkentin 2017; Cruz-Piedrahita et al. 2018). Cambios en el uso de microhábitats por parte de los anfibios y reptiles (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Rojas-Murcia et al. 2016) en estaciones de mayor y menos precipitación, también nos sugieren mecanismos comportamentales que permiten generar hipótesis acerca del costo de termorregulación y regulación hídrica de las especies.

Tabla 2. Principales estrategias y mecanismos para el balance hídrico en anfibios y reptiles de zonas geográficas con baja disponibilidad de agua o alta estacionalidad en la precipitación.

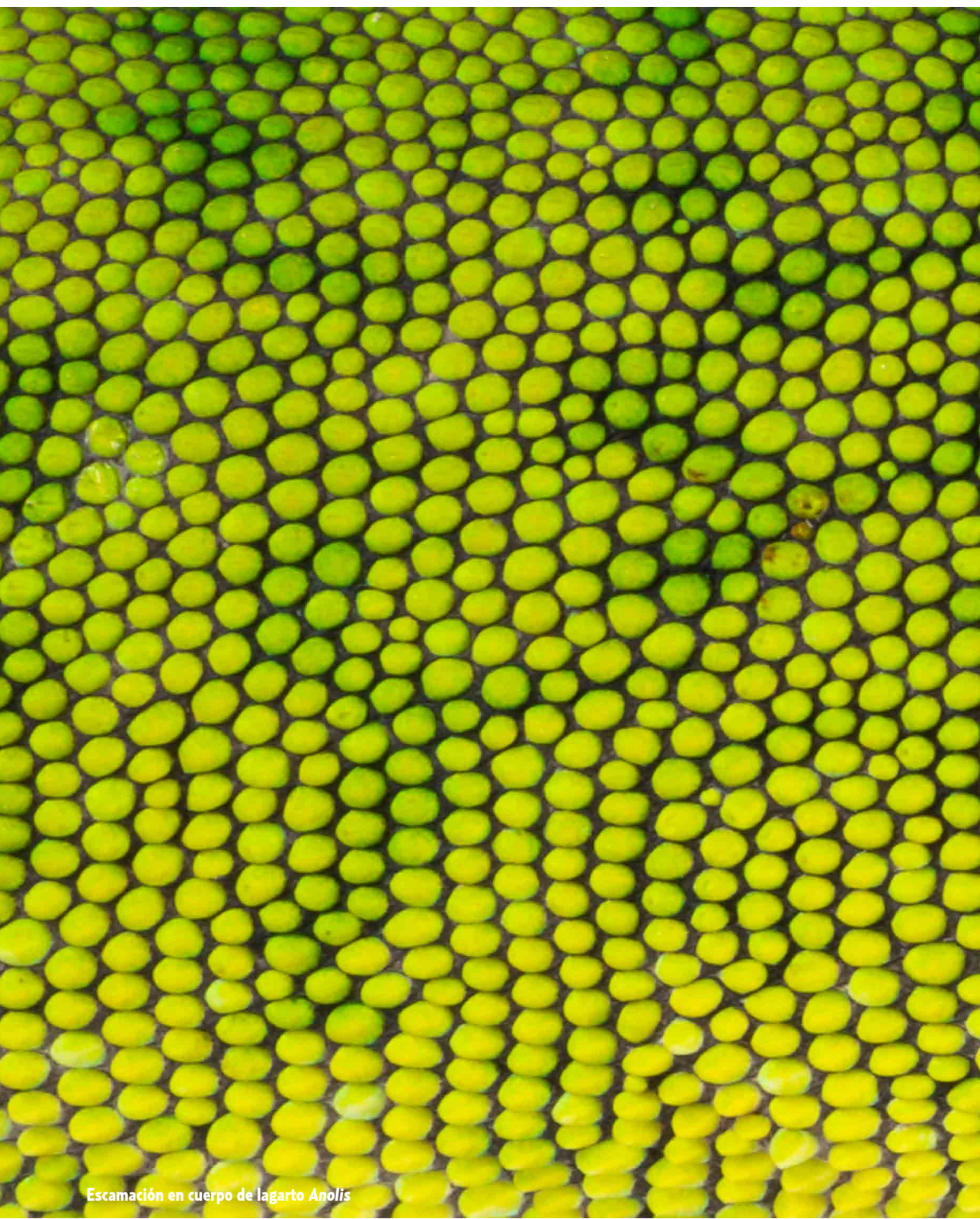
ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTOS MECANISMOS	FUENTE
Comportamentales	Escogencia de refugios húmedos y menos variables	↓ Actividad metabólica, ↓ en el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Corythomantis</i> , <i>Litoria</i> , <i>Rhinella</i> , ensambles de anuros de la región del Caribe en Colombia	Navas 1995; Withers 1995 de Andrade & Abe 1997; Prates & Navas 2009; Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Tingley & Shine 2011
	Hábitos y comportamientos frágóticos		<i>Aparasphenodon</i> , <i>Corythomantis</i>	de Andrade & Abe 1997; Navas et al. 2002
	Movimiento entre coberturas boscosas		<i>Rhinella</i>	Tingley & Shine 2011
	Posturas de conservación de agua		<i>Aparasphenodon</i> , <i>Corythomantis</i> , <i>Hyperolius marmoratus</i> , <i>Litoria</i>	Withers 1995; de Andrade & Abe 1997; Schmuck & Linsenmair 1997
	Letargo, inactividad o torpor		<i>Corythomantis</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , <i>Anaxyrus</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Chiromantis</i>	Shoemaker & McClanahan 1975; Shoemaker & Nagy 1977; Stinner & Shoemaker 1987; McClanahan et al. 1994; de Andrade & Abe 1997; Schmuck & Linsenmair 1997; Navas et al. 2004
	Enterramiento		<i>Bufo</i> , <i>Spea</i> , <i>Scaphiopus</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993; Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014
	Wiping		<i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , <i>Litoria</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
	Preferencias térmicas relacionadas con la tolerancia a la deshidratación			Angilletta et al. 2002; Tracy & Christian 2005
	Estacionalidad (actividad y reproducción en temporadas de lluvias)		<i>Rhinella</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Navas et al. 2004
	Patrones de actividad (nocturna)			Shoemaker & Nagy 1977; Zug & Zug 1979; Duellman & Trueb 1986; Navas 1995; Navas et al. 2004
Escogencia de los horarios de exposición al sol			Valdivieso & Tamsitt 1974; Huey 1982	
Alternar entre heliotermia y tigmotermia			Brattström 1979; Sinchs 1989; Navas 2006	
Agregación de individuos			Johnson 1969	
Alternar la superficie de contacto del cuerpo con el sustrato		↑ En las tasas de reabsorción de agua	<i>Chiromantis</i> , <i>Scaphiopus</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993

ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTOS MECANISMOS	FUENTE
	Estrategias de modos reproductivos con larvas acuáticas para la independencia de cuerpos de agua efímeros (nidos de espuma)	↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación en larvas	Leptodactylidae	Heyer 1969; Méndez-Narváez et al. 2015
Fisiológicas	Acumulación de aminoácidos en tejidos	↓ Actividad metabólica, ↓ en la pérdida de agua pulmonar, ↓ en la pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Hyperolius</i>	Schmuck & Linsenmair 1997
	↑ En la ormolalidad de fluidos corporales		<i>Bufo</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Scaphiopus</i>	Schmuck & Linsenmair 1997; Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014
	Uricotelismo		<i>Chiromantis</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i>	Shoemaker et al. 1972; Shoemaker & McClanahan 1975; Stinner & Shoemaker 1987
	Anuria		<i>Hyperolius</i>	Schmuck & Linsenmair 1997
	↓ Consumo de oxígeno		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ Tasas metabólicas		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ Intercambio gaseoso por la piel		<i>Corythommtis</i> , <i>Phyllomedusa</i>	Stinner & Shoemaker 1987; de Andrade & Abe 1997
	↑ Intercambio gaseoso a través de pulmones		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ En la sensibilidad de la respuesta metabólica a los incrementos en la temperatura		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ De la permeabilidad de la piel a través de control hormonal		<i>Hyla</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
	Modificaciones a nivel de vejiga ↑ de la reabsorción y el almacenamiento de agua		<i>Bufo</i> , <i>Hyperolius</i>	Rubial 1962, McClanahan 1967; Withers et. al. 1982; Duellman & Trueb 1986; Kardong 1995
	↓ En la sensibilidad del desempeño locomotor a la deshidratación	↑ En la tolerancia a la deshidratación		Titon & Gomes 2015
	↑ En la reabsorción de agua por la piel a través de control hormonal	↑ En la efectividad en las tasas de reabsorción de agua y su almacenamiento	<i>Bufo</i> , <i>Hyla</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
Morfológicas	↑ Reflectancia y ↑ coloración clara	↓ Sobrecalentamiento, reflejo de la radiación y ↓ en la permeabilidad y pérdida de agua	<i>Litoria</i> , <i>Hyperolius</i>	Toledo & Jared 1993 ; Withers 1995

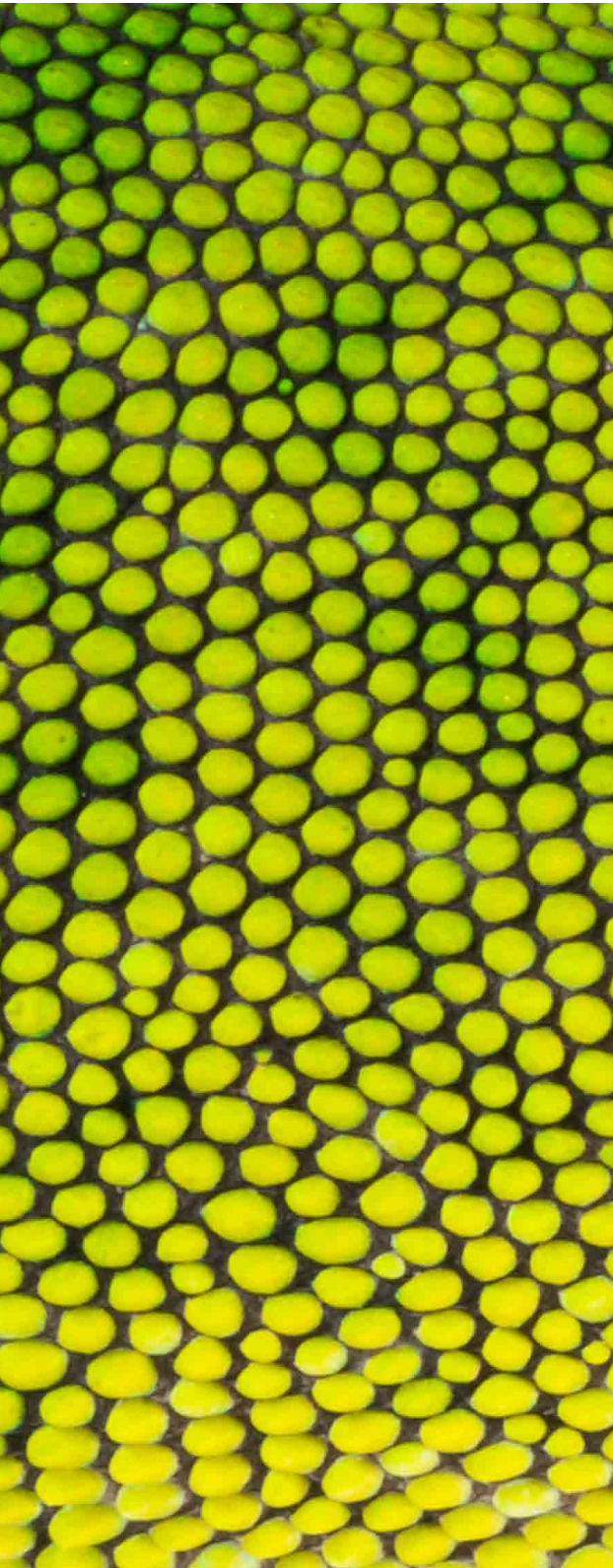
ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTAS ESTRATEGIAS	FUENTE
	<p>Especialización en la piel de la pelvis y muslo para reabsorción de agua (pieles más delgadas, granulosa, muy vascularizadas y presencia de acuaporinas especializadas de la región pélvica)</p> <p>Especialización de la piel dorsal para reabsorción de agua</p>	<p>↑ En la rapidez y efectividad en la reabsorción de agua</p>	<p><i>Agalychnis, Anaxyrus, Bufo, Ceratophrys, Chiromantis, Hyla, Hyperolius, Incilius, Rhinella, Phyllomedusa, Pithecopus</i>, Ensamblajes de anuros de la región del Cerrado en Brasil</p> <p><i>Scaphiopus</i></p>	<p>Shoemaker & McClanahan 1975; Shoemaker & Nagy 1977; Stinner & Shoemaker 1987; Toledo & Jared 1993; Suzuki et al. 2007; Prates & Navas 2009; Titon et al. 2010; Titon & Gomes 2015</p>
	<p>↑ En tamaño corporal</p> <p>↑ En la resistencia cutánea</p> <p>↑ En glándulas mucosas y secreciones dérmicas</p> <p>Distribución espacial de moléculas lipídicas tegumentarias</p> <p>Capa calcificada</p> <p>Formación de capullos</p>	<p>Mantenimiento de la humedad de la piel, ↓ en la permeabilidad y pérdida de agua por evapotranspiración áreas específicas del cuerpo</p>	<p><i>Acris</i>, Ensamblajes de anuros de la región del Cerrado en Brasil</p> <p><i>Buergeria, Fejervarya, Hyperolius, Kurixalus, Litoria, Phyllomedusa, Phyllomedusa, Pithecopus, Polypedates, Rhacophorus</i></p> <p><i>Phyllomedusa, Pithecopus</i></p> <p><i>Agalychnis, Chiromantis, Hyperolius, Ranoidea, Pithecopus</i></p> <p><i>Rhinella, Corythomantis</i></p> <p><i>Ceratophrys, Lepidobatrachus, Limnodynastes, Neobatrachus, Pyxicephalus, Ranoidea, Similisca</i></p>	<p>Nevo 1973; Navas 1996; Olalla-Tárraga et al. 2009</p> <p>Shoemaker & McClanahan 1975; Stinner & Shoemaker 1987; Withers et. al. 1982; Withers 1995; Wygoda et al. 2011; Liu & Hou 2012</p> <p>Toledo & Jared 1993; Lillywhite 1997</p> <p>Toledo & Jared 1993</p> <p>Toledo & Jared 1993; Navas et al. 2004</p> <p>Toledo & Jared 1993</p>
REPTILES				
Comportamentales	<p>Uso de microhábitas sombreados</p> <p>Alternar entre zonas sombreadas y soleadas</p> <p>Cambios en postura respecto al sol</p> <p>Uso de madrigueras</p> <p>Actividad nocturna o crepuscular</p> <p>Alternar la superficie de contacto del cuerpo con el sustrato</p> <p>↑ Superficie del cuerpo en contacto con la humedad</p>	<p>↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración</p>	<p><i>Crotaphytus, Phrynosoma, Thamnophis</i></p> <p><i>Crotalus</i></p> <p><i>Crotalus</i></p> <p><i>Cnemidophorus, Lampropeltis, Meroles, Tropicurus</i></p>	<p>Pianka & Parker 1975; Ruben 1976; Nicholas 1978</p> <p>Heath 1965; Hammel al. 1967; Spellerberg 1972</p> <p>Kiefer et al. 2007</p> <p>Secor 1995</p> <p>Moore 1978</p> <p>Louw & Holm 1972; Shall 1977; Gandolfi & Rocha 1998; Henderson et al. 1980</p>

ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTAS ESTRATEGIAS	FUENTE
Fisiológicas	Hipernatremia	↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Ctenophorus</i> , <i>Tiliqua</i> , <i>Uromastix</i>	Bentley 1959; Bradshaw 1970; Bentley 1971; Grenot 1976
	↓ En las tasas de pérdida de agua pulmonar y cutánea		<i>Anolis</i>	Kobayashi et al. 1983
	↑ Su tasa metabólica		<i>Salvator</i>	Tattersall et al. 2016
	Alteraciones cardiovasculares y ↓ de la conductancia térmica con el ambiente		<i>Salvator</i>	Bartholomew & Tucker 1963; Morgareidge & White 1969; Tattersall et al. 2016
	↑ Reflectancia y ↑ coloración clara			Cowles & Boger 1944; Bogert 1959
	Uricotelismo			Dantzier 1995
Morfológicas	Modificaciones en las escamas y sus uniones para el transporte de agua a través de la piel hasta la boca	Obtención de agua	<i>Moloch</i>	Sherbrooke et al. 2007
	Movimientos de la mandíbula y lengua que permiten el consumo oral de agua adquirida a través de la piel		<i>Phrynosoma</i>	Sherbrooke et al. 2007
	Consumo de agua		<i>Meroles</i> , <i>Amphibolurus</i>	Henschel & Seely 2008
	Consumo de presas húmedas		<i>Meroles</i> , <i>Bitis</i>	Henschel & Seely 2008
	Obtención de agua a través de la niebla		<i>Bitis</i>	Henschel & Seely 2008

Cabe relatar que los estudios de adaptaciones ecofisiológicas en anfibios y reptiles del bs-T en el norte de Colombia cobran mayor relevancia en el contexto de cambio climático debido a que las especies en zonas tropicales son potencialmente más sensibles a estos cambios que las especies en zonas templadas (Huey et al. 2012). En el caso particular de la región Caribe de Colombia, se predicen incrementos en la temperatura y disminución en los niveles de precipitación (Pabón-Caicedo 2012). Es así como el conocimiento de las respuestas fisiológicas de las especies a condiciones de estrés nos permitirá predecir su vulnerabilidad ante las nuevas condiciones climáticas, así como su eventual capacidad de adaptarse a dichos cambios. Adicionalmente, es igualmente importante realizar investigaciones que permitan estudiar la respuesta ecofisiológica de los anfibios y reptiles ante cambios en las condiciones microclimáticas que se dan debido a la alta tasa de fragmentación y pérdida de hábitat natural en el bs-T (Urbina-Cardona et al. 2014). En conjunto, esta información nos ayudará a proponer planes de manejo enfocados en los requerimientos de los ensamblajes locales, que contribuyan a mitigar los efectos conjuntos del cambio climático y cambios en el uso del suelo.



Escamación en cuerpo de lagarto *Anolis*



REFERENCIAS

- Alfaro-Hatum, B. (2013): Influencia del potencial hídrico del suelo sobre el balance del agua y comportamiento de estivación en dos anfibios terrestres, *Pleurodema brachyops* (Cope, 1869) y *Engystomops pustulosus pustulosus* (Cope, 1864) (Anura: Leptodactylidae). Tesis de Pregrado en Biología. Universidad del Magdalena, Colombia.
- Angilletta, M.J.Jr. (2009): *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta, M.J.Jr, Niewiarowski, P.H., Navas, C.A. (2002): The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249–268.
- Bartholomew, G.A. (1982): Physiological control of body temperature. Págs. 167-211. En: *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Gans, C., Pough, F.H. (Eds). Academic Press, London.
- Bartholomew, G.A., Tucker, V.A. (1963): Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. *Physiological Zoology* 36: 199–218.
- Beck, D.D. (1995): Ecology and energetics of three sympatric rattlesnake species in the Sonoran Desert. *Journal of Herpetology* 29: 211–223.
- Beck, D.D., Lowe, C.H. (1994): Resting metabolism of helodermatid lizards: allometric and ecological relationships. *Journal of Comparative Physiology B* 164: 124–129.
- Bentley, P.J. (1959): Studies on the water and electrolyte metabolism of the lizard *Trachysaurus rugosus* (Gray). *The Journal of Physiology* 145: 37–47.

- Bentley, P.J. (1971): Endocrines and Osmoregulation. Springer-Verlag, Berlin.
- Bernal, M.H., Lynch, J.D. (2013): Thermal tolerance in anuran embryos with different reproductive modes: relationship to altitude. *The Scientific World Journal* 2013: 1–7.
- Berven, K.A. (1982): The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36: 962–983.
- Bidwell, R.G.S. (1979): Plant Physiology. 2th edition. MacMillan Press, New York
- Blanco-Torres, A., Bonilla-Gómez, M.A. (2010): Partición de microhábitats entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con bosque seco tropical de la región Caribe-Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15: 47–60.
- Bogert, C.M. (1959): How reptiles regulate their body temperature. *The Scientific American* 200: 105–120.
- Bradshaw, S.D. (1970): Seasonal changes in the water and electrolyte metabolism of *Amphibolurus* lizard in the field. *Comparative Biochemistry and Physiology* 36: 689–717.
- Bradshaw, S.D. (1986): Ecophysiology of Desert Reptiles. Academic Press Australia, London.
- Bradshaw, S.D. (1988): Desert reptiles: a case of adaptation or pre-adaptation? *Journal of Arid Environments* 14: 155–174.
- Brashears, J., DeNardo, D.F. (2015): Facultative thermogenesis during brooding is not the norm among pythons. *Journal of Comparative Physiology A* 201: 817–825.
- Brattstrom, B.H. (1979): Amphibian temperature regulation studies in the field and in the laboratory. *The American Zoologist* 19: 345–356.
- Brown, G.W., Brown, W.R., Cohen, P.P. (1959): Comparative biochemistry of urea synthesis II. Levels of urea cycle enzymes in metamorphosing *Rana catesbeiana* tadpoles. *Journal of Biological Chemistry* 234: 1775–1780.
- Buchholz, D.R., Hayes, T.B. (2002): Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae). *Copeia* 2002: 180–189.
- Camp, C.D., Wooten, J.A., Jensen, J.B., Bartek, D.F. (2014): Role of temperature in determining relative abundance in cave twilight zones by two species of lungless salamander (family Plethodontidae). *Canadian Journal of Zoology* 92: 119–127.
- Carvalho, J.E., Navas, C.A., Pereira, I.C. (2010): Energy and water in aestivating amphibians. Págs. 171–181. En: Navas, C., Carvalho, J. (Eds). *Aestivation: Molecular and Physiological Aspects*. Springer, Berlin.
- Chong, R.A., Mueller, R.L. (2012): Low metabolic rates in salamanders are correlated with weak selective constraints on mitochondrial genes. *Evolution* 67: 894–899.
- Cohen, M.P., Alford, R.A. (1996): Factors affecting diurnal shelter use by the cane toad, *Bufo marinus*. *Herpetologica* 52: 172–181.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M. (1944): A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 264–296.
- Cruz-Piedrahita, C., Navas, C.A., Crawford, A.J. (2018): Life on the edge: a comparative study of ecophysiological adaptations of frogs to tropical semiarid environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 91: 740–756.
- Cruz-Rodríguez, E.X., Galindo-Martínez, C.A. (2017): Aproximación al conocimiento de la biología térmica de la salamandra *Bolitoglossa ramosi* (Caudata, Plethodontidae). Tesis Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia.
- Dantzier, W.H. (1995): Nitrogen excretion in reptiles. Págs. 179–192. En: Walsh, P.J., Wright, P. (Eds). *Nitrogen Metabolism and Excretion*. CRC Press, Boca Raton.
- de Andrade, D.V., Abe, A.S. (1997): Evaporative water loss and oxygen uptake in two cascade-headed tree frogs, *Aparasphenodon brunoii* and *Corythomantis greeningi* (Anura, Hylidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 118: 685–689.
- de Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponsa, M.L., Stanley, E. (2014): Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology* 9 (Special publication): S1–S100.

- DeWitt, C.B. (1971): Postural mechanisms in the behavioral thermoregulation of a desert lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Physiology* 63: 242–245.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (2011): Introduction. Págs. XI – XIII En: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Island Press, Washington.
- Downie, J.R. (1984): How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia* 1984: 778–780.
- Downie, J.R. (1994): Developmental arrest in *Leptodactylus fuscus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae). I: Descriptive analysis. *Herpetological Journal* 4: 29–38.
- Downie, J.R., Smith, J. (2003): Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology* 37: 107–115.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1986): *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Feder, M.E., Burggren, W.W. (1992): *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Frost, D.R. (2018): *Amphibian species of the world: an online reference*. Version 6.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gandolfi, S.M., Rocha, C.F.D. (1998): Orientation of thermoregulating *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) on termite mounds. *Amphibia-Reptilia* 19: 319–323.
- Garland, Jr, T., & Carter, P.A. (1994): Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology* 56: 579–621.
- Gomez-Mestre, I., Buchholz, D.R. (2006): Developmental plasticity mirrors differences among taxa in spadefoot toads linking plasticity and diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 19021–19026.
- Gomez-Mestre, I., Kulkarni, S., Buchholz, D.R. (2013): Mechanisms and consequences of developmental acceleration in tadpoles responding to pond drying. *PLoS ONE* 8: e84266.
- Gomez-Mestre, I., Saccoccio, V.L., Iijima, T., Collins, E.M., Rosenthal, G.G., Warkentin, K.M. (2010): The shape of things to come: linking developmental plasticity to post-metamorphic morphology in anurans. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1364–1373.
- Gomez-Mestre, I., M. Tejedo, E. Ramayo, Estepa, J. (2004): Developmental alterations and osmoregulatory physiology of a larval anuran under osmotic stress. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 267–274.
- Gosner, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- Grenot, C. (1976): *Ecophysiologie du Léopard saharien Uromastix acanthinurus* Bell, 1825 (Agamidae herbivore). *Publications du Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure* 7:1–323.
- Grover, M.C. (2000): Determinants of salamander distribution along moisture gradients. *Copeia* 2000: 156–168.
- Hammel, H.T., Caldwell, F.T., Abrams, R.M. (1967): Regulation of body temperature in the blue-tongued lizard. *Science* 156: 1260–1262.
- Heath, J.E. (1965): Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Publications in Zoology* 64: 97–136.
- Heatwole, H., Newby, A. (1972): Interaction of internal rhythm and loss of body water in influencing activity levels of amphibians. *Herpetologica* 28: 156–162.
- Heatwole, H., De Austin, S.B., Herrero, R. (1968): Heat tolerances of tadpoles of two species of tropical anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 27: 807–815.
- Heatwole, H., Torres, F., De Austin, S.B., Heatwole, A. (1969): Studies on anuran water balance – I. Dynamics of evaporative water loss by the coquí *Eleutherodactylus portoricensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28: 245–269.
- Henschel, J.R., Seely, M.K. (2008): Ecophysiology of atmospheric moisture in the Namib desert. *Atmospheric Research* 87: 362–368.
- Hernderson, R.W., Binder, M.H., Sajdak, R.A., Buday, J.A. (1980): Aggregating behavior and exploi-

- tation of subterranean habitat by gravid eastern milksnakes (*Lampropeltis t. triangulum*). Milwaukee Public Museum 32: 1–9.
- Hertz, P.E. (1974): Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepis*. Journal of Herpetology 8: 323–327.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. Stevenson, R.D. (1993): Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. The American Naturalist 142: 796–818.
- Heyer, W.R. (1969): The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). Evolution 23: 421–428.
- Hissa, D.C., Vasconcelos, I.M., Carvalho, A.F. U., Nogueira, V.L.R., Cascon, P., Antunes, A.S.L., Melo, V.M.M. (2008): Novel surfactant proteins are involved in the structure and stability of foam nests from the frog *Leptodactylus vastus*. Journal of Experimental Biology 211: 2707–2711.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N. (2002): Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Hoffman, J. (2014): Physiological response of *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) populations across an aridity gradient. Alytes 30: 33–41.
- Hoffman, J., Katz, U. (1998): Glyconeogenesis and urea synthesis in the toad *Bufo viridis* during acclimation to water restriction. Physiological Zoology 71: 85–92.
- Huey, R.B. (1974): Winter thermal ecology of the Iguanid lizard *Tropidurus peruvianus*. Copeia 1974: 149–155.
- Huey, R.B. (1982): Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Págs. 25–91. En: Biology of the Reptilia. Gans, C., Pough, F.H. (Eds). Academic Press, London.
- Huey, R.B. (1991): Physiological consequences of habitat selection. The American Naturalist 137: S91–S115.
- Huey, R.B., Slatkin, M. (1976): Costs and benefits of lizard thermoregulation. The Quarterly Review of Biology 51: 363–384.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D. (1979): Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. The American Zoologist 19: 357–366.
- Huey, R.B., Webster, T.P. (1975): Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. Ecology 56: 445–452.
- Huey, R.B., Peterson, C.R., Arnold, S.J., Porter, W.P. (1989): Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. Ecology 70: 931–944.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A., Jess, M., Williams, S.E. (2012): Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. Philosophical Transactions of the Royal Society B 367: 1665–1679.
- Johnson, C.R. (1969): Aggregation as a means of water conservation in juvenile Limnodynastes from Australia. Herpetologica 25: 275–276.
- Jørgensen, C.B. (1997): Urea and amphibian water economy. Comparative Biochemistry and Physiology A 117: 161–170.
- Kardong, K.V. (1995): Vertebrates. Comparative Anatomy, Function, Evolution. Wm.C. Brown Publications, Dubuque.
- Kates, N., Moldoveanu, M., Stewart, L.C. (1993): On the revised structure of the major phospholipid of *Halobacterium salinarium*. Biochimica et Biophysica Acta 1169: 46–53.
- Kiefer, M.C., Van-Sluis, M., Rocha, C.F.D. (2007): Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. Acta Zoologica 88: 81–87.
- Kobayashi, D., Mautz, W.J., Nagy, K.A. (1983): Evaporative water loss: humidity acclimation in *Anolis carolinensis* lizards. Copeia 1983: 701–704.
- Kobelt, F., Linsenmair, K. E. (1995): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. VII. The heat budget of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* and evolution of an optimized body shape. Journal of Comparative Physiology B 165: 110–124.
- Kulkarni, S.S., Gomez-Mestre, I., Moskalik, C.L., Buchholz, D.R. (2011): Evolutionary reduc-

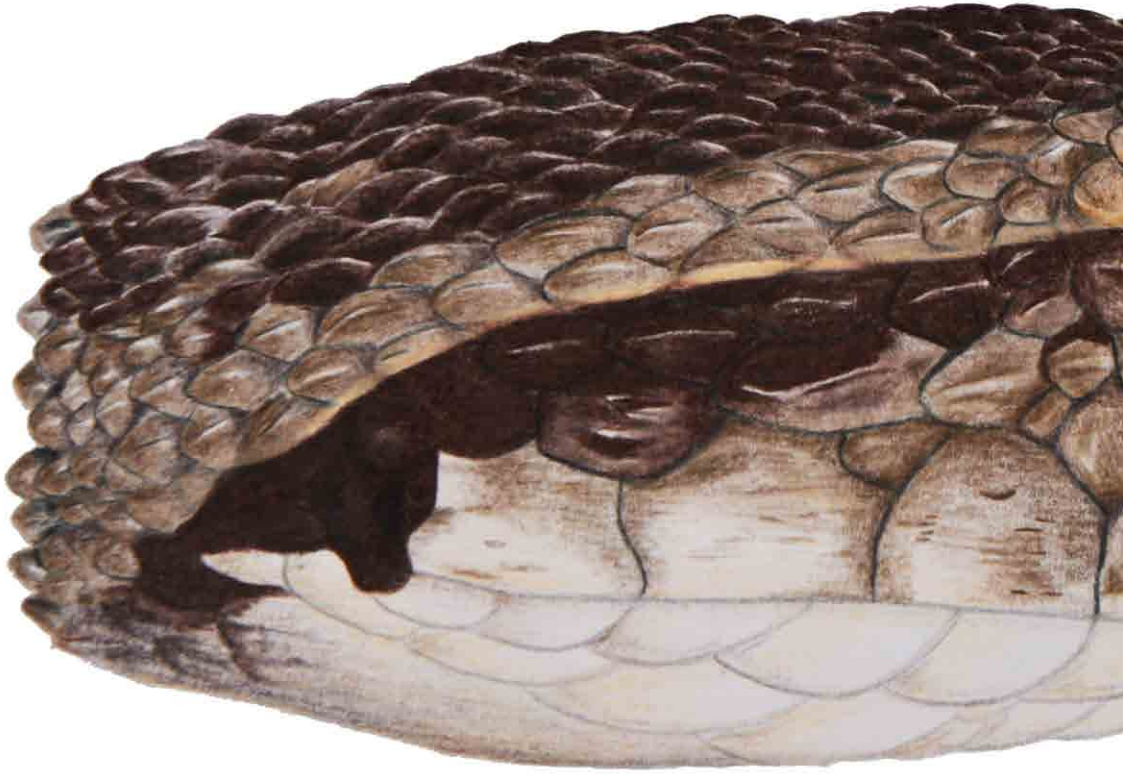
- tion of developmental plasticity in desert spadefoot toads. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2445–2455.
- Lillywhite, H.B. (2006): Water relations of tetrapod integument. *Journal Experimental Biology* 209: 202–226.
- Lillywhite, H.B., Mittal, A.K., Garg, T.K., Agrawal, N. (1997): Integumentary structure and its relationship to wiping behaviour in the common Indian tree frog, *Polypedates maculatus*. *Journal of Zoology* 243: 675–687.
- Liu, J., Hou, P.L. (2012): Cutaneous resistance to evaporative water loss in Taiwanese arboreal rhacophorid frogs. *Zoological Studies* 51: 988–995.
- Louw, G.N., Holm, E. (1972): Physiological, morphological and behavioural adaptations of the ultrapsammophilus, Namib desert lizard *Aporosaura anchietae* (Bocage). *Madoquia* 1: 67–85.
- Lunghi, E., Manenti, R., Canciani, G., Scari, G., Pennati, R., Ficetola, G.F. (2016): Thermal equilibrium and temperature differences among body regions in European plethodontid salamanders. *Journal of Thermal Biology* 60: 79–85.
- McClanahan, Jr. L. (1967): Adaptation of the spadefoot toad, *Scaphiopus couchi*, to desert environments. *Comparative Biochemistry Physiology* 20: 209–216.
- McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1983): Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryd frog. *Physiological Zoology* 56: 430–435.
- McClanahan, L.L., Ruibial, R., Shoemaker, V.H. (1994): Frogs and toads in desert. *The Scientific American* 270: 82–88.
- McNab, B.K. (2002): *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell University Press, Ithaca.
- Méndez-Narváez, J., Warkentin, K.M. (2017): Nitrogen excretion plasticity in early life stages of aquatic- and terrestrial-foam-nesting frogs: a potential mechanism facilitating reproductive colonization of land. *Society for Integrative and Comparative Biology Meeting*, New Orleans, Los Angeles.
- Méndez-Narváez, J., Flechas, S.V., Amézquita, A. (2015): Foam nests provide context-dependent thermal insulation to embryos of three Leptodactylid frogs. *Physiological and Biochemical Zoology* 88: 246–253.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E. (2006): A global overview of the conservation status of tropical dry forest. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Moczek, A.P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H.F., Pfennig, D.W. (2011): The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 2705–2713.
- Moore, R.G. (1978): Seasonal and daily activity patterns and thermoregulation in the southwestern speckled rattlesnake (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) and the Colorado desert sidewinder (*Crotalus cerastes laterorepens*). *Copeia* 1978: 439–442.
- Morgareidge, K.R., White, F.N. (1969): Cutaneous vascular changes during heating and cooling in Galapagos marine iguana. *Nature* 223: 587–591.
- Navas, C.A. (1995): Ecological implications of physiology and behavior in high elevation neotropical anurans. Tesis Doctorado, University of Connecticut, USA.
- Navas, C.A. (2006): Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology* 46: 82–91.
- Navas, C.A., Antoniazzi, M.M., Jared, C. (2004): A preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. *International Congress Series* 1275: 298–305.
- Navas, C.A., Jared, C., Antoniazzi, M.M. (2002): Water economy in the casque-headed treefrog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): role of behaviour, skin, and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257: 525–532.
- Nevo, E. (1973): Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology* 54: 1271–1281.
- Nicholas, I.K. (1978): Eurythermy in the Leopard Lizard *Crotaphytus wislizenii*. M.Sc. Thesis, Southern Oregon State College, USA.

- Olalla-Tárraga, M.Á., Diniz-Filho, J.A.F., Bastos, R.P., Rodríguez, M.Á. (2009): Geographic body size gradients in tropical regions: water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography* 32: 581–590.
- Pabón-Caicedo, J.D. (2012): Cambio climático en Colombia: tendencias en la segunda mitad del siglo XX y escenarios posibles para el siglo XXI. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36: 261–278.
- Pennintong, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (2006): An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forest. Págs. 1–30. En: Pennintong R.T., Lewis G.P., Ratter, J.A. (Eds). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forest*. CRC Press, Boca Raton.
- Pianka, E.R., Parker, W.S. (1975): Ecology of horned lizards: A review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 1975: 141–162.
- Pinder, A.W., Storey, K.B. Ultsch, G.R. (1992): Estivation and hibernation. Págs. 250–274. En: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Plaster, E. J. (1997): *Soil Science and Management*. Editorial Paraninfo. España.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010): Extent and conservation of tropical dry forest in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144–155.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, H.A., Wells, K.D. (1998): *Herpetology*. Págs. 763–764. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Pough, F.H., Gans, C. (1982): The vocabulary of reptilian thermoregulation. Págs. 17–23. En: Gans, C., Pough, F.H. (Eds). *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, London, New York.
- Pough, F.H., Taigen, T.L., Stewart, M.M, Brussard, P.F. (1983): Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology* 64: 244–252.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Well, K.D. (2004): *Herpetology*. 3th edition. Prentice Hall.
- Prates, I., Navas, C.A. (2009): Cutaneous resistance to evaporative water loss in Brazilian Rhinella (Anura: Bufonidae) from contrasting environments. *Copeia* 2009: 618–622.
- Preest, M.R., Pough, F.H. (1989): Interaction of temperature and hydration on locomotion of toads. *Functional Ecology* 3: 693–699.
- Rand, A.S., Humphrey, S.S. (1968): Interspecific competition in the tropical rain forest: ecological distribution among lizards at Belém, Pará. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution* 125: 1–17.
- Randall, D., Burggren, W., French, K. (1998): *Fisiología Animal. Mecanismos y Adaptaciones*. Editorial McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- Richter-Boix, A., Tejedo, M., Rezende, E.L. (2011): Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation: a comparative analysis. *Ecology and Evolution* 1: 15–25.
- Rodríguez, G.M., Banda, K., Reyes, S.P., González, A.C.E. (2012): Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana* 13: 7–39.
- Rojas-Murcia, L.E., Carvajal Cogollo, J.E., Cabrejo Bello J.A. (2016): Reptiles del bosque seco estacional en el caribe colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta Biológica Colombiana* 21: 365–377.
- Ruibal, R. (1961): Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15: 98–111.
- Ruibal, R. (1962): The adaptative value of bladder water in the toad, *Bufo cognatus*. *Physiological Zoology* 35: 218–223.
- Ruibal, R., Hillman, S.S. (1981): Cocoon structure and function in the burrowing hylid frog, *Pteronohyla fodiens*. *Journal of Herpetology* 15: 403–408.
- Sanabria, E.A., Quiroga, L.B., Acosta, J.C. (2003): Relación entre la temperatura corporal de adultos de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae) y variables ambientales en un humedal de San Juan, Argentina. *Multequina* 12: 49–53.
- Schall, J.J. (1977): Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae).

- Herpetologica 33: 261–272
- Schmid, W.D. (1965): Some aspects of the water economies of nine species of amphibians. *Ecology* 46: 261–269.
- Secor, S.M. (1995): Ecological aspects of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Herpetological Monographs* 9: 169–186.
- Seebacher, F., Alford, R.A. (2002): Shelter Microhabitats Determine Body Temperature and Dehydration Rates of a Terrestrial Amphibian (*Bufo marinus*). *Journal of Herpetology* 36: 69–75.
- Seebacher, F., Franklin, C.E. (2001): Control of heart rate during thermoregulation in the heliothermic lizard *Pogona barbata*: Importance of cholinergic and adrenergic mechanisms. *Journal Experimental Biology* 204: 4361–4366.
- Seebacher, F., Franklin, C.E. (2007): Redistribution of blood within the body is important for thermoregulation in an ectothermic vertebrate (*Crocodylus porosus*). *Journal of Comparative Physiology B* 177: 841–848.
- Shine, R., Brown, G.P. (2008): Adapting to the unpredictable: reproductive biology of vertebrates in the Australian wet–dry tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 363: 363–373.
- Sherbrooke, W.C., Scardino, A.J., de Nys, R., Schwarzkopf, L. (2007): Functional morphology of scale hinges used to transport water: convergent drinking adaptations in desert lizards (*Moloch horridus* and *Phrynosoma cornutum*). *Zoomorphology* 126: 89–102.
- Shoemaker, V.H., McClanahan L.L. (1973): Nitrogen excretion in the larvae of a land-nesting frog (*Leptodactylus bufonius*). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 44: 1149–1156.
- Shoemaker, V.H., McClanahan, L.L. (1975): Evaporative water loss, nitrogen excretion and osmoregulation in phyllomedusine frogs. *Journal of Comparative Physiology B* 100: 331–345.
- Shoemaker, V.H., Nagy, K.A. (1977): Osmoregulation in amphibians and reptiles. *Annual Review of Physiology* 39: 449–471.
- Shoemaker, V.H., Balding, D., Ruibal, R., McClanahan, L.L. (1972): Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018–1020.
- Shoemaker, V.H., Hillman, S.S., Hillyard, S.D., Jackson, D.C., McClanahan, L.L., Withers, P.C., Wygoda, M.L. (1992): Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. Págs. 125–150. En: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sidell, B.D. (1988): Diffusion and ultrastructural adaptive responses in ectotherms. Págs. 72–92. En: Jones, P.D. (Ed). *Microcompartmentation*. CRC Press, Boca Raton.
- Simon, M. N., Ribeiro, P.L., Navas, C.A. (2015): Upper thermal tolerance plasticity in tropical amphibian species from contrasting habitats: implications for warming impact prediction. *Journal of Thermal Biology* 48: 36–44.
- Sinsch, U. (1989): Behavioural thermoregulation of the Andean Toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia* 80: 32–38.
- Sparling, D.W., Linder, G., Bishop, C.A., Krest, S. (2010): *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*. CRC Press, Boca Raton.
- Spellerberg, I.F. (1972): Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia. I. The environment and lizard critical temperatures. *Oecologia* 9: 371–383.
- Spotila, J.R. (1972): Role of temperature and water in the ecology of lungless salamanders. *Ecological Monographs* 42: 95–125.
- Starnes, S.M., Kennedy, C.A., Petranks, J.W. (2000): Sensitivity of embryos of Southern Appalachian amphibians to ambient solar UV-B radiation. *Conservation Biology* 14: 277–282.
- Suzuki, M., Hasegawa, T., Ogushi, Y., Tanaka, S. (2007): Amphibian aquaporins and adaptation to terrestrial environments: a review. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 148: 72–81.
- Tattersall, G.J., Eterovick, P.C., de Andrade, D.V. (2006): Tribute to R.G. Boutilier: Skin colour and body temperature changes in basking *Bokermannohyla alvarengai* (Bokermann 1956). *Journal Experimental Biology* 209: 1185–1196.

- Tattersall, G.J., Milsom, W.K., Abe, A.S., Brito, S.P., Andrade, D.V. (2004): The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology* 207: 579–585.
- Tattersall, G.J., Leite, C.A., Sanders, C.E., Cadena, V., Andrade, D.V., Abe, A.S., Milsom, W.K. (2016): Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Science Advances* 2: e1500951.
- Thorson, T.B. (1955): The relationship of water economy to terrestriality in amphibians. *Ecology* 36: 100–116.
- Thorson, T.B., Svihla, A. (1943): Correlation of the habitats of amphibians with their ability to survive the loss of body water. *Ecology* 24: 374–381.
- Tingley, R., Shine, R. (2011): Desiccation risk drives the spatial ecology of an invasive anuran (*Rhinella marina*) in the Australian semi-desert. *PLoS ONE* 6: e25979.
- Titon, B.Jr., Gomes, F.R. (2012): Balanço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios. *Revista da Biologia* 8: 49–57.
- Titon, B.Jr., Gomes, F.R. (2015): Relation between water balance and climatic variables associated with the geographical distribution of anurans. *PLoS ONE* 10: e0140761.
- Titon, B.Jr., Navas, C.A., Jim, J., Gomes, F.R. (2010): Water balance and locomotor performance in three species of neotropical toads that differ in geographical distribution. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 156: 129–135.
- Toledo, R.C., Jared, C. (1993): Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 105: 593–608.
- Toledo, L.F., Abe, A.S., Andrade, D.V. (2003): Temperature and meal size effects on the postprandial metabolism and energetics in a boid snake. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 240–246.
- Touchon, J.C., Warkentin, K.M. (2011): Thermally contingent plasticity: temperature alters expression of predator-induced colour and morphology in a Neotropical treefrog tadpole. *Journal of Animal Ecology* 80: 79–88.
- Tracy, C.R. (1976): A model of the dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. *Ecological Monographs* 46: 293–326.
- Tracy, C.R., Christian, K.A. (2005): Preferred temperature correlates with evaporative water loss in hylid frogs from northern Australia. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 839–846.
- Tracy, C.R., Christian, K.A., Tracy, R.C. (2010): Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology* 91: 1477–1484.
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco, A. (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 163–189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia II. Biodiversidad Asociada al Bosque Seco*. Instituto de Investigación Biológica Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Valdivieso, D., Tamsitt, J.R. (1974): Thermal relationships of the neotropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). *Life Sciences Occasional Papers Royal Ontario Museum* 26: 1–10.
- Vinegar, A., Hutchison, H., Dowling, H.G. (1970): Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus *Python* (Reptilia: Boidae). *Zoologica* 55: 19–48.
- Warkentin, K.M. (2011): Environmentally cued hatching across taxa: embryos respond to risk and opportunity. *Integrative and Comparative Biology* 51: 14–25.
- Wells, K.D. (2007): *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- West-Eberhard, M.J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- West-Eberhard, M.J. (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 6543–6549.
- Wilbur, H.M., Collins, J.P. (1973): Ecological aspects of amphibian metamorphosis: nonnormal distributions of competitive ability reflect selection for facultative metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.

- Willmer, P., Stone, G., Johnston, I. (2005): Environmental Physiology of Animals. Blackwell Publishing, Malden.
- Withers, P.C. (1995): Evaporative water loss and colour change in the Australian desert tree frog *Litoria rubella* (Amphibia: Hylidae). Records of the Western Australian Museum 17: 277–281.
- Withers, P.C. (1998): Evaporative water loss and the role of cocoon formation in Australian frogs. Australian Journal of Zoology 46: 405–418.
- Withers, P.C., Drewes, S.S., Sokol, O.M. (1982): Water loss and nitrogen excretion in sharp-nosed reed frogs (*Hyperolius nasutus*: Hyperoliidae). Journal Experimental Biology 97: 335–343.
- Withers, P.C., Hillman, S.S., Drewes, R.C. (1984): Evaporative water loss and skin lipids of anuran amphibians. Journal of Experimental Zoology 232: 11–17.
- Wright, P.A. (1995): Nitrogen excretion: three end products, many physiological roles. Journal of Experimental Biology 198: 273–281.
- Wygoda, M.L. (1984): Low cutaneous evaporative water loss in arboreal frogs. Physiological Zoology 57: 329–337.
- Wygoda, M.L., Dabruzzi, T.F., Bennett, W.A. (2011): Cutaneous resistance to evaporative water loss in the crab-eating frog (*Fejervarya cancrivora*). Journal of Herpetology 45: 417–420.
- Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowler, R.D., Somero, G.N. (1982): Living with water stress: evolution of osmolyte systems. Science 217: 1214–1222.
- Young, J.E., Christian, K.A., Donnellan, S., Tracy, C.R., Parry D. (2005): Comparative analysis of cutaneous evaporative water loss in frogs demonstrates correlation with ecological habits. Physiological and Biochemical Zoology 78: 847–856.
- Zug, G.R., Zug, P.B. (1979): The Marine Toad, *Bufo marinus*. A Natural History Resume of Native Populations. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Zug, G.R., Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2001): Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego.



Bothrops asper



CAPÍTULO V
ECOLOGÍA TRÓFICA



Coluber mentovarius depredando ave *Crotophaga* sp



Wilmar Bolívar-García

Departamento de Biología, Universidad del Valle.
Grupo de Investigación en Ecología Animal.
Email: bolivarwilmar@gmail.com

Andrés Gómez-Figueroa

Departamento de Biología, Universidad del Valle.
Grupo de Investigación en Ecología Animal.
Email: andres.gomezf88@gmail.com

Argelina Blanco-Torres

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt.
Programa Ciencias de la Biodiversidad.
Email: argelinab@gmail.com

Grupo de Investigación en Biología
de Organismos Tropicales.
Universidad Nacional de Colombia.

Alan Giraldo

Departamento de Biología, Universidad del Valle.
Grupo de Investigación en Ecología Animal.
Email: alan.giraldo@correounivalle.edu.co



Boana pugnax



RESUMEN

La obtención de alimento es un factor primordial para el desarrollo de los diferentes grupos biológicos. Este proceso se relaciona con la dinámica reproductiva y de crecimiento de los organismos e incluso puede llegar a modular su historia natural. La información referente a este tema en el país, está asociada principalmente a estudios en donde se describe la composición de la dieta de especies o de ensamblajes de anfibios y reptiles en localidades específicas. El presente capítulo es una aproximación al estado del conocimiento de la ecología trófica de anfibios y reptiles que utilizan los hábitats que ofrece el bosque seco tropical (bs-T) en Colombia. La información se analizó considerando el tipo de tácticas de forrajeo y variaciones morfológicas y ontogénicas de la herpetofauna, y se plantearon las implicaciones en las interacciones alimentarias, debido a la competencia inter e intraespecífica por el recurso, las posibles restricciones a la dieta por efecto de la pérdida de hábitat, el rol de los anfibios y reptiles como presas y su interacción en las redes tróficas.

Palabras clave: Hábitos alimenticios, Morfología, Presa, Predador, Tácticas de forrajeo, Tipos de dieta.



Crotalus durissus



INTRODUCCIÓN

El tipo de dieta de los anfibios y reptiles se considera como factor primordial para determinar las características de sus ensamblajes (Pianka & Huey 1978; Rojas-Murcia et al. 2016). La búsqueda y obtención de recursos alimentarios en anfibios y reptiles está relacionada con características comportamentales y morfológicas de las especies. En el contexto de comportamiento y refiriéndose al tipo de estrategias para la obtención de alimento, es posible identificar patrones que varían desde estrategias de "sentarse y esperar" hasta la "búsqueda activa". Las especies sedentarias consumen presas con una alta tasa de movilidad mientras que, las especies que forrajean de manera activa tienden a consumir presas menos móviles o de distribución agrupada (Kolodiuk et al. 2010; Zamora-Abrego & Ortega-León 2016). Desde una perspectiva morfológica, en los estudios se ha hecho referencia a la especialización o preferencia al tipo y calidad de presas, en función del tamaño corporal y cambios ontogénicos (Vidal & Labra 2008).

En los anfibios la selección de presas está modulada por características como el tamaño de la boca; esta relación ha sido evidenciada de manera anecdótica con la frase "*comen todo lo que les cabe en la boca*" (Toft 1980; Amado 2014). Dado que la forma del cráneo en anfibios se correlaciona con el tamaño corporal y tipo de presas consumidas (Emerson 1985), las diferencias morfológicas entre especies se han interpretado como un resultado de procesos evolutivos que han minimizado interacciones negativas (e.g. competencia interespecífica) entre especies que coexisten. Los anfibios pequeños consumen presas pequeñas como termitas, ácaros y hormigas, mientras que anfibios con tallas corporales mayores incluyen dichos ítems alimenticios y presas más grandes.

Para el caso de los reptiles, las dimensiones de la cabeza, longitud de la mandíbula y la dentición podrían tener relación con la selección del recurso alimentario. En algunas especies se presenta una correlación positiva entre el tamaño corporal del reptil y la longitud de las presas (Vidal & Labra 2008; Astudillo et al. 2015); además, la fuerza de mordida aumenta en función del tamaño corporal. Esta relación hace que en el caso de lagartos grandes requieran menos tiempo para ingerir las presas, y puedan incluir presas más grandes y más duras en su dieta que especies de lagartos más pequeñas (Herrel et al. 2001; Herrel et al. 2006), sin embargo, un factor a considerar en esta relación es la disponibilidad de presas. Algunos autores como Vidal & Labra (2008) proponen que si la oferta de alimento es baja, no se presenta una asociación significativa entre el tamaño de los depredadores y el de presas mientras que, si la oferta ambiental de alimento es alta, los individuos más grandes ingerirán presas de mayor tamaño.

La interacción entre estrategias de forrajeo, morfología y el tipo de presa consumida, son los tres factores principales que modulan las diferencias en la dieta de las especies de anfibios y reptiles, y por lo tanto, las relaciones intra e interespecíficas en una comunidad dada (Vitt & Caldwell 2014; Rojas-Murcia et al. 2016). La abundancia y distribución espacial de los anfibios y reptiles está relacionada con la disponibilidad de presas, cuya abundancia en el bosque seco tropical (bs-T) está modulada por factores ambientales y estructurales propios de este tipo de ecosistema (Rojas-Murcia et al. 2016; Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015). Por ejemplo, los ciclos biológicos de las presas están regulados por la estacionalidad de las lluvias que determina la disponibilidad de agua durante el año; esto a su vez, genera variaciones en la disponibilidad de recursos alimentarios (Zamora-Abrego & Ortega-León 2016). Por otro lado, los hábitats con mayor número

de estratos y cobertura vegetal, favorecen una mayor oferta alimentaria (Rojas-Murcia et al. 2016). Es así como la mayor presencia de árboles, puede generar más sitios para forrajear e indirectamente un mayor aporte de hojarasca en el suelo, que establece mayor número de micro-hábitats para especies terrestres alrededor de dichos árboles (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015).

Las diferencias en los ítems alimenticios entre anfibios y reptiles es posible asociarlas a diversos factores de historia natural, tales como: patrones de actividad y sitios de forrajeo, o a procesos adaptativos que han conllevado a una reducción de competencia entre especies (MacArthur 1972; Vitt & Zani 1998). En el bs-T, los anfibios y reptiles presentan un uso generalista de los diferentes recursos del hábitat (Carvajal-Cogollo et al. 2012), lo que conlleva a una amplia variedad de presas consumidas; sin embargo, la ecología trófica de la mayoría de especies de anfibios y reptiles presentes en los bs-T de Colombia, ha sido poco evaluada (Rojas-Murcia et al. 2016), y la información disponible al respecto se relaciona principalmente con la composición de la dieta en algunas especies de áreas específicas del valle del Magdalena.

En este capítulo se presenta una revisión de los aspectos ecológicos, tipo de dieta y tácticas de forrajeo para anuros, saurios, serpientes y tortugas, grupos en los cuales se han realizado investigaciones de ecología trófica en el ecosistema de bs-T en Colombia. Se enfatiza en el rol de estos reptiles como depredadores, ya que estudios de ellos como presas son muy pocos y nuestro conocimiento al respecto es restringido a observaciones casuales. Igualmente, se identifican vacíos de información y se presentan perspectivas de investigación prioritarias para un mejor entendimiento de la ecología trófica de los anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia.

ANFIBIOS

La dieta de los anfibios en estado adulto está compuesta principalmente por la ingesta de artrópodos (Fig. 1); sin embargo, hay registros de especies que consumen vertebrados (Solé & Rödder 2009). En estos vertebrados se han definido dos tipos de estrategias de forrajeo: captura al acecho y forrajeo activo, las cuales forman par-

te de un continuum y derivan de características del medio donde se encuentran los depredadores (Vitt & Caldwell 2014). Los estudios de dieta de anuros en bs-T para Colombia son escasos; no obstante, existen reportes para varias de las especies presentes (Tabla 1).



Figura 1. Ejemplo de presas encontradas en análisis de contenido estomacal de anuros de bs-T en el norte de Colombia.

Tabla 1. Especies de anfibios con información sobre composición de su dieta en bs-T de Colombia.

FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	FUENTE DE INFORMACIÓN	
Bufonidae	<i>Rhinella horribilis</i>	Flórez & Blanco-Torres 2010; Blanco-Torres et al. 2013	
	<i>Rhinella humboldti</i>	Flórez & Blanco-Torres 2010; Blanco-Torres et al. 2013	
Ceratophryidae	<i>Ceratophrys calcarata</i>	Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016	
Craugastoridae	<i>Craugastor raniformis</i>	Blanco-Torres et al. 2015b	
Dendrobatidae	<i>Dendrobates truncatus</i>	Erazo et al. 2016; Posso-Peláez et al. 2017	
	<i>Colostethus inguinalis</i>	Blanco-Torres et al. 2013	
	<i>Colostethus ruthveni</i>	Blanco-Torres et al. 2014	
Hylidae	<i>Boana pugnax</i>	Muñoz-Guerrero et al. 2007; Flórez & Blanco-Torres 2010; Blanco-Torres et al. 2013	
	<i>Dendropsophus microcephalus</i>	Muñoz-Guerrero et al. 2007	
	<i>Scarthyla vigilans</i>	Muñoz-Guerrero et al. 2007	
	<i>Scinax rostratus</i>	Muñoz-Guerrero et al. 2007; Blanco-Torres et al. 2017a	
	<i>Scinax ruber</i>	Blanco-Torres et al. 2017a	
	Leptodactylidae	<i>Engystomops pustulosus</i>	Blanco-Torres et al. 2013
		<i>Pleurodema brachyops</i>	Blanco-Torres et al. 2013
<i>Leptodactylus insularum</i>		Flórez & Blanco-Torres 2010; Blanco-Torres et al. 2013	
<i>Leptodactylus fragilis</i>		González-Duran et al. 2011; Blanco-Torres et al. 2013	
<i>Leptodactylus fuscus</i>		Flórez & Blanco-Torres 2010; Blanco-Torres et al. 2013	
Microhylidae	<i>Elachistocleis pearsei</i>	Blanco-Torres et al. 2015a	
	<i>Elachistocleis panamensis</i>	Blanco-Torres et al. 2015a	
Phyllomedusidae	<i>Phyllomedusa venusta</i>	Blanco-Torres et al. 2017b	

A pesar de las marcadas variaciones climáticas en el bs-T, algunas especies presentan preferencias o disponibilidad de recursos en el ambiente por un tipo de presa en particular. Por ejemplo, los anuros *Colostethus ruthveni*, *C. inguinalis* y *Dendrobates truncatus* (Dendrobatidae), *Elachistocleis panamensis* y *E. pearsei* (Microhylidae) consumen principalmente hormigas, termitas o ácaros (Blanco-Torres et al., 2013; Blanco-Torres et al. 2014; Blanco-Torres et al. 2015a; Erazo-Londoño et al. 2016). Este tipo de dieta está asociada generalmente al forrajeo activo. Otras especies por el contrario, son generalistas en el consumo de presas; tal es el caso de: *Craugastor raniformis* (Craugastoridae), *Dendropsophus microcephalus*, *Scarthyla vigilans*, *Boana pugnax* y *Scinax rostratus* (Hylidae) (Muñoz-Guerrero et al. 2007; Blanco-Torres et al. 2015b). También, se ha encontrado que algunas especies de

anuros consideradas especialistas, debido al consumo de un tipo de presa en particular, presentan un espectro dietario mucho más diverso de lo asumido previamente; tal es el caso de *Ceratophrys calcarata*, que además de ingerir anuros, incluye artrópodos (Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016).

En cuanto a la dieta de los otros dos órdenes de anfibios en bs-T el norte de Colombia, es decir, salamandras (Caudata) y cecilias (Gymnophiona), el conocimiento así como su distribución es casi nulo (ver Capítulo II). Es necesaria la investigación de cómo estos dos tipos de anfibios, usan los recursos alimentarios disponibles en los bs-T del Caribe colombiano, para así, generar elementos importantes para eventuales planes de manejo y conservación. Adicionalmente, existe escasa información sobre la dieta de renacuajos en bs-T y en algunas ocasiones, se infiere partir de generalizaciones basadas en estudios de otras especies.

Todo lo anterior, permite inferir que el estudio de la dieta de las especies de anfibios en el bs-T del norte de Colombia es un proceso complejo, y que es necesaria la investigación a fondo de la ecología trófica de

larvas y adultos. Igualmente, no se ha cuantificado adecuadamente el efecto de la variación climática, la pérdida de cobertura vegetal nativa y el desarrollo de nuevas coberturas derivadas de actividades antropogénicas sobre las relaciones tróficas a nivel de poblaciones y comunidades de anfibios en este tipo de ecosistema.

Un aspecto a considerar en la ecología trófica de los anfibios en el bs-T del norte de Colombia, es su rol como presas (Fig. 2). A partir de algunas publicaciones y observaciones no sistemáticas en campo, se conoce que estos vertebrados son consumidos ocasionalmente o frecuentemente por anfibios (Tabla 2), mamíferos pequeños y medianos, aves, reptiles, peces y numerosos invertebrados (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016; Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016). Sin embargo, como todo lo referente a la investigación trófica en anfibios en bs-T, se necesita desarrollar más información sobre el papel de estos vertebrados como presas y la dinámica de esta ingesta, tanto en relación con variaciones climáticas como en la pérdida y degradación del bs-T. En este contexto, este tema se convierte en una línea de investigación para desarrollar en el país.



Figura 2. Depredación de *Leptodactylus fuscus* por *Ceratophrys calcarata*.



Lagarto camuflado en hojarasca

Uno de los pocos estudios que abarcan aspectos relacionados a las defensas anti-depredatorias en anfibios presentes en bs-T del norte de Colombia, es el realizado por Erazo-Londoño et al. (2016). Estos autores compararon la composición de alcaloides, la diversidad del recurso alimentario y la dieta entre dos poblaciones de la ranita venenosa *Dendrobates truncatus* bajo diferente nivel de perturbación en su hábitat, y encontraron diferencias en la composición de los alcaloides entre poblaciones en bosque y en áreas intervenidas; sin embargo, dichas diferencias no estuvieron asociadas a variaciones en la oferta de alimento o en la dieta de los individuos de esta especie entre los dos hábitats comparados. Este tipo de estudio es importante, ya que la composición química de las secreciones glandulares de muchos anfibios dependen en gran medida de su dieta (Saporito et al. 2004; Mebs et al. 2010). Además, y como se ha encontrado en numerosos estudios, una relación entre la composición y estructura de los ensamblajes de insectos que componen dicha dieta puede verse alterada por la perturbación antropogénica (Born et al. 2010; Erazo-Londoño et al. 2016).

Tabla 2. Ejemplo de anfibios depredando sobre anfibios presentes en el bs-T de Colombia.

PRESA	DEPREDADOR	FUENTE DE INFORMACIÓN
<i>Rhinella humboldti</i>	<i>Ceratophrys calcarata</i>	Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016
<i>Boana</i> sp.	<i>Leptodeira septentrionalis</i> y <i>Thamnodynastes paraguanae</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
<i>Leptodactylus</i> sp.	<i>Leptodeira septentrionalis</i> <i>Thamnodynastes gambotensis</i> <i>Thamnodynastes paraguanae</i> <i>Lygophis lineatus</i> y <i>Bothrops asper</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
<i>Engystomops pustulosus</i>	<i>Ceratophrys calcarata</i>	Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016
<i>Pleurodema brachyops</i>	<i>Lygophis lineatus</i> y <i>Ceratophrys calcarata</i>	Rojas-Murcia et al. 2016; Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016
<i>Lithobates vaillanti</i>	<i>Ceratophrys calcarata</i>	Pérez-Anaya & Blanco-Cervantes 2016
<i>Caecilia</i> cf. <i>caribea</i>	<i>Bothrops asper</i>	Rojas-Murcia et al. 2016



Clelia clelia



REPTILES

En Colombia, los reptiles están representados por tres clados: *Crocodylia* (cocodrilos y caimanes), *Squamata* (lagartos, serpientes y amphisbaena) y *Testudinata* (tortugas), presentan diferencias en características morfológicas y de comportamiento relacionadas con la obtención de alimento. Como ocurre con los anfibios en el bs-T del país; la mayoría de información disponible, se relaciona principalmente con la composición de la dieta de algunas especies en áreas específicas del valle del Magdalena (Tabla 3). Por tal motivo, a continuación se presentan los aspectos de la ecología trófica de estos clados por separado, iniciando con los saurios (lagartos), serpientes y por último, se abordarán las tortugas como el grupo que presenta la mayor cantidad de información sobre dieta.

Tabla 3. Especies de reptiles con información sobre composición de su dieta en bs-T de Colombia.

ORDEN Y FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	FUENTE DE INFORMACIÓN
Squamata (Saurios)		
Corytophanidae	<i>Basiliscus basiliscus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Dactyloidae	<i>Anolis gaigei</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Anolis auratus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo, 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
Gekkonidae	<i>Hemidactylus frenatus</i>	Díaz et al. 2012
Gymnophthalmidae	<i>Bachia talpa</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Bachia bicolor</i>	Ramos-Pallares et al. 2015
	<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Iguanidae	<i>Iguana iguana</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Phyllodactylidae	<i>Thecadactylus rapicauda</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Phyllodactylus ventralis</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
Sphaerodactylidae	<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Gonatodes albogularis</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Mabuya</i> sp.	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Scincidae	<i>Ameiva praesignis</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
Teiidae	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	Grisales-Martínez & Rendón Valencia 2014; Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Holcosus festinus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Tupinambis teguixin</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Stenocercus erythrogaster</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Tropiduridae		
Squamata (Serpentes)		
Boidae	<i>Corallus ruschenbergerii</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Colubridae	<i>Helicops danieli</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Imantodes cenchoa</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Leptophis ahaetulla</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Lygophis lineatus</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Oxybelis aeneus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Pseudoboia neuwiedii</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
	<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016
	<i>Thamnodynastes paraguanae</i>	Rojas-Murcia et al. 2016
	Viperidae	<i>Bothrops asper</i>
<i>Porthidium lansbergii</i>		Rojas-Murcia et al. 2016
Crocodylia		
Alligatoridae	<i>Caiman crocodilus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
Testudines		
Emydidae	<i>Trachemys venusta callirostris</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015



Basiliscus galeritus

Saurios (lagartos)

En términos generales, los lagartos presentan una mayor amplitud del rango alimenticio (i.e. mayor diversidad de presas) en comparación con los otros grupos de reptiles. Esto posiblemente sea un reflejo de que los lagartos usan hábitats más diversos, lo que implica la oportunidad de acceder y explotar un rango más amplio de recursos (Pough et al. 1998). En los análisis del contenido estomacal realizados en 18 especies presentes en la región Caribe de Colombia, se ha reportado que la dieta de los lagartos está compuesta principalmente por artrópodos de los órdenes Aranea, Coleoptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Díaz et al. 2012; Medina-Rangel & Cárdenas-Árevalo 2015; Ramos-Pallares et al. 2015; Rojas-Murcia et al. 2016).

Por otra parte, la selección del sitio para la obtención de alimento en lagartos depende de factores ambientales y aspectos de su historia natural tales

como rasgos morfológicos (Herrel et al. 2002a), termorregulación óptima (Huey & Slatkin 1976), competencia inter e intraespecífica (Downes & Bauwens 2002) y patrones de distribución de especies (Smith & Ballinger 2001). Además, la combinación de las características del hábitat, como cobertura de hojarasca, altura, diámetro de los árboles, temperatura y humedad, pueden generar microhábitats que favorecen o influyen los requerimientos alimenticios a nivel de individuos o especies. La poca complejidad estructural de ciertos tipos de hábitat (e.g. sabanas arboladas), promueven la presencia de reptiles con forrajeo activo y hábitos terrestres como los presentes en especies de la familia Teiidae, las cuales pueden recorrer grandes distancias entre microhábitats diferentes (Winck et al. 2011). En *Ameiva ameiva* se ha reportado la presencia de presas con movilidad reducida, mientras que en la dieta de *Ameiva prae-signis*, que exhibe forrajeo activo, se ha reportado la capacidad de obtener alimentos tanto en hábitats boscosos como en áreas abiertas (Silva et al. 2003).

Mientras que, las especies género *Tupinambis* (e.g. *T. merianae*) utilizan principalmente áreas con impacto antropogénico, en donde se alimentan de invertebrados, vertebrados pequeños, huevos de aves e incluso hongos (Winck et al. 2011).

Un caso especial es el lagarto *Hemidactylus frenatus*, una especie introducida en el país, que se asocia principalmente a centros urbanos, por lo cual presenta un comportamiento generalista y oportunista en su dieta (Díaz et al. 2012). Es importante resaltar que especies invasoras con hábitos generalistas como, *H. frenatus* son capaces de explotar y utilizar diferentes recursos disponibles en el hábitat, por lo que suelen tener una ventaja competitiva sobre especies nativas, tales como *Gonatodes albogularis*. De hecho, especies del género *Gonatodes* se encuentran casi exclusivamente en troncos de árboles y solo ocasionalmente en otros sustratos (Oda 2008); por lo tanto, contrario a las especies invasoras están adaptados para explotar un rango limitado de los recursos disponibles.

En hábitats con mayor complejidad, por ejemplo mayor estructura vertical, se genera un rango más amplio de microhábitats disponibles a ser utilizados por las especies de reptiles y sus potenciales presas. Por ejemplo, los bosques ribereños del valle del Magdalena favorecen la presencia de especies de la familia Dactyloidae, que al exhibir capacidad arbórea, pueden aprovechar la estructura vertical (sitios de percha) de dichos hábitats y acceder a recursos alimentarios en estratos diferentes al suelo (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015). Las estructuras en especies vegetales arbóreas pueden funcionar como pequeños microhábitats que presentan condiciones particulares que posibilitan el acceso a recursos alimentarios variados (Nemes et al. 2006). En general, la elección de características vegetales específicas depende del efecto sinérgico entre la estructura física del ambiente, la fisonomía de la especie, la disponibilidad de recursos y el grado de protección contra factores como la desecación o depredadores potenciales (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015).

En lagartos, las diferencias en el uso de los hábitats para la obtención de recursos alimenticios están asociadas a la variabilidad morfológica, fisiológica,



Spilotes pullatus

modo de forrajeo y el contexto histórico (filogenia) de las especies (Guzmán 2016). Todo esto ha sido tradicionalmente asociado a mecanismos que reducen la competencia por recursos entre especies que coexisten en un hábitat. Se reconoce que los lagartos que coexisten exhiben diferenciación en su nicho trófico. Por ejemplo, algunas especies de Gymnophthalmidae, como *Bachia bicolor*, presentan reducción de sus extremidades, cabeza estrecha y cuerpo-cola alargados; esta configuración morfológica puede limitar a esta especie a usar microhábitats fosoria-



les o subterráneos (bajo la hojarasca) y favorecer la detección de algunas presas que habitualmente viven en el subsuelo y forman parte del ciclo de la materia orgánica (e.g. termitas, larvas de insectos, coleópteros e isópodos terrestres; Ramos-Pallares et al. 2015). La misma configuración morfológica, posibilita que individuos de *Bachia talpa* en un bs-T al norte de la región Caribe de Colombia, aprovechen el recurso disponible, tanto en hábitats terrestres como subterráneos a la vez que reducen la competencia con otras especies de hábitos similares: *Gymnophthalmus speciosus*, *Tretioscincus bifascia-*

tus, *Lepidoblepharis sanctaemartae* y *Amphisbaena medemi* (Rojas-Murcia et al. 2016).

Otro es el caso de las especies simpátricas como *Anolis auratus* y *A. gaigei*, que se distribuyen en los bs-T de Colombia, estas especies presentan un uso similar del recurso alimentario en este tipo de ecosistema, pero en bosque húmedo tropical presentan división de hábitat: *A. auratus* se restringe a zonas abiertas mientras que *A. gaigei* se restringe a zonas boscosas y bordes de bosque (Carvajal-Cogollo et al.

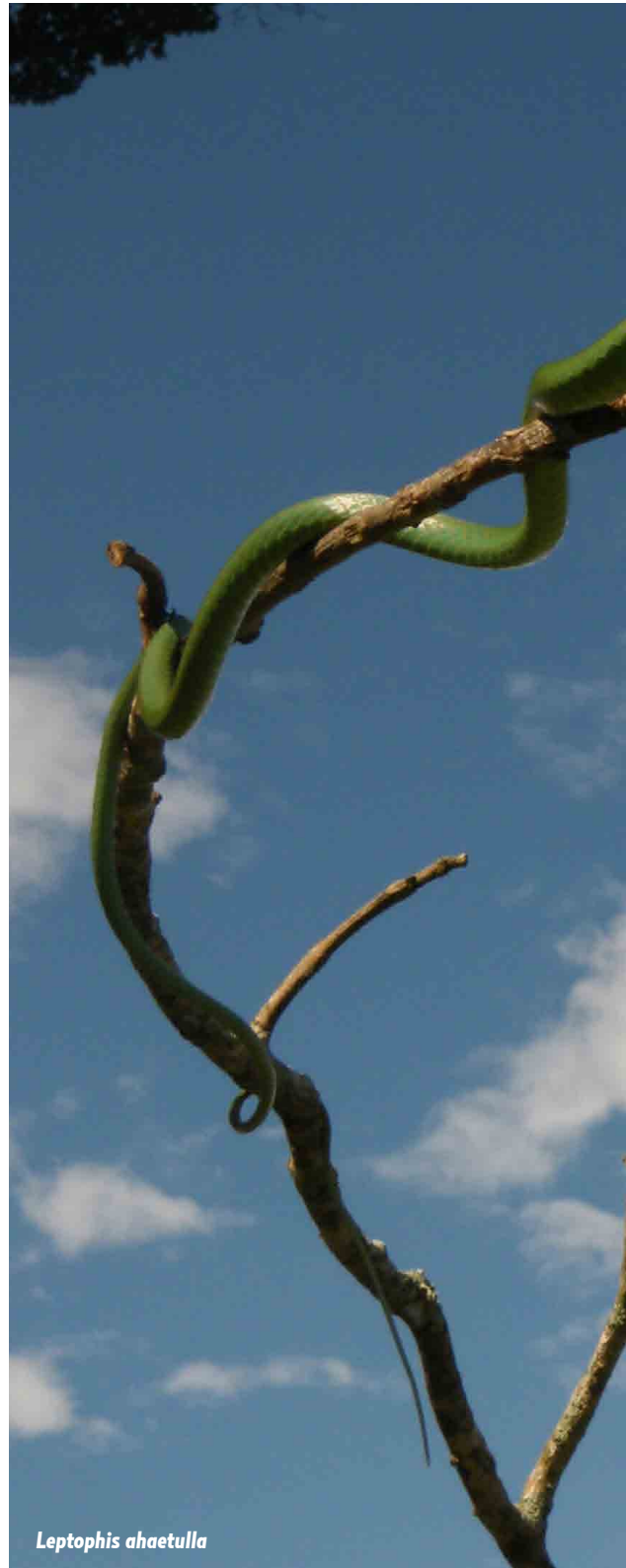
2007). En bosques secos localizados en el norte de la región Caribe del país, donde el hábitat de estas dos especies se solapa, y se ha observado que *A. auratus* presenta mayor abundancia de individuos que *A. gaigei*; esto sugiere un efecto de la competencia interespecífica con respecto al recurso alimentario en las dinámicas poblacionales de estas dos especies; sin embargo, no se tiene evidencia de los mecanismos de interacción (Rojas-Murcia et al. 2016).

Finalmente, considerando el tipo de dieta generalista presente en la mayoría de especies de reptiles y las dificultades en la identificación de los ítems alimenticios (i.e. a nivel de especie en Artrópodos), los análisis pueden sugerir un falso solapamiento de ítems alimenticios. En este contexto, para las investigaciones que evalúen el uso de recurso alimenticio entre especies que coexisten en bs-T sería adecuado establecer categorías de identificación de las presas a una escala más fina que la tradicionalmente utilizada (i.e. Orden; Luiselli 2008).

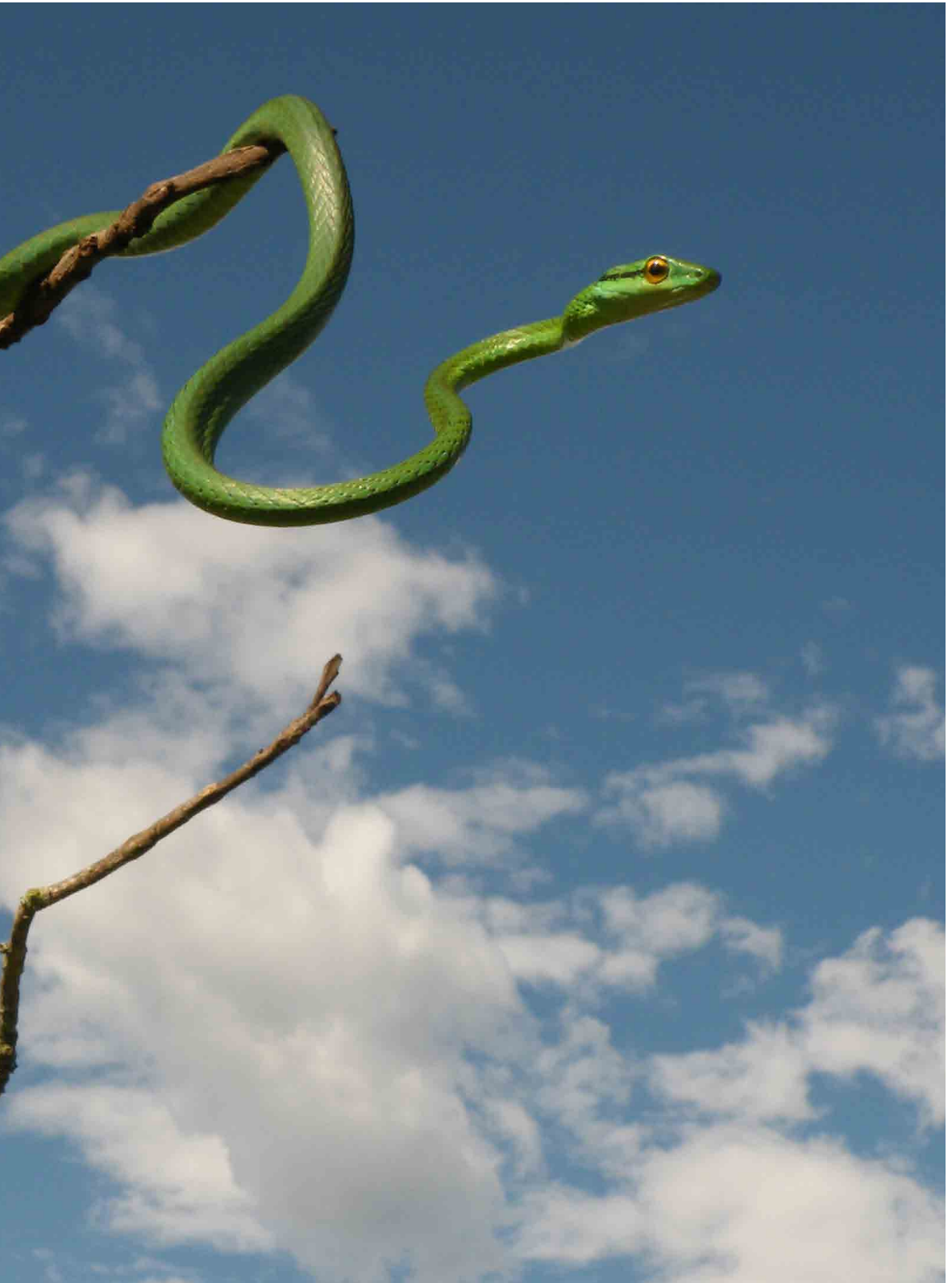
Serpientes

En las serpientes se ha establecido más concretamente que otros grupos de reptiles; la interacción entre la partición del nicho trófico y el funcionamiento de los ensamblajes (Luiselli 2008); sin embargo, para Colombia se tiene poca información relacionada con la ecología trófica de la mayoría de especies. Esto es consecuencia, en parte, de la baja densidad de individuos en muchas poblaciones y la consecuente dificultad para obtener información robusta.

Algunas características de la ecología trófica de serpientes sugieren patrones "únicos" asociados a la simplicidad de su diseño corporal. Las serpientes son exclusivamente carnívoras e ingieren a su presa completa, lo cual está asociado a diversas adapta-



Leptophis ahaetulla



ciones. Por ejemplo, la producción de veneno y la presencia de un sistema para su inyección, fuerza corporal extrema en relación a su tamaño corporal y una alta capacidad de expansión de su cráneo (Greene 2001; Luiselli 2006a). Además, la particularidad de los factores de la ecología trófica de este grupo, está asociada a dos modos principales de forrajeo. *Forrajeo activo*, en el cual la búsqueda de presas por la serpiente sucede en un área extensa, y *caza al acecho*, en la cual los individuos esperan en un sitio dado hasta que una presa esté a su alcance y la atrapan. La primera estrategia es típica en Colubridae y Elapidae (familias con mayor representatividad de especies en el bs-T) mientras que, la segunda estrategia es típica de Viperidae y de especies con cuerpos grandes y fuertes como las pertenecientes a la familia Boidae (Mociño-Deloya 2016).

La dieta de muchas serpientes está regulada por factores intrínsecos a los individuos y especies, especialmente respecto a características morfológicas como el tamaño corporal, proporciones de la cabeza, la dentición y el dimorfismo sexual. Esto conlleva a una variación de la ecología trófica a través de la ontogenia, modulada principalmente por el tamaño y longitud de los individuos, que en última instancia, limitan el tamaño de presa que pueden ingerir (Mociño-Deloya 2016). El patrón más común en serpientes es el cambio ontogénico en su dieta, variando su alimentación de presas pequeñas (e.g. invertebrados) a grandes (e.g. vertebrados con mayor aporte energético) conforme ellas aumentan en tamaño corporal y edad. Este patrón se observa en vipéridos, colúbridos, elápidos y boas (Mociño-Deloya 2016).

Para el bs-T en Colombia, investigaciones que hayan incluido la ecología trófica de las serpientes, que incluye la mayoría de ellas que se alimentan princi-

palmente de anuros y en menor medida, de lagartos (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2016). Esto posiblemente se deba a que los anuros y lagartos son abundantes en dicho ecosistema y por lo tanto, son un ítem alimenticio relativamente fácil de encontrar por las serpientes (Cuentas et al. 2002). Por ejemplo, en un relicto de bosque seco en la Dorada, departamento de Caldas, durante la época seca se observaron aglomeraciones de anuros alrededor de remantes de cuerpos de agua o charcas permanentes, lo cual, genera una alta presencia de serpientes de forrajeo activo en estos puntos (W. Bolívar-García; observaciones personales). Este patrón podría repetirse en los bs-T, en el norte de Colombia, dada la estacionalidad de las lluvias y lo limitado del recurso hídrico, especialmente en época seca. En este contexto, en los bosques ribereños del departamento del Cesar es posible observar serpientes forrajeando en el estrato rasante cerca de corrientes de agua (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015). Este patrón ha sido evidenciado por Toledo et al. (2007), quienes con base en observaciones propias y recopilación de información publicada, señalan que la preferencia de forrajeo que exhiben algunas serpientes por anuros en determinadas épocas del año, puede reflejar un patrón de depredación especializada temporal, promovida por la disponibilidad del recurso alimenticio.

En serpientes también se ha establecido una preferencia por determinados ítems alimenticios debido a la "incapacidad" que ellas tienen para reducir el tamaño de una presa por masticación. Dicha incapacidad aumenta el tiempo de sujeción en la mandíbula y la probabilidad de daños causados por los movimientos defensivos de las presas; por lo tanto, la movilidad que presentan las mandíbulas y los huesos del cráneo de las serpientes, modula la forma y masa del tipo de presas que pueden ingerir (Moci-



Serpiente *Leptodeira* depredando *Rhinella humboldti*

ño-Deloya 2016). En el caso de, *Drymarchon corais*, una especie generalista y oportunista con forrajeo activo, se alimenta de anuros, lagartos, serpientes y mamíferos; estas presas las ingieren en dirección anteroposterior y así, reducen el riesgo de lesiones al inmovilizar sus extremidades y disminuir el tiempo de manipulación (da Costa-Prudente et al. 2014). En especies como *Bothrops asper*, que cazan al acecho y exhibe sistemas de inyección de veneno, se observa un amplio rango alimenticio, el cual incluye roedores, aves y anuros en adultos y cienpiés, lagartos, serpientes y peces, en juveniles (Sasa et al. 2009).

Los anuros, lagartos y peces, que representan poco peligro para las especies de serpientes, son ingeridos una vez que son mordidos y sus movimientos de defensa cesan (Sasa et al. 2009). A esto se atribuye que dichos vertebrados constituyan una porción considerable de los ítems alimentarios en la mayoría de Colubridae, Elapidae y juveniles de Viperidae; aves y mamíferos, que posiblemente son

presas difíciles de inmovilizar y que pueden causar heridas a una serpiente relativamente pequeña o inexperta, hacen parte importante de la dieta de individuos adultos en Viperidae y Boidae (Mociño-Deloya 2016). En este tipo de serpientes, cuya dieta se basa en presas grandes, los individuos disminuyen riesgos de depredación y gasto energético asociado a la búsqueda de alimento, en comparación a los riesgos y gastos energéticos que tendrían que incurrir si su dieta se basa en presas pequeñas (Mociño-Deloya 2016).

Lagartos y serpientes como presas

Al igual que en anfibios, el rol de los lagartos y serpientes como presas en los bosques secos del país es poco conocido. Los registros que se tienen al respecto han sido obtenidos de forma oportunista o en análisis de contenido estomacal en investigaciones enfocadas a dieta. Aspectos de mecanismos de defensa en lagartos y serpientes del bs-T del norte de Colombia no han sido evaluados y más aún, información básica tal como establecer depredadores

específicos, es poco conocida, sin embargo, entre los pocos registros en bs-T en Colombia se ha detectado que la serpiente *Thamnodynastes gambotensis* incluye en su dieta los lagartos *Loxopholis rugiceps* y *Anolis auratus*, mientras que la serpiente *Porthidium lansbergii* incluye el lagarto *Lepidoblepharis sanctaemartae* y especies de la familia Teiidae (Rojas-Murcia 2016).

Tortugas

La ecología trófica se relaciona con la morfología craneal y la dieta del organismo; esta relación se evidencia al considerar las características biome-

cánicas de la mordida de cada especie (Bjorndal & Bolten 1992; Herrel et al. 2002b). En este sentido, la amplitud y la fuerza de la mordida son atributos que definen la dieta de una especie, al punto que modulan el espectro trófico en términos de la especialización alimentaria y reducen el traslape de nicho con otras especies de tortugas (Bels et al. 1997, 1998; Pfaller et al. 2010; Natchev et al. 2011). En términos generales, las tortugas terrestres y acuáticas son herbívoras, omnívoras o carnívoras. Incluso, se considera que la adaptación alimentaria prevaliente de los testudíneos (i.e. tortugas terrestres) es la herbívora mientras que de los podocnémidos y



Chelonoidis carbonarius

emídidos (i.e. tortugas acuáticas y semiacuáticas) es la omnívora, siendo catalogados generalmente como forrajeadores generalistas (Luiselli 2006b; 2008).

Por lo tanto, conocer la dieta de una especie de tortuga es un elemento relevante para describir su biología y ecología, pues permite establecer su fuente primaria de energía, e identificar sus relaciones con otros componentes bióticos del ecosistema (Rueda-Almonacid et al. 2007). El estudio de la dieta en tortugas puede realizarse a partir de tres aproximaciones metodológicas: análisis de contenido estomacal a través de disección, por lavado gástrico, y obtenido a partir de

las heces fecales (Legler 1977; Caputo & Vogt 2008). Cada una de estas aproximaciones tiene elementos a favor y elementos en contra. El análisis del contenido estomacal por disección proporciona información precisa sobre el número de ítems presa y el peso de estos elementos en cada individuo, lo que a su vez, permite realizar estimaciones adecuadas de amplitud de nicho trófico. Sin embargo, este método implica el sacrificio de los especímenes. Por otra parte, el análisis del contenido fecal no implica sacrificar el individuo, pero es más complejo, toda vez que se analizan fragmentos de material previamente digerido.

Aunque las especies de tortugas que coexisten exhiban un mismo hábito alimentario, se ha demostrado que estos organismos dividen el recurso mediante explotación directa de un sector determinado del hábitat, ya sea el sustrato del fondo de cuerpos acuáticos, en la columna de agua, o incluso direccionando su búsqueda hacia un ítem alimentario particular (Vogt & Guzmán 1988; Moll 1990; Teran et al. 1995; Lindeman 2000; Luiselli 2008). La mayoría de las especies herbívoras complementan su dieta con la ingesta de invertebrados o incluso carroña, mientras que, las especies carnívoras ingieren eventualmente material vegetal; esto mejora, el aporte nutricional del alimento ingerido o facilita la digestión (Bjorndal & Bolten 1992; Bouchard & Bjorndal 2006).

De acuerdo con Páez (2012), de las 26 especies continentales de tortugas que han sido reportadas para Colombia, ocho especies se encuentran asociadas a la cuenca hidrográfica del Magdalena y de estas, el 50% son omnívoras, el 37,5% son herbívoras y el 12,5% son carnívoras (Tabla 4). Solamente *Chelonia carbonarius* es considerada una especie exclusivamente terrestre, siendo su alimentación herbívora con preferencia de frutos rojos y amarillos que busca activamente en el sotobosque durante la temporada de fructificación. Cuando no hay frutos disponibles, *C. carbonarius* dirige su atención hacia flores u otras partes de plantas. Por otro lado, los individuos suelen establecer áreas de forrajeo definidas y aunque son solitarios, tienden a agregarse en lugares donde hay disponibilidad de frutos maduros (Rueda-Almonacid et al. 2007; Gallego-García et al. 2012).



Tabla 4. Especies de tortugas terrestres y de agua dulce registradas en la región del valle del río Magdalena y del río Cauca (Páez 2012). Se describen los ítems alimentarios que han sido reportados como elementos constitutivos de su dieta.

ESPECIE	CLASIFICACIÓN	ÍTEM ALIMENTARIOS	FUENTE DE INFORMACIÓN
<i>Chelydra acutirostris</i>	Omnívora	Material vegetal, lombrices, insectos, cangrejos, camarones, moluscos, peces, ranas, crías de tortugas, serpientes, aves, pequeños mamíferos y carroña.	Medem 1977; Rueda-Almonacid 2007; Regalado-Tabares et al. 2012.
<i>Trachemys venusta callirostris</i>	Omnívora	Barro rico en nutrientes, algas, vegetación acuática, gusanos, moluscos, artrópodos renacuajos, e incluso peces muertos.	Moll & Legler 1971; Moll 1990; Savage 2002; Rueda-Almonacid 2007; Lenis 2009; Bock et al. 2012a; Bock et al. 2012b.
<i>Rhinoclemmys melanosterna</i>	Herbívora	Frutos, semillas, plantas acuáticas y pasto.	Medem 1962; Rueda-Almonacid 2007; Echeverry-García et al. 2012.
<i>Kinosternon leucostomum</i>	Omnívora	Hojas, raíces, frutos, insectos, moluscos, renacuajos, peces y carroña.	Medem 1962; Moll & Legler 1971; Vogt & Guzman 1988; Acuña-Mesén. 1998; Lee 1996; Morales-Verdeja. & Vogt 1997; Campbell 1998; Castaño-Mora et al. 2005; Corredor et al. 2007; Rueda-Almonacid et al. 2007; Giraldo et al. 2012.
<i>Kinosternon scorpioides</i>	Carnívora	Insectos y sus larvas, arañas, gasterópodos, lombrices, cangrejos, camarones, peces, huevos de anfibios, renacuajos, anfibios adultos, escamas de serpientes, cáscaras de huevos de aves, partes de mamíferos y carroña.	Fretey 1977; Vanzolini et al. 1980; Pritchard & Trebbau 1984; Castillo-Centeno 1986; Monge-Náreja. & Moreva-Brenes. 1987; Moll 1990; Lee 1996; Acuña-Mesén 1998; Cabrera 1998; Lee 2000; Savage 2002; Dos Santos & Freire 2006; Forero-Medina & Castaño-Mora 2006; Rueda-Almonacid et al. 2007; Vogt 2008; Carvalho-Jr et al. 2008; Berry et al. 2012.
<i>Podocnemis lewyana</i>	Herbívora	Material vegetal.	Methner 1989; Lenis 2009; González-Zárate 2010; Rueda-Almonacid et al. 2007; Páez et al. 2012.
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	Herbívora	Principalmente frutos rojos o amarillos y partes de plantas.	Moskovits & Bjorndal 1990; Strong & Fragoso 2006; Rueda-Almonacid et al. 2007; Gallego-García et al. 2012.

La tortuga *Rhinoclemmys melanosterna*, se encuentra asociada con ambientes acuáticos lénticos o lóticos, pero puede internarse en zonas boscosas, en donde busca terrenos húmedos o inundables para habitar. Los individuos de esta especie prefieren alimentarse de plantas acuáticas en las riberas de los caños o lagunas, aunque se desplazan a zonas aledañas en busca de pasto o frutos silvestres (Rueda-Almonacid et al. 2007; Echeverry-García et al. 2012). De manera similar, las otras seis especies de tortugas registradas para la región del bs-T del norte de Colombia, habitan principalmente en los sistemas acuáticos disponibles (corrientes de agua, caños, zonas de drenaje y zonas de inundación), en donde obtienen su alimento. Entre estas especies se destaca *Kinosternon scorpioides*, la única clasificada como carnívora. Esta especie tiene actividad alimentaria diurna y nocturna, y aunque puede llegar a consumir material vegetal, su alimentación se concentra principalmente hacia la captura por acecho de invertebrados, anfibios y peces pequeños (Rueda-Almonacid et al. 2007; Berry et al. 2012). Por el contrario, *Kinosternon leucostomum* es una especie omnívora oportunista que se alimenta de invertebrados, pequeños vertebrados y hojas u otras partes de plantas en aguas someras (Rueda-Almonacid et al. 2007; Giraldo et al. 2012).

En un estudio filogenético reciente se estableció que *Trachemys callirostris* es una subespecie de *Trachemys venusta* (Fritz et al. 2012). Aunque esta es considerada una especie omnívora que basa su alimentación en material vegetal (algas y vegetación acuática) e ingiere material animal (invertebrados, pequeños vertebrados y carroña) de manera rutinaria (Rueda-Almonacid et al. 2007; Bock et al. 2012a,b), la información disponible sobre su dieta en Colombia es limitada. En este sentido, para el país solo se tiene información alimentaria de *T. v. calli-*

rostris a partir del análisis realizado por Lenis (2009) en hembras adultas de la Depresión Momposina (cuenca hidrográfica sedimentaria localizada al norte en los departamentos de Bolívar, Magdalena, Sucre, Córdoba y Cesar).

Aunque *Chelydra acutirostris* se distribuye principalmente en la región Pacífico de Colombia, su rango de distribución incluye el valle del río Cauca, la hoya del Sinú y los sistemas de ciénagas y lagunas de la zona baja del río Magdalena. Esta es una especie agresiva de actividad diurna y nocturna cuya dieta omnívora, incluye material vegetal y animal que captura por acecho y oportunismo (Rueda-Almonacid et al. 2007; Regalado-Tabares et al. 2012). Respecto a *Podocnemis lewyana*, especie endémica de Colombia y única herbívora completamente acuática, que habita en los complejos de ciénagas y lagunas de los planos de inundación de la hoya del río Sinú, río San Jorge y río Magdalena, ha sido establecido que se alimenta exclusivamente de vegetación acuática y de material vegetal terrestre que ingresa al sistema, arrastrado por la escorrentía o corrientes de agua durante el periodo de inundaciones (Rueda-Almonacid et al. 2007; Páez et al. 2012).

Existen algunas referencias sobre la dieta de las diferentes especies de tortugas que habitan en el bs-T del norte de Colombia, sin embargo, la información disponible aún es fragmentada y principalmente descriptiva. Por esta razón, se hace necesario que los estudios sobre ecología trófica de las tortugas que coexisten en este ecosistema y región geográfica consideren la implementación de análisis cuantitativos que permitan establecer la división de los recursos alimentarios. Además, se desconoce el valor nutricional y los requerimientos energéticos de las especies, información que se hace relevante para la descripción de su historia natural, así como, para fortalecer las acciones de conservación a nivel local y regional.



Bothrops asper



CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

En este capítulo se plantean algunos factores involucrados en la ecología trófica de anfibios y reptiles para el bs-T en Colombia, especialmente hacia la región norte del país. Dichos factores son de carácter intrínseco a las especies como su morfología, variación ontogénica o tipo de forrajeo, y de carácter extrínseco como la disponibilidad de presas; sin embargo, el estado actual de conocimiento es fraccionado en temas tales como: cambios en la dieta asociados a la variación estacional del recurso alimenticio, variaciones poblacionales en el tipo de dieta en función de la variabilidad ambiental o la morfología asociada a la obtención del recurso alimenticio. Adicionalmente, se recalca que examinar solamente la dieta de anfibios y reptiles no es suficiente; sería importante evaluar las implicaciones de la competencia inter e intraespecífica por el recurso, las posibles restricciones a la dieta por efecto de la pérdida de hábitat (proceso especialmente importante en el bs-T de Colombia) y el rol de los anfibios y reptiles como presas en las interacciones tróficas y flujo de energía, y así, en la importancia que ellos tienen en diversidad funcional y los bienes y servicios que se podrían derivar del bs-T en el norte de Colombia.



Micrurus mipartitus



REFERENCIAS

- Acuña-Mesén, R.A. (1998): Las Tortugas Continentales de Costa Rica. 2da. edición. Editorial Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica.
- Amado, T.F. (2014): Ecología trófica de anfibios anuros: relações filogenéticas em diferentes escalas. Tesis de Maestría, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil.
- Astudillo, G.V., Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., Córdoba, M.A. (2015): Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. Cuadernos de Herpetología 29: 27–39.
- Bels, V.L., Davenport, J., Delheusy, V. (1997): Kinematic analysis of the feeding behavior in the box turtle *Terrapene carolina* (L.), (Reptilia: Emydidae). *Journal of Experimental Zoology A* 277: 198–212.
- Bels, V.L., Davenport, J., Renous, S. (1998): Food ingestion in the estuarine turtle *Malaclemys terrapin*: comparison with the marine leatherback turtle *Dermochelys coriacea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78: 953–972.
- Berry, J.M., Iverson, J.B., Forero-Medina, G. (2012): *Kinosternon scorpioides*. Págs. 340–348. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación

- de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B. (1992): Body size and digestive efficiency in a herbivorous freshwater turtle: advantages of small bite size. *Physiological Zoology* 65: 1028–1039.
- Blanco-Torres, A., Navarro-Gutiérrez, K., Moreno, L. (2013): *Colostethus inguinalis* (Common Rocket Frog). Diet. *Herpetological Review* 44: 493.
- Blanco-Torres A., Ordóñez M.P., Franco-Rozo, M.C. (2014): *Colostethus ruthveni* (Santa Marta Poison Arrow Frog) Diet. *Herpetological Review* 45: 476.
- Blanco-Torres, A., Duré, M., Bonilla, M.A. (2015a): Observaciones sobre la dieta de *Elachistocleis pearsei* y *Elachistocleis panamensis* en dos áreas intervenidas de tierras bajas del norte de Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 538–540.
- Blanco-Torres, A., Duré, M., Bonilla, M.A. (2015b): Dieta de *Craugastor raniformis* Boulenger (Anura: Craugastoridae) en un área con bosque seco tropical del norte de Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 31: 331–332.
- Blanco-Torres, A., Duré, M., Bonilla, M.A. (2017a): Trophic ecology of *Scinax rostratus* (Peters, 1863) and *Scinax ruber* (Laurenti, 1768) (Anura: Hylidae) in tropical dry forest of northern Colombia. *Herpetology Notes* 10: 405–409.
- Blanco-Torres, A., Duré, M., Bonilla, M.A. (2017b): *Phyllomedusa venusta* (Lovely Leaf Frog). Diet. *Herpetological Review* 48(3): 610.
- Bock, B.C., Páez, V., Daza, J.M. (2012a): *Trachemys callirostris*. Págs. 283–291. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Bock, B.C., Páez, V., Castaño, O.V. (2012b): *Trachemys venusta*. Págs. 292–297. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Born, M., Bongers, F., Poelman, E.H., Sterck, F.J. (2010): Dry-season retreat and dietary shift of the dart-poison frog *Dendrobates tinctorius* (Anura: Dendrobatidae). *Phyllo-medusa* 9: 37–52.
- Bouchard, S.S., Bjorndal, K.A. (2006): Nonadditive interactions between animal and plant diet items in an omnivorous freshwater turtle *Trachemys scripta*. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 144: 77–85.
- Cabrera, M.R. (1998): Las Tortugas Continentales de Sudamérica Austral. Impresión privada, Córdoba, Argentina.
- Campbell, J.A. (1998): Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. University of Oklahoma Press, Oklahoma.
- Caputo, F.P., Vogt, R.C. (2008): Stomach flushing Vs. fecal analysis: the example of *Phrynops rufipes* (Testudines: Chelidae). *Copeia* 2008: 301–305.
- Castillo-Centeno, O. (1986): Factores ecológicos y de mercado de la reproducción de *Rhinoclemmys pulcherrima* y *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Emydidae y Kinosternidae) en Costa Rica. Tesis de Pregrado, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791–812. En: Rangel-Ch. J.O (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII: La Región Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Urbina-Cardona. J.N. (2007): Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29: 427–438.
- Carvalho-Jr, E.A., Carvalho-Neto C., Paschoalini, E.L. (2008): Diet of *Kinosternon scorpioides* in Serra dos Carajas, eastern Amazonia. *Herpetological Review* 39: 283–285.



Dendrobates truncatus

- Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Gallego-García, N., Rivera-Díaz, O. (2005): Protección y Conservación de los Quelonios Continentales en el Departamento de Córdoba. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, y Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge (CVS). Convenio No. 28.
- Corredor, G., Kattan, G., Galvis-Rizo, C.A., Amorocho, D. (2007). Tortugas del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca (CVC), Santiago de Cali, Colombia.
- Cuentas, M., Borja, R., Lynch, J.D., Renjifo, J.M. (2002): Anuros del Departamento del Atlántico y Norte de Bolívar. Barranquilla, Colombia.
- da Costa-Prudente, A.L., Costa-Menks, A., Magalhães-da Silva, F.M., Maschio, G.F. (2014): Diet and reproduction of the western indigo snake *Drymarchon corais* (Serpentes: Colubridae) from the Brazilian Amazon. *Herpetology Notes* 7: 99–108.
- Díaz, P.A., Dávila, S.J., Álvarez, G.D., Sampedro, M.A. (2012): Dieta de *Hemidactylus frenatus* (Sauria: Gekkonidae) en un área urbana de la región Caribe colombiana. *Acta Zoológica Mexicana* 28: 613–616.
- Downes, S., Bauwens, D. (2002): An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour* 63: 1037–1046.
- Dos Santos, E.M., Freire, E.M.X. (2006): *Leptodactylus natalensis* (Bubbling Frog): Predation. *Herpetological Review* 37: 445.
- Echeverry-García, L.P., Carr, J.L., Garcés-Restrepo, M.F., Galvis-Rizo, C.A., Giraldo, A. (2012): *Rhinoclemmys melanosterna*. Págs. 308–314. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

- Emerson, S.B. (1985): Skull shape in frogs: correlations with diet. *Herpetologica* 41: 177–188.
- Erazo-Londoño, J.P., Ruano-Meneses, L.A., López-Peña, A. (2016): Comparison of diet and alkaloids composition of *Dendrobates truncatus* (Dendrobatidae) between two zones with different degrees of disturbance in a dry forest. *Revista de Ciencias Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad del Valle* 20: 95–107.
- Flórez, E., Blanco-Torres, A. (2010): Registros de escorpiones incluidos en la dieta de anuros en la Costa Atlántica colombiana. *Revista Ibérica de Aracnología* 18: 105–106.
- Forero-Medina, G., Castaño-Mora, O.V. (2006): *Kinosternon scorpioides albogulare* (Whitethroated mud turtle). Feeding behavior and diet. *Herpetological Review* 37: 458–459.
- Fretey, J. (1977): Les Cheloniens de Guyane Française. Etude préliminaire. Tesis Doctoral, Université de Paris, Francia.
- Fritz, U., Stuckas, H., Vargas-Ramírez, M., Hunds-dörfer, A. K., Maran, J., Päckert, M. (2012). Molecular phylogeny of Central and South American slider turtles: implications for biogeography and systematics (Testudines: Emydidae: *Trachemys*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 50: 125–136.
- Gallego-García, N., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. (2012): *Chelonoidis carbonaria*. Págs. 406–411. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.*
- Giraldo, A., Garcés-Restrepo, M.F., Car, J.C. (2012): *Kinosternon leucostomum*. Págs. 332–339. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.*
- González-Durán, G., Gutiérrez-Cárdenas, P.D., Escobar-Lasso, S. (2011): *Leptodactylus fragilis* (Mexican white-lipped frog) Diet. *Herpetological Review* 42: 583–584.
- González-Zárate, A. (2010): Caracterización del hábitat, uso de recursos y estado de conservación de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*, aguas abajo del embalse de Hidroprado, Tolima, Colombia. Tesis de Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.



Tantilla melanocephala

- Greene, H. W. (2001): *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. University of California Press, Chicago.
- Grisales-Martínez, F.A. Rendón-Valencia, B. (2014): *Cnemidophorus lemniscatus* (Linnaeus 1758). Catálogo de Anfibios y Reptiles de Colombia, Asociación Colombiana de Herpetología ACH 2: 43–50.
- Guzmán, C.L. (2016): Repartición de recursos entre *Stenocercus puyango* (Torres-Carvajal, 2005) y *Microlophus occipitalis* (Peters, 1871) (Sauria: Tropiduridae) en el Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. Tesis de Pregrado en Biología, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
- Herrel, A., Meyers, J.J., Vanhooydonck, B. (2002a): Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of Linnean Society* 77: 149–163.
- Herrel, A., O'reilly, J.C., Richmond, A.M. (2002b): Evolution of bite performance in turtles. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 1083–1094.
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B., Irschick, D.J. (2006): Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biologi-*





Cnemidophorus lemniscatus depredando lagarto *Hemidactylus*

- cal Journal of the Linnean Society 89: 443–454.
- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., De Vree, F. (2001): The implications of bite performance to diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 79: 662–670.
- Huey, R.B., Slatkin, M. (1976): Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363–384.
- Keller, W.L., Heske, E.J. (2000): Habitat use by three species of snakes at the middle fork fish and wildlife area Illinois. *Journal of Herpetology* 34: 558–564.
- Kolodiuk, F.M., Barros-Ribeiro, L., Freire, E.M. (2010): Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 5: 35–44.
- Lee, J.C. (1996): *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Lee, J.C. (2000): *A Field Guide to the Amphibians and Reptiles of the Maya World*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Legler, J.M. (1977): Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica* 33: 281–284.
- Lenis, C. (2009): Tremátodos y moluscos asociados a *Podocnemis lewyana* y *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata) de la depresión Momposina, Colombia. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Lindeman, P.V. (2000): Resource use of five sympatric turtle species: effects of competition, phylogeny, and morphology. *Canadian Journal of Zoology* 78: 992–1008.
- Luiselli, L. (2006a): Broad geographic, taxonomic and ecological patterns of interpopulation variation in the dietary habits of snakes. *Web Ecology* 6: 2–16.
- Luiselli, L. (2006b): Resource partitioning in the communities of terrestrial turtles: a review of the evidences. *Revue d'Écologie* 61: 353–365.
- Luiselli, L. (2008): Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. *Oikos* 117: 321–330.
- MacArthur, R.H. (1972): *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, Princeton.
- Mebs, D., Jansen, M., Köhler, G., Pogoda, W., Kauert, G. (2010): Myrmecophagy and alkaloid sequestration in amphibians: a study on *Ameerega picta* (Dendrobatidae) and *Elachistocleis* sp. (Microhylidae) frogs. *Salamandra* 46: 11–15.
- Medem, F. (1962): La distribución geográfica de los Crocodylia y Testudinata en el departamento del Chocó. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 11: 279–303.
- Medem, F. (1977): Contribución al conocimiento sobre la taxonomía, distribución geográfica y ecología de la tortuga "Bache" (*Chelydra serpentina acutirostris*). *Caldasia* 11: 41–101.
- Medina-Rangel, G.F., Cárdenas-Arévalo, G. (2015): Relaciones espaciales y alimenticias del ensamblaje de reptiles del complejo cenagoso de Zapatos, departamento del Cesar (Colombia). *Papéis Avulsos de Zoologia* 55: 143–165.
- Methner, K. (1989): Die Schildkröten des unteren rio Magdalena (Kolumbien). *Sauria* 11: 9–11.
- Mociño-Deloya, E. (2016): Ecología trófica de tres especies de serpientes de cascabel en México: *Crotalus aquilus*, *Crotalus polystictus* y *Crotalus willardi*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, España.
- Moll, D. (1990): Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology* 24: 48–53.
- Moll, E. O., Legler, J.M. (1971): The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff), in Panama. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History* 11: 1–102.
- Monares, R., J.M. (2006): Dieta y uso del microhábitat de *Bolitoglossa nicefori* (Caudata: Plethodontidae) en Piedecuesta. Tesis de Pregrado, Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga.

- Monge-Nájera, J., Moreva-Brenes, B. (1987): Notes on the feeding behavior of a juvenile mud turtle *Kinosternon scorpioides*. *Herpetological Review* 18: 7–9.
- Morales-Verdeja, S.A., Vogt, R.C. (1997): Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia* 1997: 123–130.
- Moskovits, D.K., Bjorndal, K.A. (1990). Diet and food preferences of the tortoises *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* in northwestern Brazil. *Herpetologica* 46: 207–218.
- Muñoz-Guerrero, J., Serrano, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P. (2007): Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia* 29: 413–425.
- Natchev, N., Heiss, E., Singer, K., Kummer, S., Sala-berger, D., Weisgram, J. (2011): Structure and function of the feeding apparatus in the common musk turtle *Sternotherus odoratus* (Chelonia, Kinosternidae). *Contributions to Zoology* 80: 143–156.
- Nemes, S., Vogrin, M., Hartel, T., Öllerer, K. (2006): Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): ontogenetic shifts. *Northwestern Journal of Zoology* 2: 17–26.
- Oda, W.Y. (2008): Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 3: 165–177.
- Páez, V.P. (2012): Generalidades y estado de conservación del orden Testudines. Págs. 57–68. En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A. Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Pérez-Anaya, O., Blanco-Cervantes, G. (2016): Ecología trófica del "sapo cuerno" (*Cerato-phrys calcarata*, Boulenger 1890) (Anura: Ceratophryidae), en La Avianca, Magdalena, Colombia. *Revista de Biodiversidad Neotropical* 6: 27–39.
- Pfäller, J.B., Herrera, N.D., Gignac, P.M., Erickson, G.M. (2010): Ontogenetic scaling of cranial morphology and bite-force generation in the loggerhead musk turtle. *Journal of Zoology* 280: 280–289.
- Pianka, E.R., Huey, R.B. (1978): Comparative ecology, resource utilization and niche segregation among gekkonid lizards in the southern Kalahari. *Copeia* 1978: 691–701.
- Posso-Peláez, C., Blanco-Torres, A., Gutiérrez-Moreno, L.C. (2017): Uso de microhábitats, actividad diaria y dieta de *Dendrobates truncatus* (Anura: Dendrobatidae) en bosque seco tropical del norte de Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 33: 490–502.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D. (1998): *Herpetology*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Pritchard, P.C.H., Trebbau, P. (1984). *The Turtles of Venezuela*. Contributions to Herpetology, Number 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles SSAR, Michigan.
- Ramos-Pallares, E., Anaya-Rojas, J.M., Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015): Feeding and reproductive ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in urban ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* 49: 108–117.
- Regalado-Tabares, A.C., Botero-Botero, Á., Múnera-Isaza, C., Ortega-Guío, A.F., Restrepo-Isaza, A. (2012): *Chelydra acutirostris*. Págs. 275–278 En: Páez, V.P., Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Rojas-Murcia, L.E., Carvajal-Cogollo, J.E., Cabrejo-Bello, J.A. (2016): Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe Colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta Biológica Colombiana* 21: 365–377.

- Rueda-Almonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vogt, R.C., Rhodin, A.J.G., de la Ossa-Velásquez, J., Rueda, J.N., Goettsch-Mittermeier M.C. (2007): Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico. Serie de guías tropicales de campo 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Bogotá.
- Saporito, R.A., Garraffo, H.M., Donnelly, M.A., Edward, A.L., Longino, J.T., Daly, J.W. (2004): Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 8045–8050.
- Sasa, M., Wasko, D.K., Lamar, W.W. (2009): Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon* 54: 904–922.
- Savage, J.M. (2002): The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas. University of Chicago Press, Chicago.
- Silva, T.F., Andrade, B.F., Teixeira, R.F., Giovanelli, M. (2003): Ecología de *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) na Restinga de Guriri, São Mateus, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do Museu Biologia Mello Leitão* 15: 5–15.
- Smith, G.R., Ballinger, R.E. (2001): The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology* 3: 1–18.
- Solé, M., Rödder, D. (2009): Dietary assessments of adult amphibians. Pags. 167–184. En: Dodd, C.K. (Ed). *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, Oxford.
- Strong, J.N., Fragoso, J.M. (2006): Seed dispersal by *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata* in northwestern Brazil. *Biotropica* 38: 683–686.
- Teran, A.F., Vogt, R.C., Gomez, M.D. (1995): Food habits of an assemblage of five species of turtles in the rio Guapore, Rondonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 29: 536–547.
- Toft, C.A. (1980): Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 141: 131–141.
- Toledo, L.F., Ribeiro, R.S., Haddad, C.F. (2007): Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology* 271: 170–177.
- Urbina-Cardona, J.N., Londoño-Murcia, M.C., García-Ávila, D.G. (2008): Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Caldasia* 30: 479–493.
- Vanzolini, P.E., Ramos, C.A., Vitt, L.J. (1980): Répteis das Caatingas. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Vidal, M.A., Labra, A. (2008): Dieta de anfibios y reptiles. Págs. 453–482. En: Vidal, M.A., Labra, A. (Eds). *Herpetología de Chile*. Science Verlag, Santiago.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2014): *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edition. Academic Press, San Diego.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. (1998): Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. *Journal of Tropical Ecology* 14: 537–559.
- Vogt, R.C. (2008): Amazon Turtles. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia INPA. Wust Editions, Grafica Biblos, Lima, Perú.
- Vogt, R.C., Guzmán, S. (1988): Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1998: 37–47.
- Winck, G.R., Blanco, C.C., Cechin, S.Z. (2011): Population ecology of *Tupinambis merianae* (Squamata, Teiidae): home-range, activity and space use. *Animal Biology* 61: 493–510.
- Zamora-Abrego, J.G., Ortega-León, A.M. (2016): Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendozai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 140–149.



Tupinambis cf. cryptus



CAPÍTULO VI
**COMUNICACIÓN
Y ECOLOGÍA
REPRODUCTIVA**



Anolis biporcatus



Fernando Vargas-Salinas

*Programa de Biología,
Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías,
Universidad del Quindío, Armenia, Colombia.
Email: fvargas@uniquindio.edu.co*

Teddy Angarita-Sierra

*YOLUKA ONG, Fundación de Investigación,
Biodiversidad y Conservación. Bogotá, Colombia.
Email: teddy.angarita@yoluka.org.co*

Ana María Ospina-L.

*Instituto de Investigaciones Biológicas
Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia.
Email: ospina.ana.m@gmail.com*

Andrés A. Rocha-Úsuga

*Fundación ATELOPUS, Santa Marta, Colombia.
Email: anrus94@gmail.com*

Luis Alberto Rueda-Solano

*Facultad de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
Email: biologoluisrueda@gmail.com*

Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.



Trachycephalus typhonius



RESUMEN

La comunicación y reproducción de los anfibios y reptiles son fascinantes debido a su complejidad y diversidad de expresiones. En este capítulo se hace un breve compendio de generalidades relacionadas a estos dos aspectos de la biología de estos vertebrados y se realiza una aproximación a su estado de conocimiento para las especies presentes en el bosque seco tropical (bs-T) del país, con énfasis en la región del Caribe colombiano. En general, la evidencia empírica sobre las características de las señales y comportamientos de comunicación, así como de la ecología reproductiva de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia es bajo, y se basa en extrapolaciones a partir de evidencia obtenida en ecosistemas húmedos, ya sea con especies también presentes en el ecosistema de bs-T o incluso ausentes en él. A lo largo del capítulo se sugieren algunas líneas de investigación a estudiar con los anfibios y reptiles en este ecosistema del norte de Colombia y que podrían incrementar el conocimiento sobre la relación entre características abióticas del hábitat y el comportamiento social de estos vertebrados.

Palabras clave: Amphibia, Cuidado parental, Herpetofauna, Oviparidad, Reproducción, Reptilia, Señales de comunicación, Viviparidad.

INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical (bs-T) se caracteriza por presentar temperaturas anuales promedio superiores a 25°C, y una evapotranspiración superior a los niveles de precipitación (250 - 2000 mm/año) que se dan durante períodos cortos (Holdridge 1967; Pizano & García 2014). Estas extremas condiciones climáticas han impuesto un reto para el establecimiento de flora y fauna presente en este ecosistema. Además, la escasez de recursos promueve una alta competencia intra e interespecífica que limita el establecimiento de poblaciones de muchas especies (Stoner & Timm 2011). Como resultado, las especies que coexisten en bs-T exhiben adaptaciones morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales particulares que les permiten sobrevivir y reproducirse, a pesar de las condiciones fluctuantes y extremas de temperatura y disponibilidad de agua (Díaz-Merlano 2006; Reyes-García et al. 2012).

Contrario a la percepción generalizada y tradicional sobre la pobre biodiversidad en el bs-T, este ecosistema posee una gran diversidad de especies, muchas de ellas endémicas (Dirzo et al. 2011). Los anfibios, a pesar de poseer una piel desnuda y permeable a la pérdida de agua, así como huevos desprovistos de cáscara altamente susceptibles a desecación, hacen parte de la diversidad presente en el bs-T. Asimismo, los reptiles también son un componente importante en la diversidad que caracteriza al bs-T, pero a diferencia de los anfibios, poseen una piel cubierta de escamas y huevo amniótico que favorece su sobrevivencia en ambientes secos (Pough et al. 2016). Estos y otros aspectos de la biología de los anfibios y reptiles (e.g. ectotermia) han sido determinantes en restringir o favorecer el establecimiento de poblaciones de estos organismos en el bs-T; sin embargo, la viabilidad de las poblaciones bióticas depende en gran medida de aspectos relacionados a la comunicación entre individuos y por supuesto, de su ecología reproductiva.

La comunicación, entendida como la transmisión de información de un individuo emisor a uno receptor, afecta directamente las probabilidades de sobre-



vivencia y reproducción de los individuos y por lo tanto, la viabilidad poblacional. Esto debido a que la comunicación entre conespecíficos y heterospecíficos mediante procesos tales como defensa de recursos, advertencia de toxicidad a depredadores (aposematismo), reconocimiento de familiares y atracción y selección de pareja (Bradbury & Vehrencamp 2011). Por otro lado, la ecología reproductiva considera cómo los individuos interactúan con las características abióticas y bióticas de su hábitat en aspectos relacionados a encontrar pareja y producir descendencia. Dichas interacciones influirán en el comportamiento de los individuos adultos, lo que a su vez determinará no solo su éxito de apareamiento,



Elachistocleis panamensis

sino las probabilidades de reclutamiento de nuevas cohortes y el establecimiento de las poblaciones en el tiempo y espacio (Neal 2004).

En este capítulo se presenta una revisión sobre aspectos generales de la comunicación y ecología reproductiva de anfibios y reptiles (con énfasis en anuros, lagartos y serpientes) que habitan los bosques secos al norte de Colombia. Se aclara que por simplicidad, en el tópico de comunicación no se diferencia entre señales que han evolucionado para transmitir un tipo de información dada y señales que, aunque transmiten información, no necesariamente evolucionaron con este propósito ("signals"

y "cues" *sensu* Maynard-Smith & Haper 2003, respectivamente). Primero, se abarcan aspectos de comunicación y posteriormente de ecología reproductiva. Se espera recopilar parte de la información más importante que haya disponible sobre los anfibios y reptiles en bs-T del norte de Colombia, y de esta forma, identificar patrones emergentes acerca de su comunicación y ecología reproductiva. Hacemos énfasis en identificar temas específicos que requieren mayor esfuerzo de investigación y en cómo dicho conocimiento ayudaría a entender mejor aspectos de la biología de anfibios y reptiles en bs-T además de, proveer bases teóricas para optimizar planes de manejo y conservación.



Corallus ruschenbergii

COMUNICACIÓN

Es la transferencia de información a través de un comportamiento específico, desde un emisor a un receptor, de tal manera que el comportamiento del receptor sea modificado de una manera predecible y con un potencial beneficio adaptativo para el emisor, el receptor, o ambos (Markl 1983). La transmisión de información entre animales puede darse a través de diversas modalidades sensoriales, y aunque la evidencia sugiere que en un grupo dado predomina una forma de comunicación (e.g. acústica), ello no implica que otras modalidades (e.g. visual o táctil) no sean necesarias y utilizadas de forma simultánea (Bradbury & Vehrencamp 2011). Más aún, una misma señal de comunicación está conformada por varios componentes que no necesariamente evolucionan como un todo, sino que, pueden hacerlo de forma semi-independiente en intensidad y dirección como respuesta a diversas presiones selectivas (Grether et al. 2004; Ord & Martins 2006). Por ejemplo, una señal acústica incluye componentes temporales tales como duración del canto, número de notas y pulsos, y componentes espectrales tales como, frecuencia dominante, frecuencia mínima y frecuencia máxima. Mientras que, características temporales del canto podrían reflejar el resultado de procesos evolutivos promovidos por deriva genética, selección de pareja o reconocimiento de especies, las características espectrales podrían reflejar cambios promovidos por ruido en el hábitat (Marler & Slabberkoorn 2004; Bradbury & Vehrencamp 2011; Brumm 2013). Las señales visuales nos brindan otro ejemplo de lo recién mencionado; ellas incluyen componentes tales como brillo, contraste y patrones de líneas o puntos que pueden evolucionar de forma semi-independiente y en diferentes partes del cuerpo de los individuos como respuesta a procesos relacionados a sobrevi-

vencia o reproducción (i.e. selección natural o selección sexual; Cronin et al 2014).

La producción y percepción de señales acústicas y visuales han sido las modalidades de comunicación más estudiadas en anfibios y reptiles (e.g. Carpenter 1977; Marcellini 1977; Fleishman 2000; Ryan 2001; Gerhardt & Huber 2002; McCoy et al 2003; Narins et al 2007; Rojas 2016). La comunicación química, ampliamente difundida en plantas y animales (Schaefer & Ruxton 2011; Wyatt 2014), se ha considerado presente en anfibios y reptiles en contextos tales como reconocimiento de familiares (Blaustein & Walls 1995; Waldman 1991, 2001), cortejo (Alberts 1989; Starnberger et al. 2013; Brunetti et al. 2014; Ross & Crews 1977) y cuidado parental (Schulte et al. 2011). La comunicación sísmica también está presente en anfibios y reptiles, pero son pocos los estudios al respecto (Lewis & Narins 1985; Caldwell et al. 2010; Cocroft et al. 2014). En general, la mayoría de anfibios en las regiones tropicales presentan actividad nocturna y la comunicación acústica es prevalente en ellos. En contraste, muchos de los reptiles tropicales presentan una actividad diurna y la modalidad de comunicación visual y química tiende a predominar. No obstante, dado que en ambos grupos hay especies con patrones de actividad diurna y nocturna, no es raro encontrar la utilización de despliegues visuales en anfibios (Hödl & Amézquita 2001; Hartmann et al. 2005) y la producción de sonidos en reptiles (Hibbitts et al. 2007; Vergne et al. 2009). Debe tenerse en cuenta también, que la utilización de algunas modalidades de comunicación en anfibios y reptiles no son solo el resultado de aspectos ecológicos recientes, sino que también reflejan procesos que sucedieron hace cientos, miles

o millones de años (Brooks & McLennan 1991; Brabury & Vehrencamp 2011).

Un punto importante a resaltar en la comunicación de anfibios, reptiles, y animales en general, es que un mismo individuo emisor puede transmitir información a uno o varios receptores de forma simultánea a través de dos o más modalidades sensoriales (Stevens 2013). En anuros, por ejemplo, el saco vocal de los machos es una estructura asociada a la transmisión de señales acústicas, visuales, sísmicas y químicas (Starnberger et al. 2014). En lagartos, la interacción de señales visuales (color, movimiento) y químicas tienen un rol preponderante en su comunicación (Hews & Martins 2013). Tradicionalmente, se han estudiado los comportamientos de comunicación empleando solo una modalidad sensorial; sin embargo, son necesarios estudios que aborden las interacciones entre tipos de señales ya que proporcionan una comprensión más integral de la comunicación animal. En la actualidad, este tipo de estudios integrativos son escasos debido a que requieren un diseño experimental más elaborado que el tradicionalmente utilizado (Stevens 2013; Bee 2016).

Comunicación en anfibios

La mayoría de investigaciones sobre comunicación han utilizado como modelo a los anuros, centrándose principalmente en la producción y percepción de señales acústicas (e.g. Frittsch et al. 1988; Ryan 2001; Gerhardt & Huber 2002; Schwartz & Bee 2013; Vélez et al. 2013). Particularmente, como modelo de estudio se han empleado especies que habitan ecosistemas de regiones templadas (e.g. *Hyla versicolor* y *Lithobates catesbeianus*), así como, especies presentes en ecosistemas húmedos tropicales (e.g. *Allobates femoralis*, *Dendropsophus microcephalus*, *Eleutherodactylus coqui* y *Engysto-*

mops pustulosus). En algunos casos, los estudios de comunicación han sido realizados con especies que están presentes en bs-T de Colombia (e.g. *D. microcephalus* y *E. pustulosus*); sin embargo, estos estudios han sido en ecosistemas húmedos y en poblaciones ubicadas fuera del país. Dado que es frecuente encontrar anfibios que exhiben variación geográfica intraespecífica en comportamiento y señales de comunicación como resultado de efectos directos o indirectos de características del hábitat (Narins & Smith 1986; Wilczynski & Ryan 1999; Vargas-Salinas et al. 2014), es posible que los comportamientos y señales de comunicación exhiban diferencias entre las poblaciones en las cuales se han estudiado y aquellas presentes en bs-T. En general, la información acerca de las señales de comunicación en anfibios de Colombia, particularmente en el bs-T de la región Caribe, se basa principalmente en estudios realizados en otros países, regiones y ecosistemas. Esto puede deberse al desconocimiento de la temática o al enfoque tradicional taxonómico que se ha hecho sobre los anfibios en Colombia.

Quizá una de las contribuciones más básicas pero de una importancia indiscutible para empezar a conocer los comportamientos de comunicación en anfibios de bs-T es la caracterización del canto de advertencia (o anuncio) de las especies ahí presentes. En una revisión sobre el estado de conocimiento de este aspecto para los anfibios en bs-T del norte de Colombia es clara la falencia que hay al respecto (Fig. 1). De las más de 750 especies de anuros en Colombia, solo se ha descrito el canto de advertencia para 269 de ellas; más aún, de estas últimas especies, solo 32 están presentes en el ecosistema de bs-T (Fig. 1a). De estas 32 especies, en menos del 50% el canto de advertencia se ha descrito a partir de individuos en poblaciones de Colombia (Fig. 1b).

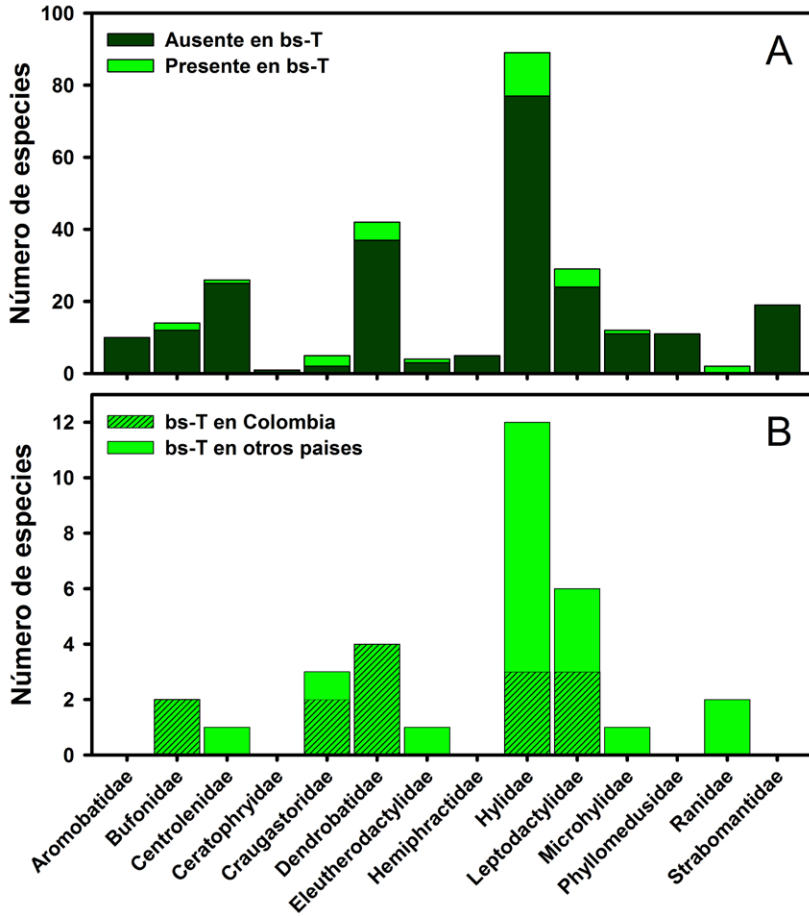


Figura 1. Resumen del estado de conocimiento sobre el canto de advertencia en anuros de Colombia. Número de especies en Colombia para los cuales se ha descrito el canto de advertencia y cuántas de dichas especies habitan en bs-T (A); de dichas especies en bs-T, se ha descrito el canto de advertencia para menos del 50% basándose en especímenes dentro del país (B).

Dado que la comunicación entre individuos es requerida en interacciones ecológicas que directamente afectan su éxito reproductivo, es de esperar que las características de estas señales sean el resultado de procesos selectivos más que de procesos estocásticos. La teoría de adaptación acústica expuesta por Morton (1975) predice que las señales acústicas exhiben adaptaciones que maximizan su distancia de transmisión acorde al hábitat en que las especies se comunican. Por ejemplo, en un hábitat boscoso, las señales acústicas a alta frecuencia se atenuarán (pérdida de intensidad) y degradarán (pérdida de

fidelidad) más rápido que señales acústicas a bajas frecuencias. Esta hipótesis se ha evaluado principalmente en aves, y muestra soporte en algunos estudios pero no en otros (Blumstein & Turner 2005; Ey & Fischer 2009). En anuros no se ha encontrado una correlación predecible entre la complejidad vegetal del hábitat y las características de las señales acústicas (Zimmerman 1983; Bosch & De la Riva 2004). Esta ausencia de asociación ha sido atribuida a sesgos metodológicos derivados de la clasificación *a priori* de los hábitats, así como a la escala y grado de detalle en la cual los investigadores han registra-

do las variables estructurales; en otras palabras, la perspectiva de los investigadores no necesariamente refleja la perspectiva de los organismos de estudio (Ziegler et al. 2011). De forma similar, en muchas especies de anuros los individuos se congregan en sitios específicos de reproducción, y en ese contexto, puede ser más importante el ruido generado por con-específicos y heteroespecíficos que las características del hábitat en sí (Gerhardt & Huber 2002; Schwartz & Bee 2013). Esta sería una hipótesis a probar en anuros de bs-T, donde la densidad de vegetación es relativamente baja en comparación a la observada en bosques húmedos tropicales montanos y de baja altitud (Dirzo et al 2011; Pizano & García 2014), y donde la densidad de individuos en congregaciones reproductivas sería particularmente alta debido a la restringida disponibilidad espacio-temporal de cuerpos de agua.

Los anfibios, al igual que otros organismos, también se comunican con heteroespecíficos. Los anfibios son depredados por muchas especies de vertebrados e invertebrados (e.g. serpientes, aves, larvas de libélulas, entre otros), y una de sus estrategias de defensa se basa en comunicación visual. Dos tipos de adaptación contrastantes que reducen la mortalidad por depredación son: camuflaje y aposematismo. Estas adaptaciones dependen de la visión del depredador y del proceso de aprendizaje o de la aversión innata del depredador a la señal exhibida por la potencial presa (Ruxton et al. 2018). Desde una perspectiva de comunicación, un animal al camuflarse con su entorno lo que busca es minimizar, e idealmente eliminar, cualquier transmisión de información sobre su presencia. Entre los anfibios en el bs-T del Caribe colombiano (e.g. *Phyllomedusa venusta*, *Engystomops pustulosus* o cualquier especie del género *Leptodactylus*) podríamos visualizar este tipo de adaptación. El aposematismo por el contrario, se

basa en la transmisión de información de advertencia por parte de la presa potencial hacia un potencial depredador. Para ello, la presa expone alguna particularidad fenotípica (señal) asociada a la tenencia de alguna característica desagradable o que indique su peligrosidad. En este contexto, sería de esperar que procesos de selección natural favoreciesen la evolución de una comunicación clara y eficiente entre presa y depredador; de esta forma, el depredador "aprendería rápido" a no atacar presas con ese tipo de señal y el costo de "enseñarle" sería menor para las presas. Entre las especies de anfibios neotropicales, las ranas *Dendrobatidae* son un modelo de estudio sobre evolución de aposematismo. *Dendrobates truncatus*, por ejemplo, es una especie de actividad diurna con bandas amarillas sobre fondo negro que hace a los individuos contrastantes con el entorno en que habitan.

Otras especies en el bs-T del Caribe colombiano, además de *D. truncatus*, pudiesen estar utilizando comunicación visual basadas en coloraciones vistosas como señales de índole aposemático. *Pleurodema brachyops* (Leptodactylidae) exhibe manchas rojas o anaranjadas en partes específicas de su cuerpo que pudiesen estar enviando información de advertencia a eventuales depredadores que arriban a sus congregaciones reproductivas (Fig. 2). Este patrón de coloración ha sido asociado tradicionalmente, a un comportamiento deimático (Martins 1989); es decir, un comportamiento antidepredatorio en el que por lo general se emplean patrones de color brillante en zonas ocultas del cuerpo, acompañado de bosquejos corporales en forma de ojos (eyespot). Estos patrones solo se muestran en presencia del depredador y aprovecha la aversión innata en él, por lo cual, no requiere aprendizaje como en el caso del aposematismo (Umbers et al. 2017). En la actualidad, en un estudio que sigue métodos sugeridos por

Saporito et al. (2007) y Amézquita et al. (2013), se emplean modelos de parafina que imitan señales deimáticas en *P. brachyops*, para evaluar si en esta especie sucede o no deimatismo (Rueda-Solano et al. En preparación).

Así mismo, *Colostethus ruthveni* y *Allobates wayuu* son especies con características de coloración que sugieren que en ellas hay comunicación visual de advertencia. Estas ranas son generalmente consideradas crípticas, debido a su coloración marrón en la mayoría de su cuerpo, en comparación con otras especies de la familia Dendrobatidae, las cuales po-

seen colores vivos y llamativos; sin embargo, estas dos especies exhiben manchas amarillas o doradas en el extremo proximal del húmero, y franjas brillantes dorso-laterales, las cuales son más conspicuas cuando los individuos despliegan sus cantos (Fig. 3). Esto último debido a que durante la emisión de cantos, es notorio un oscurecimiento de la coloración general de los machos (Luis A. Rueda-Solano, observaciones personales). Dicho oscurecimiento corporal durante la actividad vocal, ocurre en otras especies de Dendrobatidos y Aromobatidos considerados crípticos, lo cual se ha interpretado como una estrategia de comunicación intersexual, más que antidepredatoria (Wells 2007).



Figura 2. Macho de *Pleurodema brachyops* cantando desde la superficie del agua en una charca temporal y exhibiendo posible coloración de advertencia en las extremidades posteriores y en su parte inguinal.

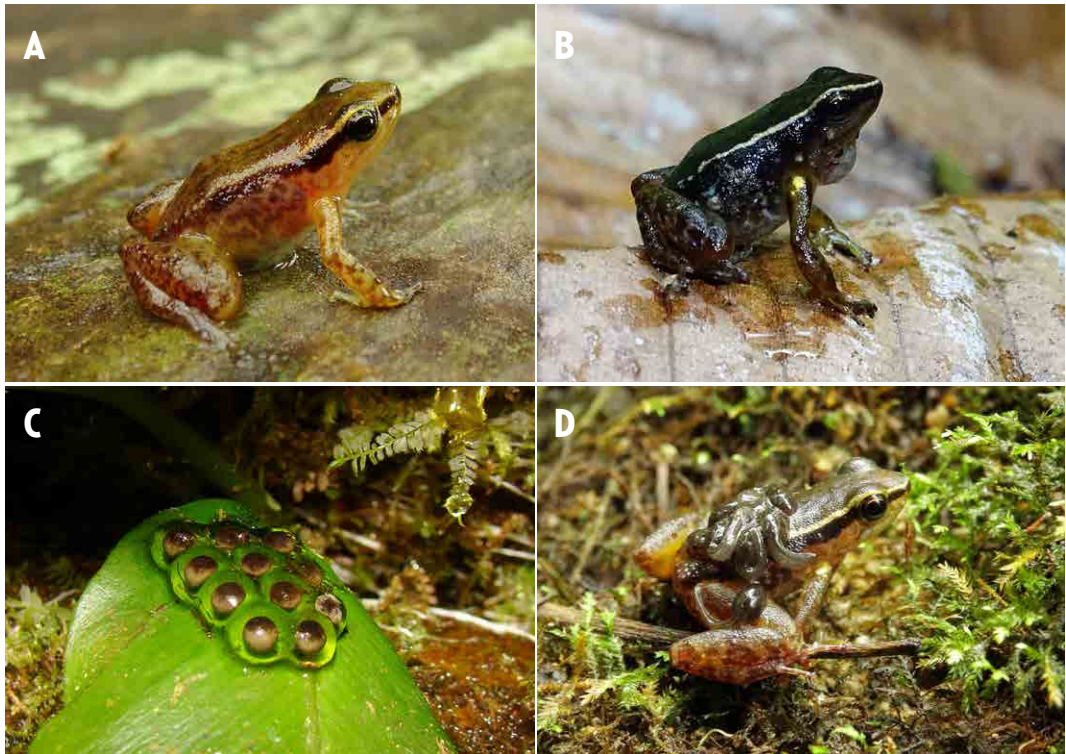


Figura 3. Ranita venenosa *Colostethus ruthveni*, especie de la familia Dendrobatidae considerada como críptica (A); sin embargo, los individuos exhiben puntos o líneas coloridas en sus partes humeral y dorso-laterales que son particularmente conspicuas cuando los machos cantan en época reproductiva (B). Postura de huevos de *C. ruthveni* (C) y macho cargando renacuajos en su dorso a cuerpos de agua donde terminarán su metamorfosis (D).

Los anfibios son en general animales muy solitarios en su etapa postmetamórfica; las interacciones sociales en sus etapas juveniles, preadultos y adultos casi que se limitan a los eventos reproductivos. En etapas de embriones y de renacuajo por el contrario, las interacciones entre individuos son íntimas y una adecuada comunicación entre ellos puede determinar su sobrevivencia (Alford 1999; Hoff et al. 1999). En embriones de ranas con ovoposiciones en sustratos vegetales fuera del agua se ha comprobado la capacidad de captar señales de tipo táctil y vibracional que permiten a los individuos decidir sobre adelantar o no la eclosión del huevo ante el riesgo de ser depredados (Warkentin 1995; 2005, 2011). Comportamientos similares pudieran estar presentes en especies de bs-T tales como *Phyllomedusa venusta* (Mendoza-Roldán 2017; Fig. 4) o *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Delia et al. 2017).

Entre renacuajos se ha comprobado el uso de señales químicas y visuales que le permiten a los individuos reconocer entre conespecíficos y heterospecíficos, y así, formar agrupaciones con familiares o decidir a quién depredar o no (Blaustein & Walls 1995). Las especies de anfibios en bs-T del Caribe colombiano pueden ser una oportunidad interesante para el estudio de señales de comunicación entre renacuajos, ya que muchas de ellas se reproducen en un mismo cuerpo de agua y por lo tanto, las interacciones entre conespecíficos y heterospecíficos son potencialmente frecuentes e intensas; sin embargo, este tópico de investigación se ha desarrollado muy poco en Colombia, a tal punto que quizás los únicos estudios relacionados son aquellos hechos con *Smilisca phaeota* en selva húmeda tropical (Gutiérrez-Cárdenas 2006a, b).

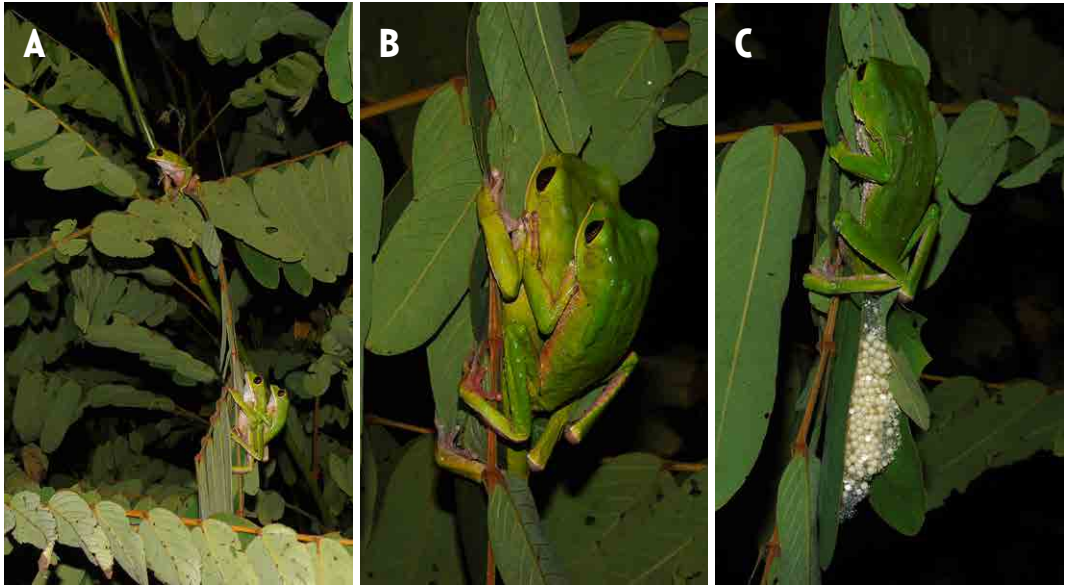


Figura 4. *Phyllomedusa venusta* es una rana arbórea de reproducción explosiva cuyo modo reproductivo consiste en huevos arbóreos que al eclosionar permiten que los embriones caigan al agua donde terminan su metamorfosis. Ranas en cortejo (A), ranas en amplexus (B), postura de los huevos (C).

Así como una misma señal de comunicación es constituida por varios componentes que pueden evolucionar de forma semi-independiente, un mismo individuo puede comunicarse a través de varias modalidades sensoriales. La comunicación a través de dos, o incluso más modalidades sensoriales, puede ser un aspecto frecuente en anfibios, pero solo hasta hace poco se ha empezado a documentar empíricamente esta interacción (Narins et al. 2003; Brunetti et al. 2014; Preiningner et al. 2013; Starnberger et al. 2014). Por ejemplo, en *Engystomops pustulosus*, los machos se comunican con conspecíficos a través de señales acústicas y visuales. En esta especie los machos se congregan alrededor de charcas temporales o cuerpos lénticos permanentes y cantan desde la superficie del agua (Fig. 5a, b). El canto de advertencia consiste en un "Wine" y uno o varios "Chuck"; el Chuck puede ser emitido o suprimido voluntariamente por un macho y dicha decisión depende del equilibrio entre los potenciales costos y beneficios de hacerlo. Un macho que emita Chucks en su canto incrementa la probabilidad de atraer una hembra y ellos están más dispuestos a emitirlos cuando la densidad de machos competi-

dores se incrementa; sin embargo, el Chuck también hace al emisor más detectable por depredadores y moscas parásitas (Ryan et al. 1982; Bernal et al. 2006). Además de los cantos, los machos exhiben en su saco bucal una línea blanca que es utilizada por las hembras como señal visual para seleccionar pareja (Rosenthal et al. 2004).

Dado que en *E. pustulosus* el comportamiento de emisión de cantos por los machos, y posiblemente el nivel de selectividad de las hembras, está influenciado por la presencia de depredadores y parásitos (Ryan et al. 1982; Bernal et al. 2006), sería interesante realizar estudios en poblaciones de esta especie en el bs-T del Caribe colombiano. Esto debido a que los estudios mencionados con esta especie han sido realizados en selva húmeda tropical (Ryan 2011), y es de esperar que en bs-T la distribución espacio-temporal de cuerpos de agua sea diferente y por ende, la densidad de machos competidores y la percepción de riesgo de depredación. Un ejemplo de las variaciones en comportamiento de canto que pudiesen darse debido a cambios en la percepción de riesgo de depredación

fue documentada en la rana de cristal *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Delia et al. 2010). Estos autores encontraron que en poblaciones donde el riesgo de depredación por el murciélago *Trachops cirrhosus* aparenta ser alta, los machos cantan desde el envés de las hojas mientras que, en poblaciones donde dicho riesgo es mucho menor, los machos cantan desde el haz de las hojas.

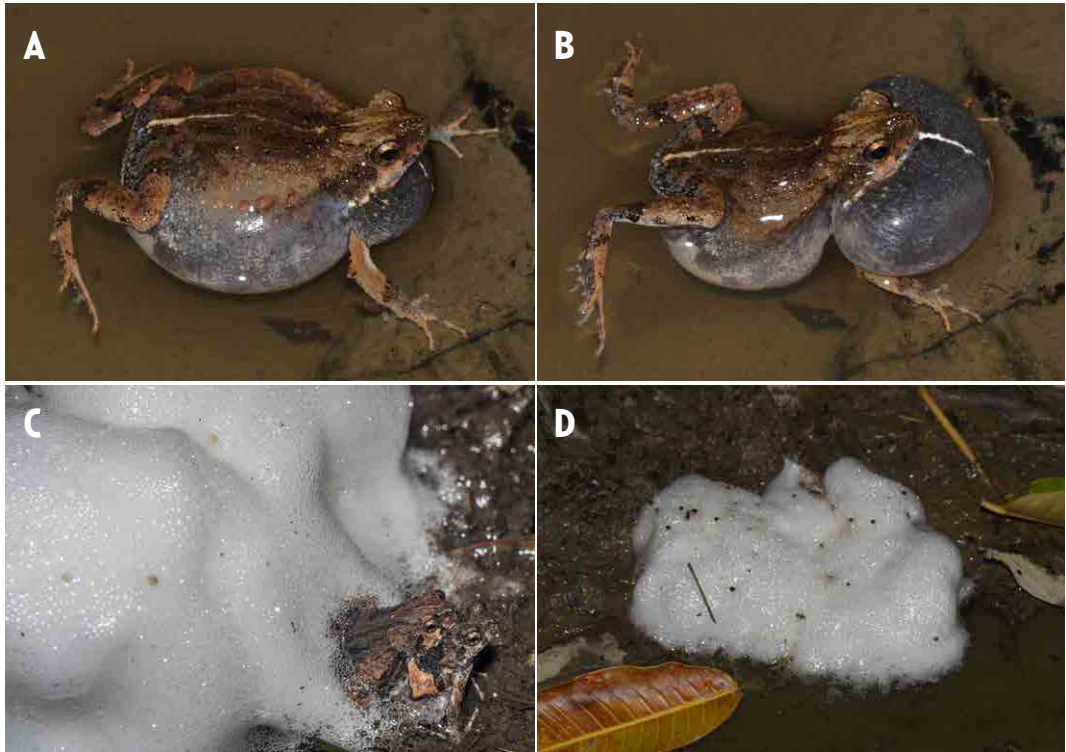


Figura 5. Secuencia del comportamiento reproductivo en la rana túngara, *Engystomops pustulosus*. Macho cantando desde la superficie del agua para atraer pareja (A y B), y construcción del nido de espuma donde serán depositados los huevos y el esperma para su fertilización y desarrollo de los embriones (C y D).

Comunicación en reptiles

La comunicación acústica no es tan difundida en reptiles como en anfibios, sin embargo, está presente en tortugas, caimanes y algunos lagartos, especialmente en un contexto de comunicación a corta distancia. En tortugas tapaculo *Kinosternon scorpioides* mantenidas en cautiverio, se ha registrado sonidos de poca intensidad que pudiesen ser importantes en contextos sociales (M.A. Bedoya-Cañón, observaciones personales). En varias especies de cocodrilos también es común la comunicación acústica entre las crías y sus padres; las crías producen vocalizaciones a manera de chillidos y chasquidos con los cuales llaman a sus madres durante el nacimiento o en situaciones de amenaza (Medem 1981). Asimismo, es común escuchar en las casas de los centros urbanos ubicados en el bs-T, los chasquidos de la salamanesca blanca (*Hemidactylus frenatus*) durante la noche. Estos gecónidos despliegan un amplio repertorio acústico que puede ser agrupado en dos tipos: 1) llamadas de comportamiento social, y 2) llamadas agonísticas y de defensa territorial, siendo estas últimas las más comunes. Estos tipos de llamadas se ven seriamente afectadas por la tempe-

ratura del aire, en la cual la frecuencia de vocalizaciones (chasquidos) aumenta con el incremento de la temperatura (Marcellini 1974). Dado el incipiente conocimiento de la comunicación acústica entre los reptiles, es necesario ahondar de forma significativa en esta línea de investigación, ya que se ha trabajado muy poco en las especies de reptiles presentes no solo en el bs-T del Caribe colombiano, sino en el país en general.

La hipótesis de adaptación acústica mencionada previamente en la sección de anfibios fue complementada y ampliada a señales de comunicación en diversas modalidades sensoriales por Endler (1992): *sensory drive*. Esta hipótesis predice que las señales de comunicación se adaptan a las características del hábitat, de tal forma que tienden a ser conspicuas y fácilmente detectables por los receptores. Más aún, dichas adaptaciones a las condiciones locales de hábitat pueden promover divergencia intraespecífica en las señales de comunicación entre poblaciones y eventualmente podría terminar en especiación (Boughman 2002). La hipótesis de *sensory drive* ha recibido respaldo empírico en torno a las señales de comunicación visual basadas en la coloración de los individuos (Gómez & Théry 2004; Maan et al. 2006; Seehausen et al. 2008). En reptiles neotropicales, uno de los grupos en que más estudios se han realizado con respecto a esta hipótesis son los lagartos del género *Anolis* (Losos 2009). En estos lagartos es común observar despliegues visuales que incluyen posturas corporales, movimientos de cola y principalmente extensiones de su gula.

La coloración en la gula ha sido reconocida desde hace años como una característica diagnóstica para cada especie de *Anolis* y con un importante rol en la comunicación entre conespecíficos y heterospecíficos (Losos 1985). Bajo la hipótesis de *sensory drive* se predice que las especies de interior de bosque donde la luminosidad es relativamente baja y con poca incidencia de radiación ultravioleta, el color de la gula en las especies de *Anolis* tienden a tener colores contrastantes con el verde predominante en el hábitat. Por ejemplo, el color amarillo-anaranjado de la gula en los machos de *Anolis gaigei* (Fig. 6a). Por el contrario, en especies de hábitats abiertos donde la incidencia de radiación ultravioleta es mayor que en el interior de hábitats boscosos, la gula tiende a ser negra o de colores oscuros, dado que estos colores reflejan mucha radiación ultravioleta (e.g. *Anolis aeneus*; Fig. 6b). Algunos autores han encontrado evidencia que respalda estas predicciones mientras que otros no lo han hecho; así que, más estudios son requeridos (Fleishman et al. 2009; Macedonia et al. 2014).

Otra forma en que los lagartos pueden incrementar la detectabilidad de sus señales visuales en el hábitat es a través de movimientos de su cabeza con un patrón contrastante al movimiento predominante en la vegetación de fondo (Vitt & Caldwell 2014). Estos despliegues visuales de movimiento de cabeza son más documentados en las familias relacionadas a Iguánidos, en los que se destacan los *Anolis* como ejemplos clásicos de este tipo de comportamiento (Fleishman 1992, 2000). Además del tamaño, color y patrones del abanico gular, los machos incluyen diferentes despliegues de movimiento de su cabeza, incluso puede haber "firmas individuales" de despliegues que las hembras pueden reconocer y preferir según el vigor del despliegue (Vitt & Caldwell 2014). En general, este sería un campo de investigación potencialmente fructífero con las especies de bs-T en el Caribe colombiano, donde es frecuente encontrar lagartos realizando despliegues visuales, ya sea en contextos de atracción de pareja, o en contextos agonísticos cuando un individuo defiende su territorio (Fig. 5c,d).



Figura 6. Ejemplo de despliegues visuales en lagartos de bs-T del Caribe colombiano. Macho de *Anolis gaigei* (Dactyloidae) (A); nótese la gula con preponderancia de color amarillo y rojo, lo cual, es acorde a lo esperado en especies de hábitats boscosos según la hipótesis de *sensory drive*. Macho adulto de *Anolis auratus* exhibiendo la gula (B); acorde a *sensory drive*, en especies de *Anolis* que habitan áreas abiertas la gula negra favorece la comunicación entre individuos ya que este color refleja mucho en el espectro de luz ultravioleta que es alta en estos hábitats. Macho de *Stenocercus erythrogaster* (Tropiduridae) en posición de defensa de territorio y despliegue de movimientos de cabeza (C). *Gonatodes vittatus* (Sphaerodactylidae) exhibiendo comportamientos territoriales y coloraciones llamativas (D).

Al igual que en los anfibios, hay especies de reptiles con señales de coloración que cumplen una función de advertencia hacia potenciales depredadores. Entre los ejemplos más famosos están las serpientes corales de la familia Elapidae y que en el bs-T del Caribe colombiano, está representada por *Micrurus dissoleucus* y *M. dumerilii* (Fig. 7a, b). Ahí también están presentes algunas especies que se benefician de imitar dichas coloraciones y aparentar alta peligrosidad a los potenciales depredadores (e.g. falsa coral *Erythrolamprus bizonus*, Fig. 7c). Esta estrategia es conocida como mimetismo Batesiano; es decir, cuando un organismo inofensivo (el mimético) exhibe patrones de color o conductuales de organismos potencialmente tóxicos, venenosos o impalatables (el modelo) que coexisten con él (Stevens 2013).

Además de la comunicación acústica y visual, la comunicación química hace parte fundamental de las modalidades en que los reptiles perciben su ambiente. Particularmente, en las serpientes y lagartos la comunicación química es una de sus principales formas de explorar su ambiente. Múltiples investigadores durante los años 1920 y 1930, demostraron que existe una fuerte correlación entre la frecuencia de proyección de lengua y la percepción química: las moléculas adquiridas por la lengua estimulan las estructuras quimiosensoriales ubicadas en el paladar; a este grupo de quimiorreceptores se les llamó órganos vomeronasales u órgano de Jacobson (Lillywhite 2014). Cuando los lagartos y serpientes proyectan su lengua de forma repetida hacia el aire que los circunda, capturan moléculas disueltas en él, que les alertan sobre la presencia de una potencial presa, depredador o pareja (Fig. 8). No obstante, el sistema quimiosensorial de estos reptiles no se reduce únicamente al órgano vomeronasal ubicado en el paladar, y por el contrario, ellos emplean de forma amplia su epitelio olfativo ubicado en la cavidad nasal. A su vez, los nervios que conducen las señales olfativas desde el epitelio olfativo y el órgano vomeronasal al cerebro son independientes y estimulan regiones distintas del bulbo olfatorio accesorio del cerebro (Halpern 1992; Lillywhite 2014). Esta separación del sistema olfativo y el órgano vomeronasal permite a las serpientes y lagartos percibir de forma diferencial los estímulos químicos volátiles en su entorno. De forma similar, las señales de cada órgano vomeronasal parecen ser procesadas por separado dentro del cerebro, para que el animal sea capaz de discriminar los estímulos de cada bifurcación de la lengua, y por lo tanto, detectar diferencias direccionales de moléculas olorosas en el ambiente. No obstante, la evidencia disponible de cómo los escamados discriminan los odorantes dentro de su entorno es incipiente, por lo cual es necesario realizar estudios detallados para tener un conocimiento adecuado sobre este tema (Lillywhite 2014).

Los lagartos a diferencia de las serpientes, poseen un tercer sistema quimiosensorial, el gusto. La lengua de los lagartos posee un sinnúmero de papilas gustativas, mientras que en serpientes son casi ausentes (Schwenk 1985). En numerosas especies



Figura 7. Ejemplo de especies de serpientes aposemáticas en bs-T del Caribe colombiano: *Micrurus dissoleucus* (A) y *Micrurus dumerilii* (B). Falsa coral en bs-T exhibiendo patrón de coloración interpretado tradicionalmente como ejemplo de mimetismo Batesiano: *Erythrolamprus bizonus* (C).



A

B

C

de lagartos se ha observado cómo estos animales lamen las superficies del suelo de su ambiente, o incluso, los cuerpos de sus parejas durante los eventos de cortejo y apareamiento (Fitzgerald 1945). Estos comportamientos han sido explicados como una estrategia exploratoria cuando las lagartijas se exponen a situaciones o entornos novedosos (De Fazio et al. 1977), y como mecanismo de reconocimiento táctil de su entorno (Moncrieff 1967). La diferencia entre los tres sistemas quimiosensoriales presentes en las lagartijas radica en que los sistemas olfatorios (epitelio nasal y órgano vomeronasal) detectan únicamente moléculas volátiles en el aire, mientras que el gusto detecta moléculas disueltas en el agua. Los grados absolutos y relativos de desarrollo de estos sistemas varían entre los diferentes taxa de lagartos (Cooper 2007).

Por otro lado, los cocodrilos emplean su epitelio olfativo como su sistema quimiosensorial principal, ya que carecen de órgano vomeronasal (Halpern 1992). No obstante, los juveniles de numerosos cocodrilianos presentan este órgano en etapas tempranas, pero este se pierde a medida que se convierten en adultos (Parsons 1959). Para el caso de las tortugas, el órgano vomeronasal está presente; sin embargo, exhibe una menor respuesta ante las moléculas odorantes en comparación con la respuesta observada en lagartijas (Halpern 1992). En contraste a los escamados que poseen bulbos olfativos cerebrales de tamaño variable, las tortugas y cocodrilos presentan siempre bulbos olfativos cerebrales grandes (Halpern 1992).

Figura 8. Ejemplo de reptiles proyectando su lengua de forma repetida hacia el aire que los circunda para percibir su entorno. *Tupinambis aff teguixin* (A), *Spilotes pullatus* (B), *Leptodeira annulata* (C).



Cryptobatrachus boulengeri transportando sus crías en el dorso

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA

En bs-T son relativamente escasos los cuerpos de agua permanente y los ambientes húmedos; por lo tanto, los organismos que ahí persisten deben exhibir comportamientos, morfologías y una fisiología que les permita sobrevivir en dichas condiciones. Por ejemplo, los anfibios y algunos reptiles reducen su metabolismo y permanecen enterrados durante períodos de sequía para emerger cuando comienza el periodo de lluvias y los recursos necesarios para alimentarse empiezan a estar disponibles (Díaz-Merlano 2006). La reproducción por supuesto no es ajena a esta situación, de ahí que las especies que habitan

en bs-T exhiben patrones de actividad reproductiva fuertemente asociados a las estaciones lluviosas. Se resalta que la ecología reproductiva de anfibios y reptiles abarca tópicos amplios que pueden conllevar a que ciertos individuos sean más exitosos que otros en reproducirse (e.g. número de parejas obtenidas en cada temporada reproductiva y forma en que se obtienen, inversión energética durante o después de la reproducción); no obstante, enfocaremos la discusión de la ecología de anfibios y reptiles del bs-T acorde a factores ambientales y la alta estacionalidad presente en este ecosistema.

Ecología reproductiva de anfibios

El modo reproductivo de una especie está definido por el sitio de deposición de huevos, características de las posturas, tipo de desarrollo embrionario y larval y si está presente, tipo de cuidado parental (Duellman & Trueb 1994). Los anfibios presentan una alta diversidad de modos reproductivos, conociéndose más de 40 solo para anuros (Pough et al. 2016). Dichos modos reproductivos incluyen, por ejemplo, la deposición de cientos o miles de huevos en charcas y lagunas donde la presencia de cuidado parental es poco frecuente (Fig. 9), la deposición de pocos huevos en un medio terrestre y el despliegue de diversos tipos de cuidado parental (Fig. 3c, d) y la vivipari-

dad. La evolución de la reproducción terrestre de los anfibios ha sido tradicionalmente atribuida al resultado de presiones selectivas promovidas por los altos niveles de depredación de huevos y renacuajos en cuerpos de agua (Duellman & Trueb 1994; Gómez-Mestre et al. 2012), pero recientemente Zamudio et al. (2016) proponen una hipótesis complementaria basada en selección sexual. Por otro lado, la evolución de modos reproductivos con ovoposiciones fuera del agua, está asociada a cambios importantes en la historia de vida de las especies; por ejemplo, una reducción en el número de huevos pero un incremento en el tamaño promedio de cada huevo (Wells 2007; Gómez-Mestre et al. 2012).

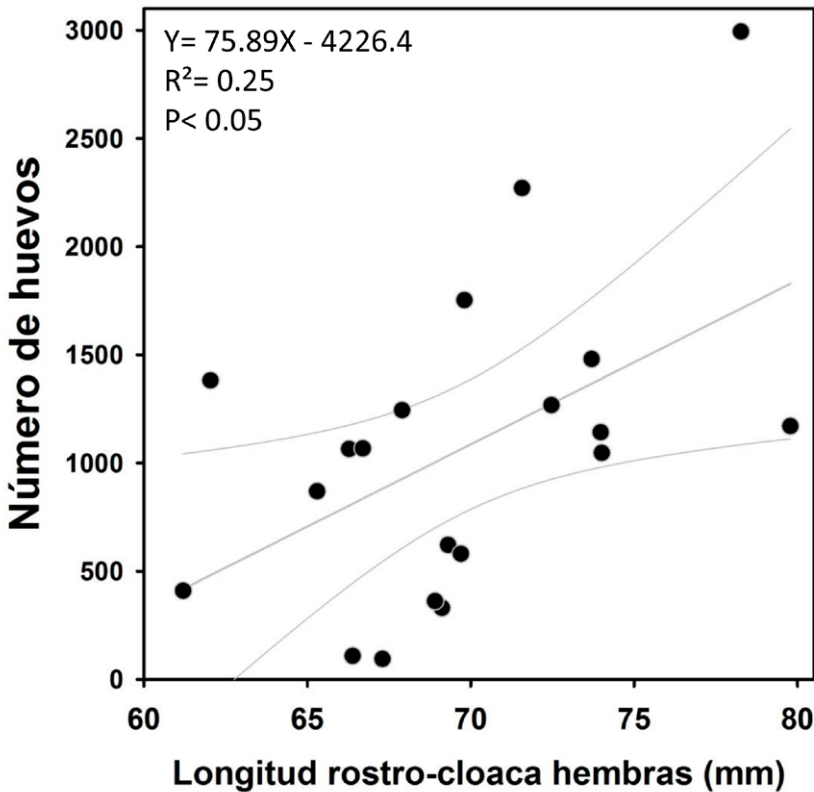


Figura 9. Relación entre tamaño corporal (longitud rostro-cloaca, LRC) y tamaño de posturas (número huevos) en hembras del sapo cornudo *Ceratophrys calcarata* (Ceratophryidae). En especies como esta, donde el modo reproductivo es con ovoposición acuática, el tamaño de las posturas es mayor al presente en aquellas especies con modos reproductivos con ovoposición fuera del agua. En ambos tipos de especies es frecuente encontrar que hembras grandes dejan posturas con mayor número de huevos que hembras pequeñas; sin embargo, esta relación tiende a ser más fuerte en especies con ovoposiciones acuáticas y sin cuidado parental.

Los modos reproductivos predominantes de los anfibios presentes en el bs-T muestran una clara tendencia a estar asociados a cuerpos de agua (Lee 1993; Duellman & Thomas 1996). De hecho, en el Caribe colombiano predominan especies que se reproducen en lagunas, charcas temporales y riachuelos, ya sea que su ovoposición ocurra directamente en el agua o en sustratos adyacentes (Lynch 2006; Fig. 10). Uno de los modos reproductivos más comunes entre las especies que habitan en bs-T consiste en dejar huevos en nidos de espuma, como es el caso de *Engystomops pustulosus* (Fig. 5c,d) y especies del género *Leptodactylus*. Dejar los huevos en nidos de espuma es considerado una adaptación

a ambientes secos con lluvias estacionales (Duellman & Thomas 1996), ya que ellos tienen compuestos proteicos que protegen los embriones durante su desarrollo, funcionan como fuente de alimento, retardan la desecación de los huevos por radiación solar, y proveen ambientes cálidos propicios para un acelerado desarrollo embrionario (Dobkin & Gettinger 1985; Méndez-Narváez et al. 2015). Por el contrario, en bs-T la riqueza de especies con ovoposición fuera del agua es relativamente baja, lo que se atribuye a que estos modos reproductivos requieren de ambientes húmedos, como es el caso de especies de las familias Dendrobatidae (Fig. 3), Craugastoridae, Phyllomedusidae (Fig. 4) y Centrolenidae.



Figura 10. Amplexo (A) y postura (B) de *Boana xerophylla*. El modo reproductivo de esta especie y otras ranas relacionadas (conocidas como ranas plataneras) incluye la ovoposición de cientos o miles de huecillos inmersos en una capa gelatinosa flotante; los huevos son puestos en una vasija de sustrato lodoso o arenoso que es construida por el macho o que está disponible en el hábitat.

Por otro lado, las reproducciones de los anuros son categorizados generalmente como de estrategia prolongada o explosiva, aunque estos dos extremos hacen parte de un continuo que depende de la interacción de factores tales como la densidad de individuos y la distribución de recursos en el tiempo y el espacio (Wells 1977, 2007). Las especies que presentan reproductores prolongados son aquellas cuyos eventos reproductivos ocurren en sitios de ovoposición relativamente estables en el tiempo y por tanto, duran semanas o meses. Estos sitios pueden abarcar grandes áreas y en ellos la densidad de individuos es baja debido a que se encuentran dispersos en el espacio. Mientras que las especies con reproductores explosivos se caracterizan por presentar eventos reproductivos de poca duración (i.e. horas, días) que ocurren en lugares poco estables tales

como charcas que se forman después de fuertes lluvias. Además, estos sitios suelen estar restringidos en el espacio, y por tanto, la densidad de individuos en ellos es alta. Dadas las características climáticas de bs-T, la disponibilidad de cuerpos de agua para reproducirse es restringida. Este patrón de disponibilidad espacio-temporal de un recurso tan esencial para la reproducción de los anfibios sugiere que las especies de anuros en bs-T del Caribe tenderían a ser de reproducción explosiva. Tal es el caso de *Ceratophrys calcarata* (Fig. 11), *Phyllomedusa venusta*, *Rhinella horribilis*, *R. humboldti*, *Scarthyia vigilans*, *Scinax ruber* y *Trachycephalus typhonius*. No obstante, algunas especies de la región tienden a ser de reproducción prolongada; por ejemplo, *Dendropsophus microcephalus*, *D. ebraccatus* y *D. phlebodes* (Schwartz & Wells 1984), *Engystomops pustulosus* (Ryan 1985).



Figura 11. Imágenes de un evento de reproducción explosiva (Abril de 2011) del sapo cornudo *Ceratophrys calcarata* (Ceratophryidae) en Riohacha, departamento de La Guajira.

Todo lo anterior afecta directa o indirectamente el comportamiento que exhiben los individuos y los patrones de apareo en un evento reproductivo en particular. En las especies de reproducción prolongada, es usual encontrar a los machos cantando durante época reproductiva, alrededor de cuerpos de agua y desde sitios particulares que ellos defienden para atraer a las hembras. Cuando las hembras arriban al cuerpo de agua es factible que se dirijan hacia algún macho, ya sea acorde a preferencias particulares o porque son más conspicuos y fáciles de detectar (Gerhardt 1991; Gómez et al. 2009); sin embargo, en las especies de reproducción explosiva, la densidad de machos puede incrementar lo suficiente para que ellos dejen de cantar y empiecen a buscar activamente en agua o tierra a las hembras que van arribando a reproducirse. Esto último limita que las hembras puedan expresar alguna preferencia de apareo por algún macho en particular, ya que es muy probable que sean interceptadas y amplexadas por uno o varios de ellos. Dado el comportamiento de los machos, en reproductores explosivos es común observar las conocidas "bolas de apareo" donde una hembra podría incluso morir sofocada por acción de los mismos machos (Emlen & Oring 1977; Arak 1983).

Dado que generalmente la proporción sexual en los eventos reproductivos tiende a estar sesgada a un mayor número de machos que de hembras, solo algunos de ellos lograrán reproducirse. Este sesgo está asociado a múltiples factores, entre ellos la diferencia en costos de producción entre gametos masculinos y femeninos, pero su discusión va más allá que de los objetivos propuestos en este capítulo; los interesados en profundizar sobre este tema pueden consultar Andersson (1994), Clutton-Brock (2007) y Togashi & Cox (2011). Al final de la temporada reproductiva, la diferencia que se da entre machos con respecto al número de parejas obtenidas es mucho mayor en especies con reproducción prolongada que en aquellas con reproducción explosiva (Duellman & Trueb 1994; Wells 2007). Lo anterior debido a que en reproducción prolongada las hembras arriban eventualmente y tienen más oportuni-

dad de manifestar sus preferencias de apareo; así, un macho puede aparearse y estar listo para hacerlo nuevamente cuando arriben otras hembras. En las especies de reproducción explosiva por el contrario, dado que las hembras arriban casi simultáneamente, mientras un macho se está apareando otros también lo hacen. Esta sincronía limita la oportunidad de que algunos machos monopolicen muchas hembras. No conocemos estudios publicados sobre patrón de apareo y diferencias en éxito de apareo entre machos realizados en poblaciones de anfibios y reptiles del bs-T del Caribe colombiano.

Ecología reproductiva de reptiles

La marcada estacionalidad en los regímenes de lluvias en el bs-T, es tal vez una de las características ambientales que más limita o favorece el establecimiento de especies animales y vegetales en este tipo de ecosistema. En el caso particular de los reptiles, las altas temperaturas a lo largo del año, las prolongadas sequías y la baja humedad relativa en los hábitats del bs-T, favorecen su establecimiento. Esto debido a la gran dependencia de estos vertebrados a la temperatura ambiental (ectotermia) para realizar todas sus actividades (Shine 2005). De allí, que la riqueza de especies de reptiles en bs-T sea usualmente mayor que la de anfibios (Rodríguez et al. 2005; Acuña-Vargas et al. 2015). En esta sección del capítulo haremos énfasis en aspectos relacionados a la evolución de viviparidad en reptiles, pero es de aclarar que la ecología reproductiva en estos vertebrados incluye aspectos interesantes de cortejo (Fig. 12a) y cuidado parental que pueden ser consultados en Gans (1996), Balshine (2012), Vitt & Caldwell (2014), y Pough et al. (2016).

Los rasgos reproductivos en los reptiles guardan una estrecha relación con la temperatura ambiental y la estacionalidad climática, ya que estas inciden directamente en los modos, ciclos reproductivos y determinación del sexo. Comparados con los anfibios, la diversidad de modos reproductivos en reptiles es baja (Vitt & Caldwell 2014) y en general, se reconocen dos: la oviparidad, la cual consiste en la deposición de huevos, y la viviparidad (Fig. 12b-d),

la cual implica el nacimiento de individuos completamente formados. La oviparidad es el modo reproductivo más común en reptiles y se considera su condición ancestral (especialmente entre los escamados). En consecuencia, la viviparidad es la condición derivada que ha evolucionado en múltiples linajes de manera independiente, llegando a presentar reversiones hacia la oviparidad en casos muy particulares (Blackburn 2006; Shine 2015). Los modos reproductivos en reptiles han sido ampliamente estudiados desde una visión adaptacionista, que identifica las fuerzas selectivas que operaron durante las transiciones que llevaron de la oviparidad a la viviparidad (Tinkle & Gibbons 1977; Shine 1995).



Figura 12. Cortejo en *Cnemidophorus gaigei* (Teiidae) donde los machos persiguen y acosan a las hembras dentro de su rango de hogar durante tiempos prolongados (A); nidada comunal de *Hemidactylus frenatus* (Gekkonidae) (B); hembra y puesta de *Loxopholis rugiceps* (Gymnophthalmidae) (C) y lagartija vivípara *Marisora* cf. *falconensis* (Scincidae) (D).

Dentro de las especies de reptiles ovíparas existe una gran variación en el desarrollo y retención de los huevos previa a su ovoposición. A través de análisis comparativos y experimentos de manipulación de regímenes térmicos (Shine 1985; Burger 1989), se ha podido determinar que los principales factores en la retención de los huevos es el comportamiento termoregulatorio materno y las condiciones hídricas ambientales (Shine & Thompson 2006). Particularmente, se ha demostrado que cambios en la temperatura térmica de la hembra gestante incrementa sustancialmente la viabilidad de la crías (Gao et al. 2010). Este tipo de adaptación necesariamente conlleva a relaciones costo-beneficio entre el fitness de la hembra gestante

y el costo de reproducción. Por ejemplo, el mantener los huevos dentro del cuerpo de manera prolongada disminuye la posibilidad de producir más de una postura o cría por época reproductiva y aumenta la posibilidad de depredación de la hembra gestante debido a su limitada movilidad (Shine 2005). No obstante, en climas fríos (zonas templadas del planeta o por encima de 2000 metros de altitud) los beneficios de esta estrategia adaptativa son mayores que los costos asociados. En términos de beneficios, la retención del huevo maximiza la viabilidad del desarrollo del embrión, ya que la temperatura de la hembra gestante y el ambiente o lugar de postura son significativamente diferentes en climas fríos. Por otro lado, los costos asociados a la retención de huevos son la marcada disminución en su número, o la reducción a una única postura durante toda la época reproductiva (Tinkle & Gibbons 1977).

La transición de oviparidad a viviparidad se ha pensado como una secuencia de cuatro fases independientes: 1) un aumento gradual del tiempo de gestación de los embriones dentro de los oviductos antes de ser ovopositados (retención de huevos) manteniendo una nutrición lecitotrófica; 2) reducción de la cáscara del huevo hasta formar una placenta simple que permite el intercambio de gases; 3) desarrollo de una incipiente placenta estructurada, la cual permite el paso de pequeñas cantidades de nutrientes de la madre hacia el embrión, suplementando los nutrientes proporcionados en la yema; y 4) desarrollo de una placenta matrotrofica que suministra todos los nutrientes de la madre hacia el embrión sin la intervención de nutrientes provistos en la yema (Wourms 1981). No obstante, en la actualidad, análisis filogenéticos han proporcionado evidencia robusta que indica que la evolución de la viviparidad en reptiles no sigue estrictamente estas cuatro fases, sino que ha evolucionado de forma simultánea tanto con placentas que presentan sacos vitelinos como con corioalantoides (Blackburn 2006). Este hecho sugiere que el patrón evolutivo de la viviparidad es más consistente con el modelo de equilibrio puntuado, es decir, la generación de cambios evolutivos instantáneos en tiempos geológicos cortos (Cadena-Monroy 2009; Eldredge & Gould 1972), que con el modelo darwiniano tradicional de evolución gradual, en el cual los cambios evolutivos

ocurren lentamente de manera progresiva durante tiempos geológicos largos (Blackburn 2006).

En razón de lo anterior y dada la alta frecuencia de especies vivíparas que habitan en las zonas frías del planeta, Tinkle & Gibbons (1977) hipotetizaron que la evolución de la viviparidad en los reptiles (particularmente en escamados) se dio bajo condiciones de clima frío. Esta hipótesis predice una correlación entre el modo reproductivo de las especies con la altitud y la latitud en la cual habitan (Qualls & Andruw 1999; Hodges 2004). En otras palabras, se espera un mayor número de especies vivíparas con el aumento de la altitud y la latitud. Asimismo, de acuerdo con esta hipótesis, el ensamblaje de reptiles en bs-T sería un claro ejemplo de este patrón al presentar diferencias significativas entre la frecuencia de especies ovíparas (90%) y vivíparas (10%) (Tabla 1). Serpientes como *Boa constrictor*, *Bothrops asper*, *Corallus ruschenbergii*, *Crotalus durissus*, *Porthidium lansbergii*, *Helicops danieli*, *Thamnodynastes gambotensis*, y *T. paraguanae* serían excepciones al ser especies vivíparas en zonas de altitud y latitud baja.

La hipótesis propuesta por Tinkle & Gibbons (1977) ha sido probada parcialmente, mostrando un fuerte soporte hacia la correlación entre altitud y modo reproductivo, pero no así para la correlación entre latitud y modo reproductivo (Hodges 2004). De forma similar, cuando se considera la inercia filogenética en la evaluación de esta hipótesis, numerosos investigadores concluyen que las especies vivíparas no son parte de un clado monofilético. De hecho, la viviparidad ha evolucionado más de una vez de forma independiente en los diferentes grupos en los que se presenta (e.g. lagartos cornudos [*Phrynosoma* spp.], lagartos espinosos [*Sceloporus* spp.], serpientes acuáticas continentales [tribu *Hydropsini*], entre otros) sin que su aparición esté correlacionada con la distribución latitudinal de las especies (Hodges 2004; Calderón-Espinosa et al. 2006; Braz et al. 2016). Lo anterior implica que la alta frecuencia de especies ovíparas en el bs-T parece ser producto de la inercia filogenética de los clados que lograron colonizar este ecosistema al encontrar condiciones ambientales necesarias para su establecimiento, más que a la aparición de adaptaciones reproductivas como respuesta de las condiciones ambientales imperantes (Shine 2003; Hodges 2004).

Tabla 1. Recopilación de aspectos generales de la biología reproductiva para 86 especies de reptiles presentes en bs-T del Caribe colombiano. El atributo "forma de reproducción" corresponde a si las especies son consideradas tipo Capital o tipo Income. Capital se refiere a aquellas especies en donde los individuos acumulan reservas grasas hasta alcanzar un umbral óptimo para reproducirse; Income se refiere a aquellas especies que invierten en reproducción al tiempo que encuentran el recurso en vez de acumularlo.

TAXA	MODO REPRODUCTIVO	CICLO REPRODUCTIVO	TALLA MÍNIMA MADUREZ HEMBRAS (mm)	TALLA MÍNIMA MADUREZ MACHOS (mm)	TAMAÑO NIDADA	FORMA DE REPRODUCCIÓN	FUENTE
Crocodylia							
Crocodylidae							
<i>Crocodylus acutus</i>	Ovíparo	Estacional	1800–2500	900–1800	15–47	Capital	Castaño-Mora 2002; Gómez-González et al. 2017
Alligatoridae							
<i>Caiman crocodilus</i>	Ovíparo	Estacional	600–940	695–1170	17–38	Capital	Staton & Dixon 1977; Guerrero et al. 2003
Squamata (Saurios)							
Amphisbaenidae							
<i>Amphisbaena alba</i>	Ovíparo	Estacional	457	422	8–16	-	Colli & Zamboni 1999; Andrade et al. 2006
<i>Amphisbaena fuliginosa</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Amphisbaena medemi</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Anguidae							
<i>Diploglossus monotropis</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Corytophanidae							
<i>Basiliscus basiliscus</i>	Ovíparo	Estacional	120	131	1–7	Capital	Van Devender 1982
<i>Basiliscus galeritus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Corytophanes cristatus</i>	Ovíparo	-	-	-	1–7	-	Lazcano-Barrero & Gongora-Arones 1993; Townsend et al. 2004
Dactyloidae							
<i>Anolis auratus</i>	Ovíparo	Estacional	40	40	1–2	-	Sexton 1971
<i>Anolis biporcatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Anolis gaigei</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Anolis onca</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Anolis sulcifrons</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Anolis tropidogaster</i>	Ovíparo	Estacional	42	40	1–2	-	Sexton 1971
Gekkonidae							
<i>Hemidactylus angulatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Hemidactylus frenatus</i>	Ovíparo	Continua	42.7	35.7	2	Income	Díaz-Pérez et al. 2017
Gymnophthalmidae							
<i>Bachia bicolor</i>	Ovíparo	Continua	51.52	52.28	2	Income	Ramos-Pallares et al. 2015b
<i>Bachia talpa</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	Ovíparo	Estacional	37	33	1–4	-	Telford 1971

TAXA	MODO REPRODUCTIVO	CICLO REPRODUCTIVO	TALLA MÍNIMA MADUREZ HEMBRAS (mm)	TALLA MÍNIMA MADUREZ MACHOS (mm)	TAMAÑO NIDADA	FORMA DE REPRODUCCIÓN	FUENTE
<i>Loxopholis rugiceps</i>	Ovíparo	Estacional	37	37	2	-	Telford 1971
<i>Ptychoglossus festae</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Iguanidae							
<i>Iguana iguana</i>	Ovíparo	Estacional	180	180	15-40	-	Bakhuis 1982; Falcón et al. 2013
Phyllodactylidae							
<i>Phyllodactylus ventralis</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	Ovíparo	Continua	-	-	1	-	Quesnel 2006
Scincidae							
<i>Mabuya zuliae</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Marisora falconensis</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Marisora cf unimarginata</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Sphaerodactylidae							
<i>Gonatodes albugularis</i>	Ovíparo	Continua	30.1	30.1	1	Income	Serrano-Cardozo et al. 2007
<i>Gonatodes vittatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Lepidoblepharis miyatai</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Sphaerodactylus molei</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Teiidae							
<i>Ameiva bifrontata</i>	Ovíparo	Continua	73	75	1-4	-	León & Ruiz 1971
<i>Ameiva praesignis</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Cnemidophorus arenivagus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Cnemidophorus lenmiscatus</i>	Ovíparo	Continua	51	48	1-3	Income	Mojica et al. 2003
<i>Holcosus festivus</i>	Ovíparo	-	91	85	2-5	-	Vitt & Zani 1996
<i>Tupinambis cf cryptus</i>	Ovíparo	Estacional	438	382	11-39	Capital	Fitzgerald et al. 1991; Herrera & Robinson 2000
Tropiduridae							
<i>Stenocercus erythrogaster</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Squamata (Serpientes)							
Anomalepididae							
<i>Liotyphlops albirostris</i>	Ovíparo	-	-	-	2-3	-	Bruner et al. 2012
<i>Liotyphlops anops</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	

TAXA	MODO REPRODUCTIVO	CICLO REPRODUCTIVO	TALLA MÍNIMA MADUREZ HEMBRAS (mm)	TALLA MÍNIMA MADUREZ MACHOS (mm)	TAMAÑO NIDADA	FORMA DE REPRODUCCIÓN	FUENTE
Boidae							
<i>Boa constrictor</i>	Vivíparo	Estacional	1500–2230	149–2230	11–64	Capital	MacGinnis & Moore 1969; Savage 2002; Chiaraviglio et al. 2003
<i>Corallus ruschenbergerii</i>	Vivíparo	-	-	-	15–30	-	Savage 2002; O'Shea 2007
<i>Epicrates maurus</i>	Vivíparo	-	-	-	6–20	Capital	Lourdais et al. 2006; O'Shea 2007
Colubridae							
<i>Clelia clelia</i>	Ovíparo	Estacional	650	973	10–22	-	Roze 1966; Savage & Villa 1986; Wilson & Meyer 1982; Pizzatto 2005
<i>Drymarchon caudomaculatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Drymarchon melanurus</i>	Ovíparo	Estacional	660	-	1–12	-	http://www.herpssoftexas.org/about
<i>Enulius flavitorques</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>	Ovíparo	Continua	430	635	1–8	-	Marques 1996
<i>Erythrolamprus bizonus</i>	Ovíparo	Estacional	721.7	614	3–9	-	Goldberg 2004; Pizzatto et al. 2008a
<i>Erythrolamprus epinephelus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Erythrolamprus melanotus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Helicops danieli</i>	Vivíparo	-	-	-	-	-	Braz et al. 2016
<i>Imantodes cenchoa</i>	Ovíparo	Estacional y Continua	620–901	-	1–4	-	Zug et al. 1979
<i>Leptodeira annulata</i>	Ovíparo	Estacional	454–841	601–972	3–13	-	Pizzatto et al. 2008b
<i>Lygaphis lineatus</i>	Ovíparo	Estacional	426	-	3–10	-	Vitt 1983
<i>Mastigodryas boddaerti</i>	Ovíparo	-	671	521	1–6	-	Siqueira et al. 2013
<i>Mastigodryas pleei</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Ninia atrata</i>	Ovíparo	Continua	270	145	1–4	Income	Angarita-Sierra & López 2019
<i>Oxybelis aeneus</i>	Ovíparo	Estacional	590–650	-	3–5	-	Keiser 1967; Censky & McCoy 1988
<i>Oxyrhopus petola</i>	Ovíparo	Estacional	835	677	5–12	-	Savage 2002; Lynch 2009; Gaiarsa et al. 2013
<i>Phimophis guianensis</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Pseudoboa newwedii</i>	Ovíparo	-	723	-	3–12	-	Gaiarsa et al. 2013
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Sibon nebulatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Spilotes pullatus</i>	Ovíparo	Estacional	1280	1150	5–10	-	Marques et al. 2014

TAXA	MODO REPRODUCTIVO	CICLO REPRODUCTIVO	TALLA MÍNIMA MADUREZ HEMBRAS (mm)	TALLA MÍNIMA MADUREZ MACHOS (mm)	TAMAÑO NIDADA	FORMA DE REPRODUCCIÓN	FUENTE
<i>Tantilla melanocephala</i>	Ovíparo	Continua	189	181	1–4	-	dos Santos-Costa et al. 2006
<i>Tantilla semicincta</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	Vivíparo	-	-	-	-	-	
<i>Thamnodynastes paraguanae</i>	Vivíparo	-	-	-	-	-	
<i>Tretanorhinus nigroluteus</i>	Ovíparo	Estacional	-	-	1–9	-	Savage & Villa 1986
<i>Xenodon angustirostris</i>	Ovíparo	-	-	-	1–10	-	Savage 2002
Elapidae							
<i>Micrurus camilae</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Micrurus dissoleucus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
<i>Micrurus dumerilii</i>	Ovíparo	Estacional	-	-	-	-	Campbell & Lamar 2004
Leptotyphlopidae							
<i>Epictia goudoti</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Typhlopidae							
<i>Amerotyphlops reticulatus</i>	Ovíparo	-	-	-	-	-	
Viperidae							
<i>Bothrops asper</i>	Vivíparo	Estacional	1113–1200	995	5–86	Capital	Solórzano & Cerdas 1989; Sasa et al. 2009
<i>Crotalus durissus</i>	Vivíparo	Estacional	888	800	9–35	Capital	Salmão et al. 1995; Savage 2002; Almeida-Santos et al. 2004; Barros et al. 2012
<i>Porthidium lansbergii</i>	Vivíparo	-	-	-	-	-	
Testudines							
Emyidae							
<i>Trachemys venusta callirostris</i>	Ovíparo	Estacional	120	200	12–25	-	Rueda-Almonacid et al. 2007; Vargas-Ramírez et al. 2017
Kinosternidae							
<i>Kinosternon scorpoides</i>	Ovíparo	Estacional	120	-	2–6	-	Rueda-Almonacid et al. 2007
Podocnemididae							
<i>Podocnemis lewyana</i>	Ovíparo	Estacional	401	-	10–31	-	Rueda-Almonacid et al. 2007; Correa-H et al. 2010
Testudinidae							
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	Ovíparo	Estacional y Continua	254	-	1–15	-	Castaño-Mora 2002; Rueda-Almonacid et al. 2007

Los reptiles Neotropicales presentan una alta diversidad de estrategias reproductivas que pueden variar de acuerdo a los regímenes climáticos locales (ej. *Ameiva ameiva*, Vitt & Zani 1996), o permanecer inalteradas a pesar de la alta heterogeneidad climática a la que se ven expuestas especies con rangos de distribución amplios (ej. *Bothrops asper*, *Crotalus durissus*; Solórzano & Cerdas 1989;

Barros et al. 2012). Estas estrategias incluyen especies cuyas poblaciones pueden exhibir reproducción continua, maduración temprana, ciclos de vida cortos, alta fecundidad, oviparidad y un bajo número de crías por camada, hasta especies con poblaciones que exhiben reproducción estacional, maduración tardía, ciclos de vida largos, baja fecundidad, viviparidad y un mayor número de crías



Dendrophidion cf. percarinatum

por camada (Pianka & Vitt 2006). En muchas especies de reptiles, principalmente escamados, su ciclo reproductivo está correlacionado con la estación de lluvias, ya que generalmente este evento conlleva el aumento de la oferta de alimento, refugios o disponibilidad de microhábitats para el establecimiento de nidos (Ruibal et al. 1972; Magnusson 1987; Vitt & Zani 1996). No obstante, para

la mayoría de los anápsidos (tortugas) y crocódilidos (caimanes y cocodrilos), la temperatura más que la humedad, es la variable ambiental que regula los ciclos reproductivos (Rueda-Almonacid et al. 2007). Durante la temporada de sequía en las zonas tropicales se presenta las mayores temperaturas anuales, así como una notable disminución del nivel de las aguas en los sistemas lóticos y lén-



ticos. Esta dinámica provee a las tortugas, caimanes y cocodrilos de playas arenosas y microhábitats con temperaturas adecuadas para la construcción de nidos y eventos de cortejo (Miller & Dinkelaeker 2008).

En el bs-T del Caribe colombiano habitan dos de las especies más ampliamente distribuidas de crocodílicos en el Neotrópico, la babilla o caimán de anteojos (*Caiman crocodilus fuscus*) y el caimán del Magdalena o caimán aguja (*Crocodylus acutus*). Estas dos especies ejemplifican la relación entre estacionalidad climática y reproducción. *Caiman crocodilus fuscus* se reproduce durante todo el año; sin embargo, su mayor pico reproductivo se observa al inicio de la estación de lluvias, y la cópula ocurre al final de la estación seca. La hembra construye un nido tipo montículo utilizando hojarasca o material vegetal en zonas protegidas por vegetación densa y no inundable a la orilla de ríos (Staton & Dixon 1977; Thorbjarnarson 1994; Campos & Magnusson 1995). En contraste, el cortejo y actividad reproductiva de *Crocodylus acutus* inicia antes de la estación de lluvias y dura aproximadamente dos meses; las hembras ponen los huevos durante la estación seca y construyen sus nidos en bancos de arena enterrándolos entre 25 y 42 cm de profundidad (Thorbjarnarson 1986; Castaño-Mora 2002; Gómez-González et al. 2017). En ambas especies los machos exhiben territorialidad durante la época reproductiva y cortejan a las hembras usando señales visuales y acústicas (Morales-Betancourt et al. 2013).

A pesar del detallado conocimiento de la fenología reproductiva para algunos grupos de reptiles como las tortugas, caimanes y algunos lagartos tropicales (e.g. *Anolis*), para un gran porcentaje de especies tropicales de serpientes, gecónidos y lagartijas terrestres se desconoce por completo sus rasgos reproductivos. Este vacío de conocimiento en torno a la correlación clima-reproducción es particularmente significativo si consideramos que la riqueza de especies en numerosas zonas del trópico es mucho mayor que la riqueza presente en zonas templadas, y además, que la mayoría de linajes de reptiles alcanzan su mayor diversidad en los trópicos (Cadle 1985; 1993; Brown & Shine 2002; Campbell & Lamar 2004; Wallach et al. 2014).

Particularmente, la ecología reproductiva de las especies de reptiles que habitan en el ecosistema de bs-T colombiano ha sido pobremente estudiada. De las 100 especies registradas para este ecosistema, tan solo el 9% cuenta con estudios detallados en poblaciones colombianas y solo un 37% posee información sobre sus rasgos reproductivos (Tabla 1). Actualmente, la información disponible proviene principalmente de estudios realizados en poblaciones que habitan por fuera del bs-T, ocasionando serias limitaciones para el manejo, conservación y uso sostenible de las especies de reptiles que habitan este ecosistema, ya que sus rasgos reproductivos pueden cambiar de acuerdo al régimen climático donde habitan. Por ejemplo, el lobito común (*Ameiva ameiva*) exhibe una notable variación geográfica en su estrategia reproductiva. En zonas donde las lluvias son estacionales, tiende a reproducirse de forma estacional únicamente en época de alta precipitación. En contraste, en zonas donde el régimen de lluvias es continuo exhibe una reproducción continua (Colli 1991; Vitt & Zani 1996). De forma similar, la serpiente comúnmente llamada equis, cuatro narices o pelo de gato (*Bothrops asper*), presenta una reproducción fuertemente estacional, no obstante, el calendario reproductivo de sus poblaciones cambia geográficamente de acuerdo al momento del año en que se presente la época de lluvias y de sequía en la localidad donde habita (Solórzano & Cerdas 1989). Asimismo, en el bs-T colombiano también es posible observar poblaciones de lagartijas y salamandras (e.g. *Gonatodes albogularis*, *Hemidactylus frenatus*, *Bachia bicolor* y *Cnemidophorus lenniscatus*) que exhiben una reproducción continua a lo largo del año, a pesar de la marcada estacionalidad de este ecosistema, lo que muestra un fuerte conservatismo en su fenología reproductiva (Mojica et al. 2003; Serrano-Cardozo et al. 2007; Ramos-Pallares et al. 2015a,b; Díaz-Pérez et al. 2017). En general, la complejidad de estrategias reproductivas que exhiben los reptiles en el bs-T brinda una oportunidad única para estudiantes e investigadores que quieran indagar y poner a prueba un amplio espectro de hipótesis evolutivas y ecológicas mencionadas en la literatura. Asimismo, provee al público general la oportunidad de explorar y conocer la riqueza de formas y comportamientos reproductivos de los cuales puede hacer uso de forma sostenible y responsable.



Rhinella humboldti

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

En la revisión hecha en este capítulo sobre comunicación y ecología reproductiva, es claro que falta mucho por investigar con las especies de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia. Por ejemplo, en anfibios anuros presentes en dicho ecosistema y región aún no se ha caracterizado el canto de advertencia de muchas especies, o no se saben aspectos de historia natural básicos tales como número de huevos por postura. En reptiles, el panorama es

similar e incluso más drástico, pues la investigación herpetológica en el país ha hecho más énfasis en los anfibios. Esto, unido a la baja densidad de individuos y la dificultad de registro en algunos grupos (e.g. serpientes) limita el conocimiento de aspectos básicos de comunicación y reproducción en ellos. Todo lo anterior, promueve que se inferan comportamientos y patrones a partir de resultados obtenidos en estudios hechos en ecosistemas húmedos, e incluso de

especies no presentes en bs-T. Claramente, dichas inferencias y extrapolaciones implican la posibilidad de no observar variaciones conductuales y ecológicas interesantes que podrían darnos información acerca de plasticidad fenotípica o incluso, de procesos de adaptación local. Por otro lado, ahondar en el conocimiento de la biología reproductiva de los anfibios y reptiles en el bs-T es vital para formular e implementar medidas de manejo, conservación y uso sostenible del patrimonio natural que habita en uno de los ecosistemas más representativos, pero a la vez más amenazados del norte de Colombia.

El desconocimiento que tenemos de la comunicación y ecología reproductiva de los anfibios y reptiles en el Caribe colombiano no significa que ellos no ofrezcan la oportunidad de realizar contribuciones importantes en estas líneas de investigación. De hecho, la realidad puede ser totalmente opuesta. Por ejemplo, la disponibilidad restringida de cuerpos de agua hace que las congregaciones reproductivas de muchos anuros alcancen densidades altas, lo cual, ofrece la oportunidad de estudiar estrategias conductuales en los individuos para comunicarse a pesar del ruido generado por el canto de conoespecíficos y heteroespecíficos. Igualmente, las poblaciones de algunas especies de reptiles en bs-T tienden a exhibir alta densidad de individuos, lo que ofrece la oportunidad de adquirir suficientes datos para alcanzar conclusiones robustas acerca de su comportamiento y ecología. Por ejemplo ¿Cómo son las interacciones agonísticas basadas en despliegues visuales entre lagartos? o ¿Cuáles son las modalidades de comunicación en tortugas y cocodrilos?

Finalmente, los estudios en comunicación y ecología reproductiva no necesariamente deben realizarse de forma aislada de otros campos de investigación de la biología de anfibios y reptiles en la región. Estudiantes e investigadores de la Universidad de Magdalena (Santa Marta), actualmente evalúan cómo la perturbación antropogénica en los bosques puede alterar la estructura y composición de los ensamblajes de artrópodos asociados a hojarasca y de ahí, los ítems dietarios en individuos del lagarto *Tretioscincus bifasciatus* (Gymnophthalmidae). Dado que en esta especie de lagarto la cola es de color azul brillante y pudiese jugar un rol importante en comunicación visual con conoespecíficos o como una estrategia de defensa contra depredadores (e.g. aves), los investigadores están evaluando la posibilidad de que cambios en la dieta pueden influir en la capacidad de los individuos para sintetizar pigmentos azules y así, en la eficacia de dicha señal visual. Este es un estudio donde se integran aspectos de ecología sensorial, con la dinámica depredador-presa en un contexto que incluso toca aspectos de dinámica de poblaciones y biología de la conservación. Esperamos que ideas como las expuestas en este capítulo o muchas otras derivadas a partir del marco conceptual que aquí ofrecemos, promuevan estudios de comunicación y ecología reproductiva en poblaciones de anfibios y reptiles presentes en el bs-T del Caribe colombiano. Los vacíos de información existentes representan una oportunidad única para que estudiantes, investigadores y el público en general, se interesen en realizar investigaciones; cualquier avance en el conocimiento de esta comunidad de anfibios y reptiles resultará novedoso e importante.



Cnemidophorus gagei

REFERENCIAS

- Acuña-Vargas, J.C., Bastidas-Molina, B., Yepes-Pérez, Y. (2015): Anfibios y reptiles asociados a bosque seco tropical en dos localidades del departamento de la Guajira. *Ciencia e Ingeniería* 2: 1-10.
- Alberts, A.C. (1989): Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: implications for pheromone detection. *Animal Behavior* 38: 129-137.
- Alford, R.A. (1999): Ecology: resource use, competition, and predation. Págs. 240-278. En: *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. McDiarmid, R.W., Altig, R. (Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Almeida-Santos, S.M., Abdalla, F.M.F., Silveira, P.F., Yamanouye, N., Breno, M.C., Salmão, M.G. (2004): Reproductive cycle of the Neotropical *Crotalus durissus terrificus*: I. Seasonal levels and interplay between steroid hormones and vasotocinase. *General and Comparative Endocrinology* 139: 143-150.
- Amézquita, A., Castro, L., Arias, M., González, M., Esquivel, C. (2013): Field but not lab paradigms support generalisation by predators of aposematic polymorphic prey: the *Oophaga histrionica* complex. *Evolutionary Ecology* 27: 769-782.
- Andersson, M. (1994): *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andrade, D.V., Nascimento, L.B., Abe, A.S. (2006): Habits hidden underground: a review on the reproduction of the Amphisbaenia with notes on four neotropical species. *Amphibia-Reptilia* 27: 207-217.
- Angarita-Sierra, T., Lopez, C.A. (2019): Great food is like great sex: exploring the reproductive ecology of the semifossorial snake *Ninia atrata*. *South American Journal of Herpetology* en prensa.
- Arak, A. (1983): Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. Págs. 181-210. En: *Mate Choice*. Bateson, P. (Ed). Cambridge University Press, Cambridge.
- Bakhuis, W.L. (1982): Size and sexual differentiation in the lizard *Iguana iguana* on a semi-arid island. *Journal of Herpetology* 16: 322-325.
- Balshine, S. (2012): Patterns of parental care in vertebrates. Págs. 62-76. En: *The Evolution of Parental Care*. Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kolliker, M. (Eds). Oxford University Press, Oxford.
- Barros, V.A., Ruiz-Sueiro, L., Almeida-Santos, S.M. (2012): Reproductive biology of the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus* from northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. *The Herpetological Journal* 22: 97-104.
- Bee, M.A. (2016): Social recognition in anurans. Págs. 169-221. En: *Psychological Mechanisms in Animal Communication* 5. Bee, M.A., Miller, C.T. (Eds). Springer Nature, New York.
- Bernal, X.E., Rand, A.S., Ryan, M.J. (2006): Acoustic preferences and localization performance of blood-sucking flies (*Corethrella coquillett*) to túngara frog calls. *Behavioral Ecology* 17: 709-715.
- Blackburn, D.G. (2006): Squamate reptiles as model organisms for the evolution of viviparity. *Herpetological Monographs* 20: 131-146.
- Blaustein, A.R., Walls, S.C. (1995): Aggregation and kin recognition. Págs. 568-602. En: *Amphibian Biology* 2: *Social Behavior*. Heatwole, H., Sullivan, B.K. (Eds). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Blumstein, D.T., Turner, A.C. (2005): Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? *Acta Ethologica* 8: 35-44.
- Bosch, J., De la Riva, I. (2004): Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology* 82: 880-888.
- Boughman, J.W. (2002): How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 571-577.
- Bourne, G.R. (1992): Lekking behavior in the neotropical frog *Ololygon rubra*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 173-180.
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. (2011): *Principles of Animal Communication*. 2th edition. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.
- Braz, H.B., Scartozzoni, R.R., Almeida-Santos, S.M. (2016): Reproductive modes of the South American water snakes: a study system for the evolution of viviparity in squamate rep-

- tiles. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* 263: 33-44.
- Brooks, D., McLennan, D. (1991): *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, G.P., Shine, R. (2002): Reproductive ecology of a tropical natricine snake *Tropidonophis mairii*. *Journal of Zoology* 258: 63-72.
- Brumm, H. (2013): *Animal Communication and Noise*. Series: Animal Signals and Communication 2. Springer Verlag, Berlin.
- Bruner, G., Fernández-Marín, H., Touchon, J.C., Wcislo, W.T. (2012): Eggs of the blind snake, *Liotyphlops albirostris*, are incubated in a nest of the lower fungus-growing ant, *Apterostigma cf. goniodes*. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012: 1-5.
- Brunetti, A.E., Taboada, C.A., Faivovich, J. (2014): The reproductive biology of *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) male territoriality and the possible role of different signals during female choice. *Salamandra* 50: 215-224.
- Burger, J. (1989): Incubation temperature has long-term effects on behaviour of young pine snakes (*Pituophis melanoleucus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 201-207.
- Cadena-Monroy, L.A. (2009): Sobre una nueva propuesta del proceso evolutivo. *Acta Biológica Colombiana* 14: 217-230.
- Cadle, J.E. (1985): The Neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1-20.
- Cadle, J.E., Green, H.W. (1993): Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblage. Págs. 281-293. En: *Species Diversity in Ecological Communities - Historical and Geographical Perspectives*. Ricklefs, R.E., Schuller, D. (Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Calderón-Espinosa, M.L., Andrews, R.M., Méndez de la Cruz, F.R. (2006): Evolution of egg retention in the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological environmental, and phylogenetic factors. *Herpetological Monographs* 20: 147-158.
- Caldwell, M.S., Johnston, G.R., McDaniel, J.G., Warrentin, K.M. (2010): Vibrational signaling in the agonistic interactions of red-eyed treefrogs. *Current Biology* 20: 1012-1017.
- Campbell, J.A., Lamar, W.W. (2004): *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca.
- Campos, Z., Magnusson, W. (1995): Relationships between rainfall, nesting habitat and fecundity of *Caiman crocodilus yacare* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 351-358.
- Carpenter, C.C. (1977): Communication and displays of snakes. *The American Zoologist* 17: 217-223.
- Castañón-Mora, O.V. (2002): *Libro rojo de reptiles de Colombia*. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- Censky, E.J., McCoy, C.J. (1988): Female reproductive cycles of five species of snakes (Reptilia: Colubridae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 20: 326-333.
- Chiaraviglio, M., Bertona, M., Sironi, M., Lucino, S. (2003): Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 65-74.
- Clutton-Brock, T. (2007): Sexual selection in males and females. *Science* 318: 1882-1885.
- Cocroft, R.B., Gogala, M., Hill, P.S.M., Wessel, A. (2014): Studying vibrational communication. Págs. 249-274. En: *Animal Signals and Communication*. Janik, V.M., McGregor, P. (Eds). Springer-Verlag, Berlin.
- Colli, G.R. (1991): Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the Cerrado of central Brazil. *Copeia* 1991: 1002-1012.
- Colli, G.R., Zamboni, D.S. (1999): Ecology of the worm-lizard *Amphisbaena alba* in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia* 1999: 753-742.
- Cooper Jr, W.E. (2007): Lizard chemical senses, chemosensory behavior, and foraging mode. Págs. 237-270. En: *Lizard Ecology*. Reilly, S.M., McBrayer, L.B., Miles, D.B. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Correa-H, J.C., Cano-Castaño, A.M., Páez, V.P., Restrepo, A. (2010): Reproductive ecology of the Magdalena river turtle (*Podocnemis*

- lewiana*) in the Mompos depression, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 9: 70-78.
- Cronin, T.W., Johnsen, S., Marshall, N.J., Warrant, E.J. (2014): *Visual Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- David, G.F., Lewis, T.R. (2011): Hatching neonates of *Sibon annulatus* (Günther, 1872) in a *Manicaria* swamp forest, Costa Rica. *Herpetology Notes* 4: 269.
- De Fazio, A., Simon, C.A., Middendorf, G.A., Romano, D. (1977): Iguanid substrate licking: a response to novel situations in *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1977: 706-709.
- Delia, J., Cisneros-Heredia, D.F., Whitney, J., Muirrieta-Galindo, R. (2010): Observations on the reproductive behavior of a Neotropical glassfrog, *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Anura: Centrolenidae). *South American Journal of Herpetology* 5: 1-12.
- Delia, J., Bravo-Valencia, L., Warkentin, K.M. (2017): Patterns of parental care in Neotropical glassfrogs: fieldwork alters hypotheses of sex-role evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 30: 898-914.
- Díaz-Merlano, J.M. (2006): *Bosque Seco Tropical Colombia*. Banco de Occidente, Colombia.
- Díaz-Pérez, J.A., Sampedro-Marin, A.C., Ramírez-Pinilla, M.P. (2017): Actividad reproductiva y dieta de *Hemidactylus frenatus* (Sauria: Gekkonidae) en el norte de Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia* 57: 459-472.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (2011): *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press, Washington.
- dos Santos-Costa, M.C., Prudente, A.L., Di-Bernardo, M. (2006): Reproductive biology of *Tantilla melanocephala* (Linnaeus, 1758) (Serpentes, Colubridae) from eastern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 40: 556-559.
- Dobkin, D.S., Gettinger, R.D. (1985): Thermal aspects of anuran foam nests. *Journal of Herpetology* 19: 271-275.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1994): *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Duellman, W.E., Thomas, R. (1996): Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among the sites in the Upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Natural History Museum University of Kansas* 180: 1-34.
- Eldredge, N., Gould, S.J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Págs. 82-115. En: *Models in Paleobiology*. Schopf, T.J.M. (Ed). Freeman Cooper and Co, San Francisco.
- Emlen, S.T., Oring, L.W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Endler, J.A. (1992): Signals, signal conditions and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139: S125-S153.
- Ey, E., Fischer, J. (2009): The "acoustic adaptation hypothesis". A review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* 19: 21-48.
- Falcón, W., Ackerman, J.D., Recart, W., Daehler, C.C. (2013): Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 10. *Iguana iguana*, the Green Iguana (Squamata: Iguanidae). *Pacific Science* 67: 157-186.
- Fitzgerald, F.S. (1945): The note-books. Págs. 127-128. En: *The Crack-Up*. Wilson, E. (Ed). New Directions, New York.
- Fitzgerald, L.A., Chani, J.M., Donadio, O.E. (1991): *Tupinambis* lizards in Argentina: Implementing management of a traditionally exploited resource. Págs. 303-316. En: *Neotropical Wildlife: Use and Conservation*. Robinson, J., Redford, K. (Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Fleishman, L.J. (1992): The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *The American Naturalist* 139: S36-S61.
- Fleishman, L.J. (2000): Signal function, signal efficiency and the evolution of anoline lizard dewlap color. Págs. 209-236. En: *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Espmark, Y., Amundsen, T., Rosenqvist, G. (Eds). Tapir Academic Press, Trondheim.

- Fleishman, L.J., Leal, M., Persons, M.H. (2009): Habitat light and dewlap color diversity in four species of Puerto Rican anoline lizards. *Journal of Comparative Physiology A* 195: 1043-1060.
- Fritzsich, B., Ryan, M.J., Wilczynski, W., Hetherington, T.E., Walkowiak, W.E. (1988): *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley & Sons Inc, New York.
- Gaiarsa, M.P., de Alencar, L.R.V., Martins, M. (2013): Natural history of Pseudoboine snakes. *Papéis Avulsos de Zoologia* 53: 261-283.
- Gans, C. (1996): An overview of parental care among the Reptilia. *Advances in the Study of Behavior* 25: 145-157.
- Gao, J.F., Qu, Y.F., Luo L.G, Ji, X. (2010): Evolution of reptilian viviparity: a test of the maternal manipulation hypothesis in a temperate snake, *Gloydus brevicaudus* (Viperidae). *Zoological Science* 27: 248-255.
- Gerhardt, H.C. (1991): Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour* 42: 615-635.
- Gerhardt, H.C., Huber, F. (2002): *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Goldberg, S.R. (2004): Notes on the reproduction in the false coral snakes, *Erythrolamprus bizona* and *E. mimus* (Serpentes: Colubridae) from Costa Rica. *The Texas Journal of Science* 56: 171-174.
- Gomez, D., Richardson, C., Lengagne, T., Plenet, S., Joly, P., Léna, J.P., Théry, M. (2009): The role of nocturnal vision in mate choice: females prefer conspicuous males in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 2351-2358.
- Gomez, D., Théry, M. (2004): Influence of ambient light on the evolution of colour signals: comparative analysis of a Neotropical rainforest bird community. *Ecology Letters* 7: 279-284.
- Gómez-González, J.J., Narváez-Barandica, J.C., Báez, L., Patiño-Flórez, E. (2017): Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en Bahía Portete, La Guajira, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 65: 211-228.
- Gómez-González, J.J., Narváez-Barandica, J.C., Báez, L., Patiño-Flórez, E. (2017): Ecología de la anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en Bahía Portete, La Guajira, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 65: 211-228.
- Gómez-Mestre, I., Pyron, R.A., Wiens, J.J. (2012): Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66: 3687-3700.
- Grether, G.F., Kolluru, G.R., Nersissian, K. (2004): Individual colour patches as multicomponent signals. *Biological Reviews* 79: 583-610.
- Guerrero, S.M., Calderón, M.L., de Pérez, G.R., Ramírez-Pinilla, M.P. (2003): Annual reproductive activity of caiman *Crocodylus fuscus* in captivity. *Zoo Biology* 22: 121-133.
- Gutiérrez-Cárdenas, P.D.A. (2006a): Embryonic olfactory learning in larvae of *Smilisca phaeota* (Cope, 1862) (Anura: Hylidae). *Actualidades Biológicas* 28: 59-65.
- Gutiérrez-Cárdenas, P.D.A. (2006b): *Smilisca phaeota* (Cope, 1862) (Anura: Hylidae) tadpoles do not discriminate between siblings and non-siblings. *Actualidades Biológicas* 28: 171-177.
- Halpern, M. (1992): Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. Págs. 423-523. En: *Biology of the Reptilia*. Gans, C., Crews, D. (Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Hartmann, M.T., Giasson, L.O., Hartmann, P.A., Haddad, C.F. (2005): Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. *Journal of Natural History* 39: 1675-1685.
- Herrera, E.A., Robinson, M.D. (2000): Reproductive and fat body cycles of the tegu lizard, *Tupinambis teguixin*, in the Llanos of Venezuela. *Journal of Herpetology* 34: 598-601.
- Hews, D.K., Martins, E.P. (2013): Visual and chemical signals of social communication: providing the link to habitat and environment. Págs. 111-142. En: *Reptiles in Research: Investigations of Ecology, Physiology and Behavior from Desert to Sea*. Lutterschmidt, W. (Ed). Nova Science Publishers, New York.
- Hibbitts, T.J., Whiting, M.J., Stuart-Fox, D.M. (2007): Shouting the odds: vocalization

- signals status in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1169–1176.
- Hodges, W.L. (2004): Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1230–1237.
- Hoff, V.S.K., Blaustein, A.R., McDiarmid, R.W., Altig, R. (1999): Behavior. Interactions and their consequences. Págs. 215–239. En: *Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae*. McDiarmid, R.W., Altig, R. (Eds). The University of Chicago Press, Chicago.
- Holdridge, L.R. (1967): Life zone ecology, photographic supplement prepared by Tosi, J.A. Revised edition. San José, Tropical Science Center, San Jose.
- Hödl, W., Amézquita, A. (2001): Visual signaling in anuran amphibians. Págs. 121–141. En: *Anuran Communication*. Ryan, M.J. (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Keiser, E.D. (1967): A monographic study of the Neotropical vine snake, *Oxybelis aeneus* (Wagler). LSU Historical Dissertations and Theses.
- Lazcano-Barrero, M.A., Gongora-Arones, E. (1993): Observation and review of the nesting and egg-laying of *Corytophanes cristatus* (Iguanidae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 29: 67–75.
- Lee, J.C. (1993): Geographic variation in size and shape of neotropical frogs: a precipitation gradient analysis. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*: 1–20.
- León, J.R., Ruiz, L.J. (1971): Reproducción de la lagartija, *Ameiva bifrontata* (Sauria: Teiidae). *Caribbean Journal of Science* 11: 195–201.
- Lewis, E.R., Narins, P.M. (1985): Do frogs communicate with seismic signals? *Science* 227: 187–189.
- Lillywhite, H.B. (2014): *How snakes work: structure, function, and behavior of the world's snakes*. Oxford University Press, Oxford.
- Losos, J., B. (1985): An experimental demonstration of the species-recognition role in *Anolis* dewlap color. *Copeia* 1985: 905–910.
- Losos, J.B. (2009): *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. University of California Press, Berkeley.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Brischox, F. (2006): Sex differences in body composition, performance and behaviour in the Colombian rainbow boa (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae). *Journal of Zoology* 269: 175–182.
- Lynch, J.D. (2006): The tadpoles of frogs and toads found in the lowlands of northern Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 30: 443–457.
- Lynch, J.D. (2009): Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: taxonomy and geographic variation. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49: 319–337.
- Maan, M.E., Hofker, K.D., van Alphen, J.J., Seehausen, O. (2006): Sensory drive in cichlid speciation. *The American Naturalist* 167: 947–954.
- Macedonia, J.M., Clark, D.L., Tamasi, A.L. (2014): Does selection favor dewlap color that maximize detectability? A test with five species of Jamaican *Anolis* lizards. *Herpetologica* 70: 157–170.
- MacGinnis, S.M., Moore, R.G. (1969): Thermoregulation in the *Boa constrictor*. *Herpetologica* 25: 38–45.
- Magnusson, W.E. (1987). Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian savanna. *Journal of Herpetology* 21: 307–316.
- Marcellini, D.L. (1974): Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. *Herpetologica* 30: 44–52.
- Marcellini, D. (1977): Acoustic and visual display behavior of gekkonid lizards. *The American Zoologist* 17: 251–260.
- Markl, H. (1983) Vibrational communication. Págs. 332–353. En: *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Huber, H., Markl, H. (Eds). Springer-Verlag, Berlin.
- Marler, P., Slabbekoorn, H. (2004): *Nature's music: The science of birdsong*. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Marques, O.A.V. (1996): Biología reproductiva da cobra-coral *Erythrolamprus aesculapii* Linnaeus (Colubridae), no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira do Zoologia* 13: 747–753.
- Marques, O.A.V., Muniz-Da-Silva, D.F., Bardo, F.E., Travaglia-Cardoso, S.R., Maia, D.C., Almeida-Santos, S.M. (2014): Ecology of the

- Colubrid snake *Spilotes pullatus* from the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Herpetologica* 70: 407-416.
- Martins, M. (1989): Deimatic behavior in *Pleurodema brachyops*. *Journal of Herpetology* 23: 305-307.
- Maynard-Smith, J., Haper, D. (2003): Animal signals. Oxford University Press, Oxford.
- McCoy, J.K., Baird, T.A., Fox, S.F. (2003): Sexual selection, social behavior, and the environmental potential for polygyny. Págs. 149-171. En: Lizard Social Behavior. Fox, S.F., McCoy, J.K., Baird, T.A. (Eds). Johns Hopkins University, Baltimore.
- Medem, F. (1981): Los Crocodylia de Sur América, Vol. I. Colciencias, Bogotá., Colombia.
- Méndez-Narváez, J., Flechas, S.V., Amézquita, A. (2015): Foam nests provide context-dependent thermal insulation to embryos of three Leptodactylid frogs. *Physiological and Biochemical Zoology* 88: 246-253.
- Mendoza-Roldán, J.S. (2017): Observations on the courtship behavior and nesting in *Phyllomedusa venusta* (Anura: Phyllomedusidae) from a seasonally dry forest in Colombia. *Phyllomedusa* 16: 201-209.
- Miller, J.D., Dinkelacker, S.A. (2008): Reproductive structure and strategies of turtles. Págs. 225-278. En: *Biology of Turtles*. Wyneken, J., Godfrey, M.H., Bels, V. (Eds). CRC Press, Madrid.
- Mojica, B.H., Rey, B.H., Serrano, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P. (2003): Annual reproductive activity of a population of *Cnemidophorus lemniscatus* (Squamata: Teiidae). *Journal of Herpetology* 37: 35-42.
- Moncrieff, P.W. (1967): *The Chemical Senses*. 3th edition. Leonard Hill, Londres.
- Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., De La Ossa, J., Fajardo-Patiño, A. (2013): *Biología y Conservación de los Crocodylia de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia VIII. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Morton, E.S. (1975): Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109: 17-34.
- Narins, P.M., Smith, S.L. (1986): Clinal variation in anuran advertisement calls: basis for acoustic isolation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 135-142.
- Narins, P.M., Hödl, W., Grabul, D.S. (2003): Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 577-580.
- Narins, P.M., Feng, A.S., Fay, R.R., Popper, A.N. (2007): *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Springer Science & Business, New York.
- Neal, D. (2004): *Introduction to Population Biology*. 1th edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ord, T. J., Martins, E. P. (2006): Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour* 71: 1411-1429.
- O'Shea, M. (2007): *Boas and Pythons of the World*. Princeton University Press, Princeton.
- Parsons, T.S. (1959): Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120: 103-277.
- Pianka, E.P., Vitt, L.J. (2006): *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Pizano, C., Cabrera, M., García, H. (2014): Bosque seco tropical en Colombia; generalidades y contexto. Págs. 37-47. En: *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Pizano, C., García, H. (Eds). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Pizzatto, L. (2005): Body size, reproductive biology and abundance of the rare pseudoboine snakes genera *Clelia* and *Boiruna* (Serpentes, Colubridae) in Brazil. *Phyllomedusa* 4: 111-122.
- Pizzatto, L., Jordão, R.S., Marques, O.A.V. (2008a): Overview of reproductive strategies in Xenodontini (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae) with new data for *Xenodon newiedii* and *Waglerophis merremii*. *Journal of Herpetology* 42: 153-162.
- Pizzatto, L., Cantor, M., De Oliveira, J.L., Marques, O.A., Capovilla, V., Martins, M. (2008b):

- Reproductive ecology of dipsadine snakes, with emphasis on South American species. *Herpetologica* 64: 168-179.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D., Brandley, M.C. (2016): *Herpetology*. 4th edition. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.
- Preininger, D., Boeckle, M., Freudmann, A., Starnberger, I., Sztatecsny, M., Hödl, W. (2013): Multimodal signaling in the Small Torrent Frog (*Micrixalus saxicola*) in a complex acoustic environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 1449-1456.
- Qualls, C.P., Andrews, M.R. (1999): Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 353-376.
- Quesnel, V.C. (2006): Reproductive behaviour of the Neotropical gecko *Thecadactylus rapicauda* (Houttuyn). *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club* 2006: 38-43.
- Ramos-Pallares, M.P., Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015a): Reproduction of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an Andean coffee shade plantation in Colombia. *South American Journal of Herpetology* 5: 143-150.
- Ramos-Pallares, M.P., Anaya-Rojas, J.M., Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015b): Feeding and reproductive ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in urban ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* 49: 108-117.
- Rand, A.S., Ryan, M.J. (1981): The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog. *Ethology* 57: 209-214.
- Reyes-García, C., Mejía-Chang, M., Griffiths, H. (2012): High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193: 745-754.
- Rodríguez, M.A., Belmontes, J.A., Hawkins, B.A. (2005): Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65-70.
- Rojas, B. (2016): Behavioural, ecological, and evolutionary aspects of diversity in frog colour patterns. *Biological Reviews* 92: 1059-1080.
- Rosenthal, G.G., Rand, A.S., Ryan, M.J. (2004): The vocal sac as a visual cue in anuran communication: an experimental analysis using video playbacks. *Animal Behavior* 68: 55-58.
- Ross, P.J., Crews, D. (1977): Influence of the seminal plug on mating behaviour in the garter snake. *Nature* 267: 344-345.
- Roze, J.A. (1966): *La Taxonomía y Zoogeografía de los Ofidios en Venezuela*, Universidad Central de Venezuela.
- Rueda-Almonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vogt, R.C., Rhodin, A.G.J., Ossa-Velásquez, J., Rueda, J.N., Goettsch-Mittermeier, C. (2007): *Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico*. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Conservación Internacional Colombia.
- Ruibal, R., Philibosian, R., Adkins, J. L. (1972): Reproductive cycle and growth in the lizard *Anolis acutus*. *Copeia* 1972: 509-518.
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N., Speed, M.P. (2018): *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. 2th edition. Oxford University Press, Oxford.
- Ryan, M.J. (1985): *The túngara frog: a study in sexual selection and communication*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ryan, M.J. (2001): *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Ryan, M.J. (2011): Sexual selection: A tutorial from the túngara frog. Págs. 185-203. En: *In Light of Evolution, Essays from the Laboratory and Field*. Losos, J.B. (Ed). Roberts and Company, Greenwood Village.
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D., Rand, A.S. (1982): Bat predation and sexual advertisement in a Neotropical anuran. *The American Naturalist* 119: 136-139.
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D., S., R.A. (1982): Bat predation and sexual advertisement in a Neotropical anuran. *The American Naturalist* 119: 136-139.
- Salomão, M.d., Santos, S.M.A., Puerto, G. (1995): Activity pattern of *Crotalus durissus* (Viperidae, Crotalinae): feeding, reproduction and snakebite. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 101-106.

- Saporito, R.A., Zuercher, R., Roberts, M., Gerow, K.G., Donnelly, M.A. (2007): Experimental evidence for aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*. *Copeia* 2007: 1006-1011.
- Sasa, M., Wasko, D.K., Lamar, W.W. (2009): Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon* 54: 904-922.
- Savage, J.M. (2002): The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. Chicago University Press, Chicago.
- Savage, J.M., Villa, J. (1986): An introduction to the Herpetofauna of Costa Rica. *Contributions in Herpetology, Society for the Study of Amphibians and Reptiles SSAR* 3: 1-107.
- Schaefer, H.M., Ruxton, G. D. (2011): Plant-animal communication. Oxford University Press, Oxford.
- Schulte, L.M., Yeager, J., Schulte, R., Veith, M., Werner, P., Beck, L.A., Lötters, S. (2011): The smell of success: choice of larval rearing sites by means of chemical cues in a Peruvian poison frog. *Animal Behavior* 81: 1147-1154.
- Schwartz, J.J., Bee, M.A. (2013): Anuran acoustic signal production in noisy environments. Págs. 91-132. En: *Animal Communication and Noise*. Brumm, H. (Ed). Springer-Verlag, Berlin.
- Schwartz, J.J., Wells, K.D. (1984): Vocal behavior of the neotropical treefrog *Hyla phlebodes*. *Herpetologica* 40: 452-463.
- Schwenk, K. (1985): Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia* 1985: 91-101.
- Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I.S., Carleton, K.L., Mrosso, H.D.J., Miyagi, R., van der Sluijs, I., Schneider, M.V., Maan, M.E., Tachida, H., Imai, H., Okada, N. (2008): Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455: 620-623.
- Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P., Ortega, J.E., Cortes, L.A. (2007): Annual reproductive activity of *Gonatodes albigularis* (Squamata: Gekkonidae) living in an anthropic area in Santander, Colombia. *South American Journal of Herpetology* 2: 31-38.
- Sexton, O.J., Ortleb, E.P., Hathaway, L.M., Ballinger, R.E., Licht, P. (1971): Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52: 201-215.
- Shine, R. (1985): The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. Págs. 605-694. En: *Biology of the Reptilia Vol 15*. Gans, C., Billett, F. (Eds). John Wiley and Sons, New York.
- Shine, R. (1995): A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist* 145: 809-823.
- Shine, R. (2003): Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 995-1004.
- Shine, R. (2005): Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 23-46.
- Shine, R. (2015): The evolution of oviparity in squamate reptiles: an adaptationist perspective. *Journal of Experimental Zoology B* 324: 487-492.
- Shine, R., Thompson, M.B. (2006): Did embryonic responses to incubation conditions drive the evolution of reproductive modes in squamate reptiles? *Herpetology Monography*. 20:159-171.
- Siqueira, D.M., Nascimento, L.P., Montingelli, G.G., Santos-Costa, M.C.D. (2013): Geographical variation in the reproduction and sexual dimorphism of the Boddaert's tropical racer, *Mastigodryas boddaerti* (Serpentes: Colubridae). *Zoologia* 30: 475-481.
- Solórzano, A., Cerdas, L. (1989): Reproductive biology and distribution of the terciopelo, *Bothrops asper* Garman (Serpentes: Viperidae), in Costa Rica. *Herpetologica* 45: 444-450.
- Starnberger, I., Poth, D., Saradhi, P., Schulz, S., Vences, M., Knudsen, J., Barej, M.F., Rodel, M.O., Walzl, M., Hödl, W. (2013): Take time to smell the frogs: vocal sac glands of reed frogs (Anura: Hyperoliidae) contain species-specific chemical cocktails. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 828-838.
- Starnberger, I., Preininger, D., Hödl, W. (2014): The anuran vocal sac: a tool for multimodal signalling. *Animal Behavior* 97: 281-288.

- Staton, M.A., Dixon, J.R. (1977): Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan Llanos. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service Washington, D.C.
- Stevens, M. (2013). Sensory ecology, behaviour, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Stoner, K.E., Timm, R.M. (2011): Seasonally dry tropical forest mammals: adaptations and seasonal patterns. Págs. 85-106. En: Seasonally Dry Tropical Forests, Ecology and Conservation. Dirzo R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds). Island Press, Washington.
- Telford, S.R. (1971): Reproductive patterns and relative abundance of two microteiid lizard species in Panama. *Copeia* 1971: 670-675.
- Thorbjarnarson, J.B. (1986): Ecology of the American Crocodile *Crocodylus acutus*. Págs. 228-259. En: Crocodiles: Their Ecology, Management and Conservation. Publication Crocodile Specialist Group. IUCN- The World Conservation Union, Publ. N. S. Gland, Switzerland.
- Thorbjarnarson, J.B. (1994): Reproductive ecology of the spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in the Venezuelan Llanos. *Copeia* 1994: 907-919.
- Tinkle, D.W., Gibbons, J.W. (1977): The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Mis-selaneous Publication Museum of Zoology University of Michigan* 154: 1-55.
- Togashi, T., Cox, P.A. (2011): The evolution of anisogamy: a fundamental phenomenon underlying sexual selection, Cambridge University Press, Cambridge.
- Townsend, J.H., McCranie, J.R., Wilson, L.D. (2004): *Corytophanes cristatus*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles. SSAR, USA.
- Umbers, K.D., De Bona, S., White, T.E., Lehtonen, J., Mappes, J., Endler, J.A. (2017): Deimatism: a neglected component of antipredator defence. *Biology Letters* 13: 20160936.
- Van Devender, R.W. (1982): Comparative demography of the lizard *Basiliscus basiliscus*. *Herpetologica* 38: 189-208.
- Vargas-Ramírez, M., del Valle, C., Ceballos, C.P., Fritz, U. (2017): *Trachemys medemi* n. sp. from northwestern Colombia turns the biogeography of South American slider turtles upside down. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55: 326-339.
- Vargas-Salinas, F., Dorado-Correa, A., Amézquita, A. (2014): Microclimate and stream noise predict geographic divergence in the auditory signal of a threatened poison frog. *Biotropica* 46: 748-755.
- Vélez, A., Schwartz, J.J., Bee, M.A. (2013): Anuran acoustic signal perception in noisy environments. Págs. 133-186. En: *Animal Communication and Noise*. Brumm, H. (Ed). Springer-Verlag, New York.
- Vergne, A.L., Pritz, M.B., Mathevon, N. (2009): Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biological Reviews* 84: 391-411.
- Vitt, L., Colli, G.R. (1994): Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1986-2008.
- Vitt, L., Zani, P.A. (1996): Ecology of the lizard *Ameiva festiva* (Teiidae) in southeastern Nicaragua. *Journal of Herpetology* 30: 110-117.
- Vitt, L.J. (1983): Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica* 39: 52-66.
- Vitt, L., Caldwell, J.P. (2014): *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edition. Academic Press & Elsevier, London .
- Waldman, B. (1991): Kin recognition in amphibians. Págs. 162-219. En: *Kin Recognition*. Hepper, P.G. (Ed). Cambridge University Press, Cambridge.
- Waldman, B. (2001): Kin recognition, sexual selection, and mate choice in toads. Págs. 232-244. En: *Anuran Communication*. Ryan, M.J. (Ed). Smithsonian Institution Press, Washington.
- Wallach, V., Williams, K.L., Boundy, J. (2014): *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species*. Taylor and Francis, CRC Press, Boca Raton.
- Warkentin, K.M. (1995): Adaptive plasticity in hatching age: a response to predation risk trade-offs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*

- America 92: 3507-3510.
- Warkentin, K.M. (2005): How do embryos assess risk? Vibrational cues in predator-induced hatching of red-eyed treefrogs. *Animal Behaviour* 70: 59-71.
- Warkentin, K.M. (2011): Plasticity of hatching in amphibians: evolution, trade-offs, cues and mechanisms. *Integrative and Comparative Biology* 51: 111-127.
- Wells, K.D. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.
- Wells, K.D. (2007): *Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wells, K.D., Schwartz, J.J. (1982): The effect of vegetation on the propagation of calls in the Neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 38: 449-455.
- Wilczynski, W., Ryan, M.J. (1999): Geographic variation in animal communication systems. Págs. 234-261. En: *Geographic Variation in Behavior*. Foster, S.A., Endler, J.A. (Eds). Oxford University Press, Oxford.
- Wilson, L.D., Meyer, J.R. (1982): *The Snakes of Honduras*. Milwaukee Publications Museum in Biology and Geology.
- Wourms, J.P. (1981): Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist* 21: 473-515.
- Wyatt, T.D. (2014): *Pheromones and Animal Behavior: Chemical Signals and Signatures*. 2th edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zamudio, K.R., Bell, R.C., Nali, R.C., Haddad, C.F., Prado, C.P. (2016): Polyandry, predation, and the evolution of frog reproductive modes. *The American Naturalist* 188: S41-S61.
- Ziegler, L., Arim, M., Narins, P.M. (2011): Linking amphibian call structure to the environment: the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behavioral Ecology* 22: 520-526.
- Zimmerman, B.L. (1983): A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the central Amazon. *Herpetologica* 39: 235-246.
- Zug, G.R., Hedges, S.B., Sunkel, S. (1979): Variation in reproductive parameters of three neotropical snakes, *Coniophanes fissidens*, *Dipsas catesbyi*, and *Imantodes cenchoa*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 300: 1-20.



Micurus dumerilii



CAPÍTULO VII
**USO DE HÁBITAT
Y REGLAS DE ENSAMBLAJE:**
PATRONES Y MECANISMOS



Micrurus mipartitus



Juan E. Carvajal-Cogollo

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
Programa de Biología, Tunja, Colombia
Grupo de Investigación Biodiversidad y Conservación.
Email: juancarvajalc@gmail.com

Vladimir Bernal-González

Corporación Universitaria del Meta,
Villavicencio, Colombia
Grupo de Investigaciones Ambientales (CIAM).
de Investigaciones Ambientales (CIAM).
Email: vlacho83@gmail.com

Azarys Paternina-Hernández

Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia
Grupo de Investigación Biodiversidad y Conservación.
Email: azarysp@gmail.com

Javier Andrés Muñoz-Avila

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
Tunja, Colombia
Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio).
Email: javierandres.munoz@uptc.edu.co

José Nicolás Urbina-Cardona

Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
Departamento de Ecología y Territorio
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.
Email: urbina-j@javeriana.edu.co

Fernando Vargas-Salinas

Universidad del Quindío. Armenia, Colombia.
Programa de Biología,
Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías.
Email: fvargas@uniquindio.edu.co





Anolis biporcatus

RESUMEN

En bs-T la alta tasa histórica de transformación de hábitat, ha cambiado la configuración del paisaje, dejando un mosaico de coberturas naturales inmersas en una matriz de coberturas antropogénicas. Estos paisajes antropizados presentan condiciones altamente variables de temperatura, precipitación y estructura vegetal, imponiendo filtros ambientales que moldean los patrones observados de diversidad en anfibios y reptiles. En el caso de los anfibios, actualmente predominan especies generalistas de tamaño corporal grande, que si bien, tienen una alta dependencia de los cuerpos de agua, no son específicas en la elección de otros recursos (alimentarios y de hábitat o microhábitat). Para el caso de los reptiles, los taxa que colonizan y se establecen en los nuevos hábitats, pertenecen en su mayoría a familias de serpientes y lagartos heliotermos, semiarbóreos o terrestres. De esta manera, la diversidad y el uso de recursos, ya sea alimentarios o de hábitat, están moldeados por filtros ambientales que se pueden evidenciar a diferentes escalas espacio-temporales. A partir de la revisión presentada en este capítulo, se plantean desafíos y preguntas de investigación que, esperamos, guíen la elaboración de futuros estudios con los ensamblajes de anfibios y reptiles que habitan el bs-T. En particular, es necesario entender en detalle la relación entre rasgos funcionales de la herpetofauna con su desempeño reproductivo, sobrevivencia, dispersión, así como en su respuesta ante filtros ambientales y su papel en procesos ecosistémicos. Es de esperar que cambios en la cobertura, uso y manejo de la tierra, homogenicen los ensamblajes de anfibios y reptiles en su estructura y composición, así como en los patrones de diversidad funcional y filogenética.

Palabras clave: Biodiversidad, Bosque seco tropical, Ecología de comunidades, Ensamblajes, Herpetofauna.



Basiliscus galeritus



INTRODUCCIÓN

La presencia de una alta o baja diversidad en una región determinada obedece a una serie de factores que pueden actuar individual o sinérgicamente (Verhoef & Morin 2010; Morin 2011). Para el caso del bosque seco tropical (bs-T) del norte de Colombia, los principales procesos que modelan los ensamblajes bióticos están relacionados con gradientes en los regímenes de precipitación, los tipos de vegetación y su relación con la altitud. Específicamente, el gradiente hídrico que se presenta por los cambios altitudinales asociados a la presencia de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía de Perijá, y el gradiente ecológico asociado a los diferentes tipos de vegetación presentes en las planicies inundables de la ciénaga de Zapatosa y el río Cesar (Rangel-Ch. 2012), impone filtros ambientales a los cuales deben responder las poblaciones de anfibios y reptiles.

La búsqueda de patrones de diversidad, de uso de hábitat y de otros atributos ecológicos de los ensamblajes bióticos, sumado a los mecanismos causantes de estos, son un campo de investigación importante en ecología, biogeografía, sistemática y conservación (Horta et al. 2009). En el bs-T del norte de Colombia, se han utilizado los anfibios y reptiles como modelo de estudio en investigaciones con este objetivo. Por ejemplo, Medina-Rangel (2009) evaluó la diversidad alfa y beta de elementos del paisaje asociados a la ciénaga de Zapatosa en el departamento del Cesar; Carvajal-Cogollo (2014) y Paternina-Hernández (2015) evaluaron la magnitud de la influencia de los bordes de bosque en la estructura y composición de anfibios y reptiles en fragmentos boscosos presentes en la cuenca del río Cesar; Bernal-González (2014) categorizó los anfibios y reptiles en un paisaje rural del departamento del Cesar; Muñoz-Avila & Vargas-Salinas (datos no publicados) examinaron patrones de diversidad alfa y beta en cuatro tipos de cobertura vegetal (remanente de bosque, borde de ciénaga, pastizales, cultivos de palma) predominantes en los departamentos del Magdalena y Cesar.

En general, la herpetofauna del bs-T en Colombia es conocida principalmente por estudios en las llanuras de la región Caribe, pero hay un gran desconocimiento con respecto al bs-T en los valles del Magdalena, Cauca y Patía, así como de los enclaves secos del Catatumbo (Urbina-Cardona et al. 2014). Dado el relativo alto grado de conocimiento en el Caribe colombiano, es necesario contribuir con una revisión del estado del arte sobre los ensamblajes de anfibios y reptiles ahí presentes. Este es el objetivo del presente capítulo, donde específicamente, se examinarán los determinantes ambientales que propician o son responsables de la diversidad de especies, el uso de hábitat y microhábitat por parte de los individuos, la estructura fenotípica y filogenética de los ensamblajes y finalmente, la respuesta de los ensamblajes, desde una perspectiva funcional, a los factores de cambio en el paisaje del bs-T del norte de Colombia.



Polychrus marmoratus

DETERMINANTES AMBIENTALES DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES

El estudio de los patrones espaciales y temporales en la biodiversidad es un campo de investigación ampliamente abordado en la actualidad (Francis & Currie 2003; Kreft & Jetz 2007). Sin embargo, no existe un consenso acerca de los mecanismos o posibles explicaciones de los patrones de diversidad de especies en un sitio determinado. Una de las hipótesis más exploradas, y que puede afectar directamente a los anfibios y reptiles del bs-T en la región Caribe de Colombia, es la referente a la relación especies-energía. Esta hipótesis propone que la diversidad local de especies está limitada por la cantidad de energía que entra a la red trófica del ecosistema (Currie & Paquin 1987; Gaston & Blackburn 2000). Para el caso del bs-T, esto puede basarse en redes de interacción sencillas pero que moldean la presencia o ausencia de especies en un sitio determinado. Otro mecanismo se basa en el principio de que la temperatura del ambiente regula las tasas vitales de la biota, principalmente de anfibios y reptiles dado que son organismos ectotermos (Vitt & Caldwell 2014). La temperatura juega un papel preponderante en la distribución y diversidad de anfibios y reptiles en el bs-T; varios estudios muestran como este factor tiene una relación directa con los ensamblajes de anfibios y reptiles en este ecosistema, en el cual, las especies heliotérmicas se ven favorecidas por altas temperaturas ambientales que les reducen costos asociados a termorregulación (Carvajal-Cogollo 2014; Paternina-Hernández 2015; Bernal-González 2014).

La diversidad faunística en un área específica también está determinada por la heterogeneidad ambiental, ya sea a mesoescala o a escala local (van Rensburg et al. 2002). Esta heterogeneidad ambiental es promovida por procesos naturales u otros netamente antropogénicos, tales como la fragmentación y pérdida de hábitat, al estableci-

miento de modelos productivos (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008, 2015), o a los patrones de regeneración de bosques secundarios luego del abandono de sistemas productivos (Suazo-Ortuño et al. 2018). A este respecto, Bernal-González & Carvajal-Cogollo (2019) evidenciaron en la cuenca del río Cesar al norte de Colombia, una alta diversidad beta de anfibios y reptiles entre cultivos, plantaciones, fragmentos de bosque y pastizales. Un alto recambio de especies entre elementos del paisaje también ha sido evidenciado en otras localidades del Caribe colombiano (e.g. Medina-Rangel et al 2011; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015; Paternina-Hernández 2015). Por otro lado, los cambios antropogénicos en el uso y cobertura del suelo, generan una serie de efectos cascada sobre la diversidad de las especies, con respuestas positivas o negativas dependiendo del taxón (Schneider-Maunoury et al. 2016; Pfeifer et al. 2017). Para el bs-T aún falta evaluar de manera detallada cual es la influencia del uso y manejo de distintos tipos de coberturas en el paisaje (e.g. pastizales, cultivos) sobre la diversidad de los anfibios y reptiles. A este respecto, Phillips et al. (2018), a partir de un meta-análisis, sugieren que la densidad poblacional de las especies de anfibios y reptiles no solo varía debido al tamaño del bosque natural remanente, sino que también depende del área del sistema productivo (cultivo, plantación forestal o pastizal). En el bs-T del norte de Colombia, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2008) encontraron que los reptiles presentaron mayor riqueza en un fragmento de 84.4 ha pero que, en el resto de fragmentos, cuyo rango de tamaños varió entre 6.8 y 37 ha, no se presentaron diferencias en riqueza y composición de especies, ni en abundancia total de individuos. Estos autores proponen tres posibles explicaciones a este patrón: (1) que los fragmentos pequeños, debido a la tala y entresaca de madera, no tienen la calidad de hábitat ni una relación tama-



Caiman crocodilus

ño/forma que minimice o excluya efectos de borde y por lo tanto, albergan especies tolerantes al disturbio; (2) que los fragmentos de bs-T remanente albergan un subconjunto del *pool* regional de reptiles, permitiendo el establecimiento exclusivo de especies generalistas, debido a los procesos históricos de deforestación en la región; y (3) que los reptiles de bs-T no responden directamente a la pérdida de hábitat, sino que lo hacen indirectamente a través de efectos cascada sobre su microhábitat (e.g. cambios en variables ambientales y estructurales).

Es de esperar que eventos históricos y evolutivos en el bs-T también hayan moldeado los patrones de diversidad de especies que en él se encuentran (Wiens et al. 2006); por ejemplo, las pulsaciones frías del Pleistoceno y posteriormente, el cambio del clima regional a escala geológica, donde dominaron altas temperaturas y baja precipitación (Pennington et al. 2000). Dichos procesos muy posiblemente determinaron el establecimiento, en este ecosistema, de taxones pertenecientes en su mayoría a familias de serpientes y lagartos heliotermos, semiarbóreos

o terrestres (Carvajal-Cogollo 2014). Tal es el caso de los lagartos de la familia Teiidae, representada en el bs-T estacional del norte de Colombia por los géneros *Ameiva*, *Tupinambis* y *Cnemidophorus* (Carvajal-Cogollo et al. 2013); estos son lagartos adaptados a ambientes secos, semiáridos, áridos y a la fluctuación climática entre temporadas del año (Pough et al. 2015).

En resumen, la evidencia empírica sustenta fuertemente el papel de procesos que influyen en la energía disponible para las especies en un ecosistema, de heterogeneidad ambiental, y de factores históricos y evolutivos, como agentes determinantes de los patrones de diversidad en los ensamblajes de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia; sin embargo, aún persisten muchos interrogantes; por ejemplo: ¿Cuál es la contribución relativa e integral de los factores mencionados sobre las propiedades emergentes de los ensamblajes y de las poblaciones de anfibios y reptiles en el bs-T, al igual que sobre las interacciones interespecíficas (e.g. competencia, depredación, parasitismo)?

USO DE HÁBITAT Y MICROHÁBITAT

El hábitat es el conjunto de características de un área en la cual interactúan recursos y factores ambientales, que generan condiciones aptas para el establecimiento de una población (Gysel & Lyon 1987; Hall et al. 1997; Morrison et al. 1999). Por su parte, los microhábitats son definidos como el sustrato exacto donde los individuos desarrollan alguna función metabólica y está determinado por el rango de hogar de un individuo y la manera como usa los recursos (Hall et al. 1997). En el Caribe colombiano, los anfibios y reptiles utilizan hábitats y microhábitats desde húmedos a muy secos (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008; Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Rueda-Solano & Castellano-Barliza 2010; Medina-Rangel et al. 2011; Acosta 2012; Blanco-Torres et al. 2013; Carvajal-Cogollo 2014; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015; Rojas-Murcia et al. 2015). Lo anterior depende de los requerimientos fisiológicos de cada especie, pero en cualquier caso, aspectos naturales o antropogénicos que alteren la estructura vegetal del hábitat y de ahí, las características abióticas del entorno, pueden producir cambios comportamentales en los individuos y alterar su interacción con conespecíficos o heterospecíficos (González-Zarate et al. 2011). A manera de ejemplo, en un estudio realizado en bosques secundarios húmedos, Cortés-Gómez et al. (2013) encontraron que pequeños cambios sobre el microhábitat en la cobertura del dosel, causan alteraciones abruptas en la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios.

Por lo general, los anfibios tienen un modo reproductivo dependiente de cuerpos de agua o ambientes húmedos, lo cual, determina en gran medida su hábitat y microhábitat (Duellman & Trueb 1994; Haddad & Sawaya 2000; Haddad & Prado 2005;

Crump 2015). Por lo tanto, uno de los grandes interrogantes en la ecología de los anfibios de bs-T, es: ¿Cómo los individuos pueden colonizar y sobrevivir en ambientes deshidratantes? Se ha propuesto que algunas especies de anfibios logran mantener un balance hídrico adecuado en ambientes secos, limitando la pérdida y ganancia de agua a través de una compleja interacción entre su comportamiento, ecología y fisiología (Urbina-Cardona et al. 2014). Si bien, algunos anfibios pueden alterar la tasa de evaporación durante temporadas secas, una de las principales estrategias para la colonización de áreas semiáridas es la reducción morfológica de la permeabilidad de la piel (Navas et al. 2002), la impermeabilización de la piel con ceras (Lillywhite et al. 1997) y algunas estrategias que les permite incrementar la captación de agua (e.g. la ósmosis, la capilaridad y el transporte facilitado por acuaporinas); sin embargo, en escenarios de alteraciones a gran escala (cambio climático y cambios en la cobertura del suelo) la escasez de microhábitats húmedos puede modular la estructura y composición de ensamblajes, favorecido por la presencia y abundancia de especies con mayor capacidad en la búsqueda de agua (Urbina-Cardona et al. 2014). En este sentido, es cada vez más necesario documentar el uso y preferencia de hábitat por parte de anfibios y reptiles y relacionar estos patrones con la respuesta de los individuos ante filtros ambientales, a partir de sus características ecológicas y rasgos funcionales.

Algunas especies de anfibios como *Elachistocleis panamensis*, *Elachistocleis pearsei* y *Dendrobates truncatus*, entre otras, frecuentemente se encuentran en áreas secas y lejos de cuerpos de agua. Por el contrario, especies como *Phyllomedusa venusta*, *Scinax*

rostratus, *Boana boans*, *Boana pugnax* y en especial *Dendropsophus microcephalus*, se encuentran siempre asociadas a cuerpos de agua o zonas con alto porcentaje de humedad. Por otro lado, el uso de hábitat y microhábitat en reptiles de bs-T se puede ver influenciado por los cambios en la disponibilidad de ítems alimenticios y lugares de termorregulación a través de épocas climáticas (Suazo-Ortuño et al. 2008). Lo anterior, además de la alta vagilidad en muchos reptiles, hace difícil definir una preferencia específica de microhábitat en estos vertebrados; sin embargo, algunas especies como el caimán *Caiman crocodilus*, los lagartos *Basiliscus basiliscus*, *Stenocercus erythrogaster*, y las tortugas *Chelonoidis carbonarius*, *Trachemys venusta callirostris* y *Mesoclemmys dahli*, se encuentran preferencialmente cerca o en cuerpos de agua, mientras que, lagartos como, *Bachia bicolor*, *Gymnophthalmus speciosus*, *Loxopholis rugiceps* y *Tretioscincus bifasciatus*, son frecuentes en lugares que proporcionan alta humedad relativa (e.g. bajo troncos caídos y piedras, cuevas, cavidades entre raíces de árboles) pero sin estar asociados a cuerpos de agua (Dueñez et al. 2004; Moreno-Arias et al. 2009; Narvaez & Trefaut-Rodrigues 2009; Medina-Rangel et al. 2011; Acosta 2012; Romero-Matínez & Lynch 2012; Paternina-H et al. 2013; Angarita-M et al. 2015). Muñoz-Avila & Vargas-Salinas (datos no publicados) han documentado para anfibios y reptiles en los departamentos del Cesar y Magdalena, que el sustrato más usado es el suelo, el cual está compuesto principalmente por arena/tierra, pero que también son frecuentes en vegetación herbácea y en menor porcentaje, en hojarasca y árboles (Tabla 1). En general, a pesar de la heterogeneidad vegetal relativamente baja del bs-T, diversas especies pueden coexistir debido a diferencias en su hábitat y microhábitat, ya sea en términos de distancia a cuerpos de agua, altura y tipo de sustrato, o en términos de tiempo de actividad (anfibios principalmente nocturnos y reptiles principalmente diurnos).

Es importante considerar que el uso del microhábitat por parte de los anfibios y reptiles es dinámico en espacio y tiempo. En este sentido, la deforestación y degradación de los bosques nativos puede generar espacios para la colonización de especies que se vuelven dominantes en el ensamblaje, afectando la abundancia de especies ecológicamente similares. Por ejemplo, la abundancia de *Anolis sericeus* pudo verse afectada por el incremento en la dominancia de *Anolis uniformis*, durante un periodo de 30 años, en las selvas de los Tuxtlas en México (Urbina-Cardona & Reynoso 2005). También hay casos en los que el arribo de algunas especies aparentemente no afecta la abundancia de las especies nativas; esto último puede deberse al uso diferencial del microhábitat por parte de las especies o porque estas presentan rangos y valores diferentes en sus rasgos funcionales, lo que les permite explotar de manera diferente los recursos del hábitat. Urbina-Cardona & Reynoso (2017), encontraron que las especies de potrero que logran ingresar al bosque (e.g. *Eleutherodactylus leprus*, *Leptodactylus fragilis*, *Tlalocohyla loquax*, *Sceloporus variabilis* y *Anolis sericeus*), ocupaban microhábitats con rangos ambientales muy restringidos, reduciendo la competencia espacial con especies típicas de interior de bosque. Allen et al. (2017) proponen que existen algunos rasgos de historia de vida de las especies de anfibios y reptiles que las hacen más eficientes para colonizar nuevos hábitats; estos rasgos son: tamaño corporal pequeño, ovoposiciones numerosas y frecuentes, y madurez sexual temprana.

A escala del hábitat, la abundancia de las especies también es dinámica tanto en espacio como en tiempo. Algunas especies con amplia distribución geográfica en el Neotrópico (i.e. *Anolis lemurinus*, *Sphenomorphus cherriei* y *Gonatodes albogularis*) pueden estar restringidas a bosques conservados en algunas regiones, mientras que en otras sus poblaciones habitan exclusivamente matrices antro-

pogénicas (Schneider-Maunoury et al. 2016). No obstante, este patrón puede ser mediado por disturbios naturales, por ejemplo, en una región con bs-T, Suazo-Ortuño et al. (2018) documentaron que después del paso de un huracán, la serpiente *Oxybelis aeneus* y el anuro *Rhinella horribilis* incrementaron su dominancia, mientras que la serpiente *Boa constrictor* redujo drásticamente su abundancia en potreros; en compensación, esta serpiente tiende a incrementar su abundancia en bosques jóvenes. Finalmente, a escala local, cambios en

la cobertura antropogénica (e.g. transición en la cobertura del suelo de pastizal a cafetal) pueden incrementar la conectividad de poblaciones de anfibios entre fragmentos de bosque, si dichos cambios hacen que la matriz dominante en el paisaje sea más permeable (i.e. más transitable) a la dispersión de individuos de especies dependientes de bosque (Pineda & Halffter 2004; Mendenhall et al. 2014). Esto mejoraría la calidad del hábitat en los bosques remanentes al amortiguar los efectos de borde (Santos-Barrera & Urbina-Cardona 2011).

Tabla 1. Uso de microhábitat por especies de anfibios y reptiles presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. Obsérvese la presencia de grupos definidos de especies que utilizan diferencialmente los recursos disponibles en el hábitat. Otra dimensión del hábitat que incrementa la división del recurso es el tiempo de actividad; la mayoría de anfibios son nocturnos mientras que la mayoría de reptiles son diurnos (Muñoz-Avila & Vargas-Salinas, datos no publicados).

GRUPO	ESPECIE	VEGETACIÓN HERBÁCEA	HOJARASCA	SUELO	CHARCOS TEMPORALES
ANFIBIOS	<i>Leptodactylus fragilis</i>				
	<i>Leptodactylus fuscus</i>				
	<i>Leptodactylus insularum</i>				
	<i>Leptodactylus poecilochilus</i>				
	<i>Lithobates vaillanti</i>				
	<i>Rhinella humboldti</i>				
	<i>Ceratophrys calcarata</i>				
	<i>Elachistocleis panamensis</i>				
	<i>Elachistocleis pearsei</i>				
	<i>Engystomops pustulosus</i>				
	<i>Pseudopaludicola pusilla</i>				
	<i>Dendropsophus microcephalus</i>				
	<i>Boana aff. xerophylla</i>				
	<i>Boana boans</i>				
	<i>Boana pugnax</i>				
	<i>Phyllomedusa venusta</i>				
	<i>Scinax rostratus</i>				
	<i>Trachycephalus typhonius</i>				
	<i>Dendrobates truncatus</i>				
	<i>Pleurodema brachyops</i>				
<i>Rhinella horribilis</i>					

GRUPO	ESPECIE	VEGETACIÓN HERBÁCEA	HOJARASCA	SUELO	CHARCOS TEMPORALES
REPTILES	<i>Basiliscus basiliscus</i>				
	<i>Bothrops asper</i>				
	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>				
	<i>Crotalus durissus</i>				
	<i>Gonatodes albogularis</i>				
	<i>Iguana iguana</i>				
	<i>Spilotes pullatus</i>				
	<i>Stenocercus erythrogaster</i>				
	<i>Anolis auratus</i>				
	<i>Anolis gaigei</i>				
	<i>Helicops danieli</i>				
	<i>Boa constrictor</i>				
	<i>Chironius carinatus</i>				
	<i>Corallus ruschenbergerii</i>				
	<i>Epicrates maurus</i>				
	<i>Hemidactylus frenatus</i>				
	<i>Imantodes cenchoa</i>				
	<i>Polychrus marmoratus</i>				
	<i>Thecadactylus rapicauda</i>				
	<i>Ameiva praesignis</i>				
	<i>Chelonoidis carbonarius</i>				
	<i>Holcosus festivus</i>				
	<i>Mabuya sp.</i>				
	<i>Tupinambis cf cryptus</i>				
	<i>Enulius flavitorques</i>				
	<i>Leptodeira septentrionalis</i>				
	<i>Leptophis ahaetulla</i>				
	<i>Lygophis lineatus</i>				
	<i>Mastigodryas pleei</i>				
	<i>Oxybelis aeneus</i>				
	<i>Phimophis guianensis</i>				
	<i>Pseudoboa newwedii</i>				
	<i>Thamnodynastes gambotensis</i>				
	<i>Kinosternon scorpioides</i>				
	<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>				
	<i>Sphaerodactylus heliconiae</i>				
	<i>Bachia bicolor</i>				
	<i>Caiman crocodilus</i>				
	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>				
	<i>Loxopholis rugiceps</i>				
	<i>Mesoclemmys dahli</i>				
	<i>Porthidium lansbergii</i>				
	<i>Trachemys venusta callirostris</i>				
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>					

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LOS ENSAMBLAJES EN PAISAJES TRANSFORMADOS

Los procesos de transformación de la cobertura vegetal original en la región Caribe de Colombia se remontan a la época precolombina y de post-conquista (Etter 2006). Esta transformación se dio a través del establecimiento de sistemas de producción agropecuaria que fueron promovidos en gran medida por la fertilidad de los suelos; años más adelante, dichos sistemas fueron sustituidos acorde a las bonanzas de cultivos lícitos (algodón, maíz, sorgo, entre otros) e ilícitos (marihuana). En la región Caribe de Colombia, los departamentos de Atlántico, Córdoba, Cesar y Magdalena presentan entre el 65 y 78% de su territorio transformado (MADS 2015); este patrón también se observa en la cuenca del río Cesar, donde se estima que cerca del 95% de la cobertura de bs-T ha sido sustituida, principalmente por pastizales para ganadería, y cultivos de palma africana y arroz, entre otros (Carvajal-Cogollo 2014). Todo lo anterior ha generado lo que se conoce como paisajes rurales, los cuales, son un mosaico de unidades constituidas por una matriz de sistemas productivos con algunos remanentes de bosque dispersos (Daily et al. 2001).

La transformación de los paisajes (por pérdida y fragmentación de hábitat), provoca la creación de nuevos hábitats que varían de acuerdo al agente transformador, pero que por lo general, implican una simplificación en la estructura y complejidad vegetal que afecta a la herpetofauna (Cortés-Gómez et al. 2013; Echeverría-Londoño et al. 2016). De igual manera, dicha transformación del paisaje

incrementa la cantidad de bordes de bosque con efectos notorios sobre la estructura y composición de ensamblajes de anfibios y reptiles (Urbina-Cardona et al. 2006). Schneider-Maunoury et al. (2016) encontraron que la mayoría de especies de anfibios y reptiles neotropicales responden al efecto de borde y que la abundancia de muchas especies en el interior del bosque se ve afectada incluso a distancias de 250-408 metros del borde con cultivos y potreros. Esto implica que dichas especies de interior de bosque podrían estar ausentes incluso en fragmentos de 80 ha.

En general, los efectos de borde dependerán de los requerimientos fisiológicos y ecológicos de cada especie, del tipo de matriz en el paisaje y de la época climática (Gascon 1993; Schlaepfer & Gavin 2001; Santos-Barrera & Urbina-Cardona 2011). En un estudio reciente, Pfeifer et al. (2017) propusieron que el efecto de borde afecta en mayor medida a las especies de anfibios con tamaños corporales pequeños y a los grandes reptiles. Por tal razón, Urbina-Cardona et al. (2014) resaltan la necesidad de incrementar estudios a nivel de comunidades en el bs-T colombiano, que integren aspectos de ecología trófica y ecofisiología de los anfibios y reptiles; esto con el objetivo de refinar nuestro conocimiento de los patrones de distribución, colonización, dispersión y biogeografía de las especies como aspecto clave para proyectar estrategias adecuadas para la conservación de la herpetofauna en paisajes fragmentados.

Se ha encontrado una fuerte relación entre las características estructurales y físicas de los hábitats con la estructura y composición de los ensamblajes a lo largo de un gradiente matriz-borde-interior de bosque (Fig. 1) (Osorno-Muñoz 1999; Urbina-Cardona et al. 2006; Santos-Barrera & Urbina-Cardona 2011; Isaacs & Urbina-Cardona 2011; Cortés-Gómez et al. 2013). La evidencia muestra que la influencia del borde sobre los anfibios y los reptiles en el bs-T estacional sigue el siguiente patrón (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, datos no publicados): los hábitats de pastizal, borde e interior de bosque no difieren en cuanto a riqueza y composición de especies, pero sí hay una marcada diferencia en los valores de abundancia de indi-

viduos. Por otro lado, en un gradiente ambiental (Pastizal-Borde-Interior de bosque), los anfibios y reptiles se ven influenciados de manera directa, por la estructura vegetal del sotobosque (arbustiva y arbolitos) y por variables ambientales tales como, la humedad relativa y promedio de precipitación multianual, así como por la distancia a cuerpos de agua (Carvajal-Cogollo 2014; Paternina-Hernández 2015). Debido al alto grado de vulnerabilidad y a la formación de bordes en el bs-T, y la alta sensibilidad que se ha documentado para los anfibios y algunos grupos de reptiles, el estudio de la influencia de los bordes sobre los patrones de distribución de especies, es una línea de investigación prioritaria para el país.

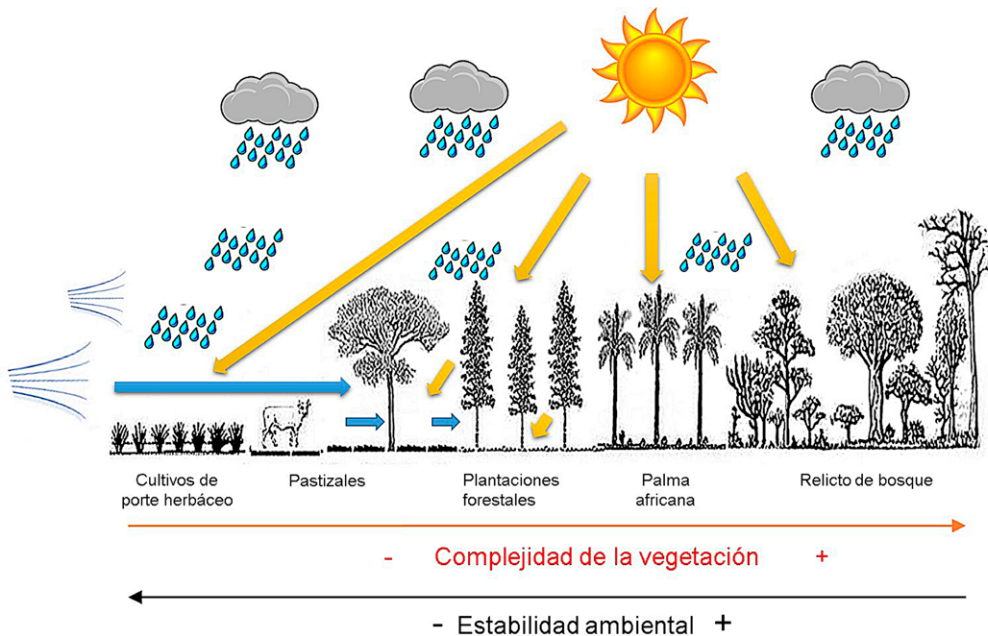


Figura 1. Cambios en las condiciones ambientales a lo largo de un gradiente de complejidad de vegetación en bosque seco tropical (Bernal-González & Carvajal-Cogollo 2019).



Dendropsophus microcephalus

ESTRUCTURA FENOTÍPICA Y FILOGENÉTICA DE ENSAMBLAJES

Conocer los aspectos que determinan la estructura y composición de ensamblajes locales ha sido el objetivo de muchos ecólogos durante décadas (Cornell & Lawton 1992; Ricklefs & Schluter 1994) y recientemente, se ha hecho un llamado a la comunidad científica sobre la importancia de monitorear a largo plazo, los mismos parámetros de diversidad para poder entender mejor las dinámicas de la biodiversidad (Buckland et al. 2005). Dentro de esta línea

de investigación en ecología, surgen las "reglas de ensamblaje", las cuales son consideradas como una restricción (o regla) ecológica de un patrón observado de presencia o abundancia de especies, con respecto a la presencia o abundancia de otra especie o grupo de especies (Diamond 1975; Wilson & Gitay 1995; Wilson 1999). Estas reglas de ensamblaje hacen referencia al resultado de un proceso en tiempo ecológico y no de procesos en tiempo evolutivo. En

los últimos 20-30 años el avance exponencial en capacidad computacional, el desarrollo de nuevas herramientas de análisis y la facilidad de acceso a información fenotípica y genética de las especies ha permitido que se haya avanzado mucho en conocer qué determina la coexistencia de especies (Webb et al. 2002; Mittelbach 2012); sin embargo, aún falta evidencia empírica que permita corroborar las predicciones derivadas de modelos teóricos sobre la importancia relativa de procesos que se manifiestan a diferentes escalas espacio-temporales (Mayfield & Levine 2010; Mittelbach & Schemske 2015).

La competencia interespecífica ha sido considerada tradicionalmente como el principal factor, o uno de los más importantes, que determina la estructura y composición de especies en ensamblajes locales (MacArthur 1958; Pain 1974; Schoener 1974) ya que, se espera que especies que comparten un mismo nicho ecológico no coexistan (principio de exclusión competitiva; Gause 1934). Más aún, debido a que las especies filogenéticamente relacionadas tienden a ser similares en morfología, comportamiento y ecología (Kozak & Wiens 2006), se ha inferido durante décadas que taxa que han divergido recientemente no coexistan a menos que exhiban un grado mínimo de disimilitud en su fenotipo (hipótesis de similitud limitada; MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975). A partir de estas reglas se plantea la premisa de que, en los ensamblajes las especies deben co-ocurrir con menor grado de superposición de nicho de lo que se esperaría si el ensamblaje fuese generado por procesos aleatorios (Gotelli & Graves 1996). Como una aproximación complementaria, se plantea que los factores ambientales en una localidad dada pueden permitir el establecimiento de especies con fenotipos particulares a partir de un grupo regional de especies, mientras que restringen (i.e. filtran) aquellas especies con rasgos que se

desvían de dicho fenotipo óptimo (hipótesis de filtro de hábitat; Keddy 1992; Lawton 2000). Bajo esta hipótesis, y contrario a lo predicho desde la perspectiva de competencia interespecífica, se esperaría que las especies que conforman un ensamblaje tiendan a ser similares en su fenotipo y sean más relacionadas filogenéticamente de lo esperado por azar (Gotelli & Graves 1996; Webb et al. 2002). Las dos perspectivas mencionadas aquí no necesariamente deben ser excluyentes, ya que luego de que una serie de filtros ambientales determinen si una especie podría establecerse en un ensamblaje, ella sobrevivirá acorde a la habilidad que tengan los individuos para competir, sobrevivir y reproducirse (Weiher & Keddy 1999).

Un rasgo fenotípico puede evolucionar de manera conservada o convergente (Fig. 2), y dependiendo de dicho patrón se constituyen las predicciones en torno a la estructura fenotípica y filogenética de los ensamblajes (Webb et al. 2002). Dado que la competencia interespecífica limita la similitud ecológica de especies que coexisten, es de esperar que para rasgos fenotípicos conservados se observe que las especies en un ensamblaje local sean poco similares en dicho rasgo fenotípico y sean filogenéticamente menos relacionadas de lo esperado por azar (patrón de estructura fenotípica y filogenética: sobredisperso). Por el contrario, si el hábitat ha restringido el establecimiento de especies en un ensamblaje con base en ciertos rasgos fenotípicos cuya evolución ha sido conservada, se esperaría que las especies coexistiendo sean parecidas fenotípicamente y más relacionadas filogenéticamente de lo esperado al azar (patrón de estructura fenotípica y filogenética: agrupado). En la Figura 2 se ilustran estas predicciones.

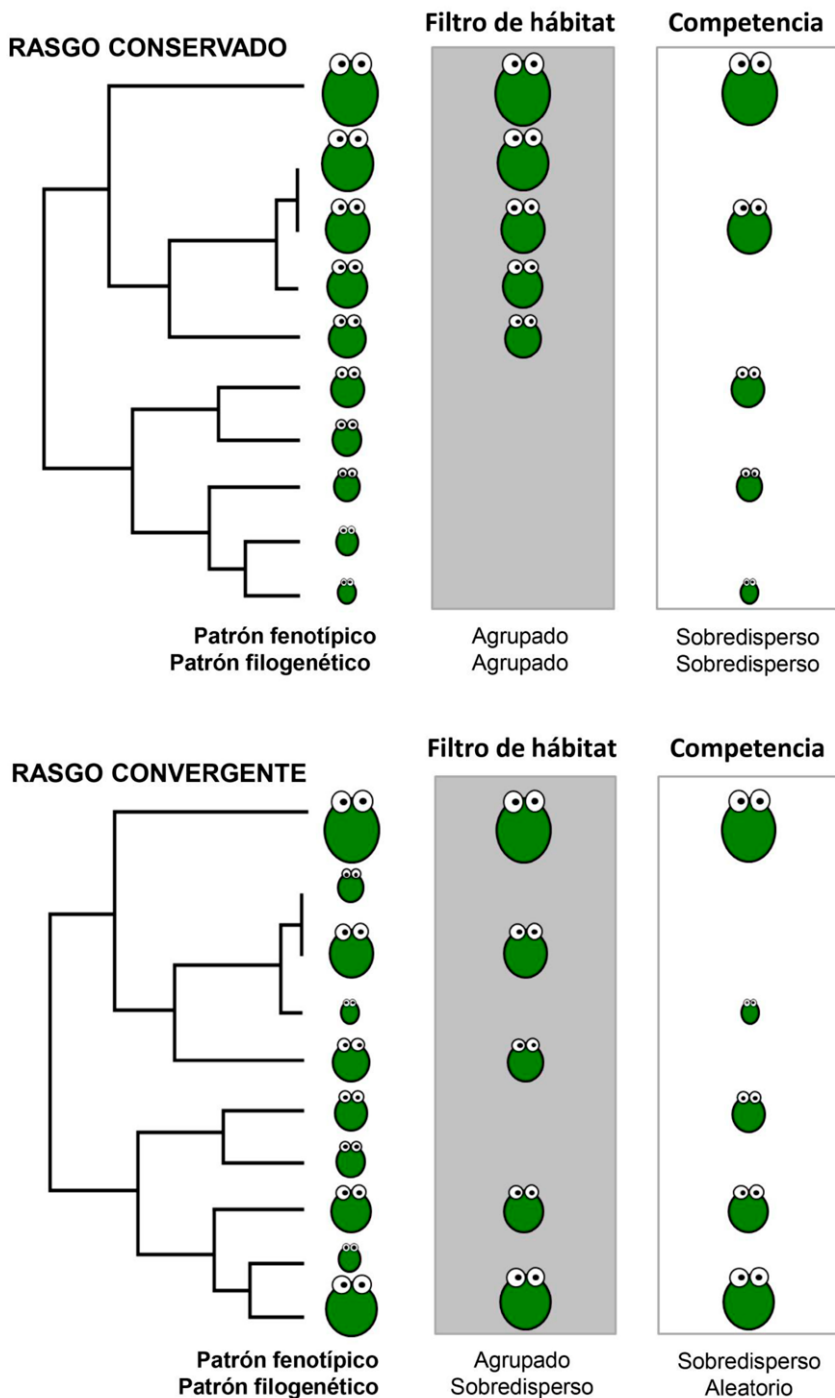


Figura 2. Predicciones sobre la estructura fenotípica y filogenética de un ensamblaje de anillos hipotético como respuesta a procesos de competencia interespecífica y filtro de hábitat. En este ejemplo utilizamos como rasgo fenotípico el tamaño corporal bajo un escenario de patrón de evolución conservado y convergente. Figura modificada de Pausas & Verdú (2010).

Aunque las predicciones mencionadas anteriormente acerca de la estructura y composición de los ensamblajes han recibido soporte empírico en diversos vertebrados (*peces*: Santorelli Jr et al. 2014; *anfibios*: Carvajal-Castro & Vargas-Salinas 2016; *reptiles*: Rabosky et al. 2007; *aves*: Graham et al. 2009, Gómez et al. 2010; *mamíferos*: Riedinger et al. 2013; Luza et al. 2015), es de anotar que se basan en una visión simplificada y no tienen en cuenta la importancia de otros factores tales como depredación, dispersión de especies e incluso, procesos estocásticos (Hubbell 2001; HilleRisLambers et al. 2012). Más aún, para algunos rasgos fenotípicos es posible que la competencia interespecífica produzca un patrón fenotípico y filogenético similar al esperado bajo la hipótesis de filtro de hábitat (Cahill et al. 2008; Mayfield & Levine 2010), o que en un mismo conjunto de organismos, el patrón encontrado para algunos rasgos fenotípicos corresponda a lo esperado por competencia interespecífica mientras que en otros rasgos corresponda a lo esperado por filtro de hábitat (Maire et al. 2012).

En estudios con anfibios y reptiles presentes en el bs-T del norte de Colombia se ha encontrado evidencia que iría acorde a las predicciones que soportan la importancia de un proceso de filtro de hábitat (ver siguientes párrafos y Capítulo VIII de este libro); sin embargo, también hay evidencia que soporta un papel importante de competencia interespecífica como agente regulador de la estructura y composición de ensamblajes. En anfibios por ejemplo, se puede observar que un ensamblaje está compuesto por especies cuyos individuos adultos promedian un tamaño corporal (longitud rostro-cloaca LRC) de 12.51 mm hasta especies cuyos individuos adultos alcanzan o superan en promedio los 88.62 mm (Medina-Rangel et al. 2011; Romero-Martínez & Lynch 2012). Dado que el tamaño corporal en anfibios está fuertemente correlacionado con el tipo y tamaño de presa que ingieren (Wells 2007), es fac-

tible que dichas especies estén dividiendo el recurso alimenticio de tal forma que se reduce la competencia entre ellas. Algo similar puede suceder con los reptiles de la región Caribe, el tamaño corporal de los individuos adultos (y el tipo de dieta asociado) de especies que coexisten en un ensamblaje puede variar desde 18 mm a más de 30 cm (Medina-Rangel et al. 2011; Carvajal-Cogollo et al. 2012). Esta división del recurso alimenticio podría estar complementada por diferencias en otras dimensiones de nicho tales como sitio de actividad y de reproducción.

Por otra parte, que algunas especies sean de actividad diurna mientras otras son nocturnas, adiciona otra dimensión de nicho, con el cual, las especies que coexisten son aún más disímiles en el uso de recursos. Todo lo anterior se refleja en una correlación positiva entre complejidad estructural del hábitat y diversidad de especies (Carvajal-Cogollo & Urbina 2008, 2015; Urbina-Cardona et al. 2014). Esta perspectiva sin embargo, se enfoca en procesos locales que determinan la coexistencia de especies, pero no hace énfasis en procesos que tienden a actuar a una escala espacio-temporal mayor. Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2015) reportan que de los siete grupos ecológicos de reptiles que habitan los fragmentos de bs-T en el departamento de Córdoba (Colombia), los que tienen mayor número de especies son los ovíparos, diurnos y de tamaño corporal mediano; sin embargo, estos autores no encuentran otros cinco grupos ecológicos posibles, dadas las combinaciones entre los valores de los rasgos usados para la clasificación de las especies: (1) vivíparas-diurnas de talla grande, (2) vivíparas-diurnas de talla pequeña, (3) vivíparas-nocturnas de talla mediana, (4) vivíparas-nocturnas de talla pequeña, y (5) ovíparas-nocturnas de talla grande. La ausencia de estos grupos ecológicos abre la posibilidad de que hayan sido eliminadas del *pool* de especies por filtros ambientales recientes o por procesos históricos y evolutivos.

Los efectos de filtro de hábitat tienden a observarse más en estudios a gran escala que en aquellos a escala local (Swenson et al. 2006; Emerson & Gillespie 2008). Esto debido a que en estudios a gran escala se abarca una alta heterogeneidad de hábitats que promueven la coexistencia de especies con fenotipos y requerimientos ambientales similares entre hábitats contrastantes; mientras que en estudios a pequeña escala, los hábitats incluidos en los análisis tienden a ser homogéneos y a reflejar el resultado de competencia (Weiher & Keddy 1995; 1999; Caver-Bares et al. 2006; Swenson et al. 2007). Hasta nuestro conocimiento no hay publicaciones sobre el rol relativo de competencia y filtro de hábitat en determinar la estructura y composición de ensamblajes de anfibios y reptiles de bs-T en Colombia. No obstante, los resultados obtenidos en estudios sobre patrones de diversidad de especies, ya sea con anfibios y reptiles o con otros grupos bióticos (e.g. Lee 1993; Duellman & Thomas 1996; Carvajal-Castro & Vargas-Salinas 2016), permiten hacer predicciones que deben ser corroboradas empíricamente.

Primero, los ensamblajes de anfibios y reptiles en bs-T están compuestos por especies que tienden a ser un subconjunto de aquellas de hábitats húmedos en regiones adyacentes como lo son el Pacífico y valle del Magdalena medio (ver Capítulo VIII en este libro). *Segundo*; estas especies deberían exhibir rasgos fenotípicos que les permitieron superar los fil-

tros impuestos por las condiciones abióticas propias de bs-T (i.e. bajos niveles de precipitación y escases de microhábitats húmedos). *Tercero*, si lo anterior se debe efectivamente a procesos de filtro de hábitat, sería factible encontrar un mayor agrupamiento fenotípico (y filogenético acorde al patrón evolutivo del rasgo considerado) en anfibios que en reptiles, ya que estos últimos vertebrados poseen una cubierta de escamas y reproducción por huevo amniótico que les hace menos dependientes de hábitats húmedos para su sobrevivencia y establecimiento de poblaciones (Vitt & Caldwell 2014; Pough et al. 2015). Esta última predicción encuentra soporte en que la mayoría de anfibios en bs-T del Caribe colombiano tienden a exhibir modos reproductivos con ovoposiciones acuáticas ya que aquellas con ovoposición terrestre pueden estar influenciadas por las altas tasas de mortalidad que tendrían sus posturas de huevos en ambientes secos (Duellman & Thomas 1996).

Todo lo anterior, afecta directa o indirectamente aspectos relacionados a la diversidad funcional en los ensamblajes (Fig. 3). Además la competencia interespecífica, al promover que las especies en un ensamblaje tiendan a ser disimiles en sus rasgos fenotípicos, podría incrementar la diversidad funcional. Por el contrario, los procesos de filtro de hábitat al reducir la disimilitud fenotípica entre especies en un ensamblaje podrían tender a reducir la diversidad funcional (Kluge & Kessler 2011).

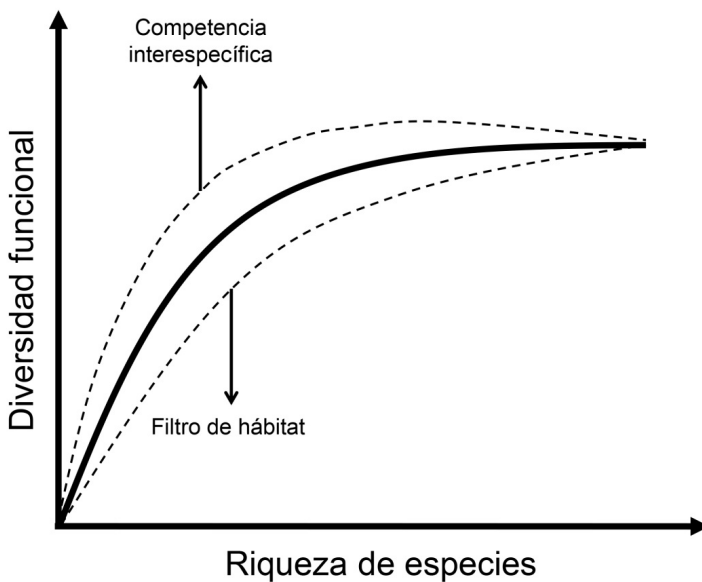


Figura 3. Relación hipotética entre diversidad taxonómica y funcional en ensamblajes de especies. Nótese que a una diversidad taxonómica dada, la competencia interespecífica tiende a incrementar la diversidad funcional de un ensamblaje mientras que los procesos de filtro de hábitat tienden a disminuirla. Modificado de Kluge & Kessler (2011).

DIVERSIDAD FUNCIONAL, DIVERSIDAD FILOGÉNÉTICA Y SERVICIOS ECOSISTÉMICOS



Kinosternon leucostomum

La diversidad funcional se define como los rangos, distribución y abundancia relativa que comprenden los rasgos funcionales medidos en las especies, y que influyen el funcionamiento de un ecosistema (Díaz & Cabido 2001; McGill et al. 2006). Bajo esta aproximación, la unidad de análisis son los individuos, a los cuales se les mide una serie de rasgos funcionales.

Díaz et al. (2013) consideran los rasgos como características fenotípicas de los individuos, que han evolucionado con ellos a través de las diferentes filogenias. Un rasgo funcional debe ser entendido como aquella característica morfológica, bioquímica, fisiológica, estructural, fenológica o de comportamiento, que se expresa en el fenotipo de los organismos, y afecta el desempeño reproductivo (*sensu fitness*); además, determina la *respuesta* de los organismos ante filtros ambientales y/o determina sus *efectos* sobre las propiedades del ecosistema (Díaz et al. 2013). En este sentido, un *rasgo de efecto*, es aquel que determina el impacto de un individuo en las propiedades del ecosistema y los posibles beneficios que las sociedades humanas deriven de los servicios ecosistémicos; por otro lado, un *rasgo de respuesta*, es aquel que influye en la habilidad de las especies de colonizar, desarrollarse en un hábitat, y persistir ante cambios ambientales tales como, estrés abiótico (congelamiento, sequía, contaminación y pérdida de nutrientes), presión biótica (competencia, patógenos, herbívoros, predadores y parásitos) o disturbio (fuego, tormentas, huracanes, enfermedades o invasiones biológicas; Díaz et al. 2013).

Los estudios filogenéticos se han enfocado en estimar el tiempo de origen de linajes, en la identificación de procesos evolutivos que diferencian a las especies actuales, y en la estimación de tasas de diversificación y extinción; sin embargo, estos estudios

por lo general no evalúan la diversidad filogenética como una aproximación para lograr diferenciar entre el efecto de los procesos históricos, biogeográficos, y los procesos ecológicos en la estructuración de ensamblajes y comunidades (Ricklefs 2007). La diversidad filogenética representa y cuantifica los efectos combinados de la diversidad genética y fenotípica, además provee explicaciones histórico-evolutivas a patrones de diversidad (Pavoine & Bonsall 2011).

De esta forma, la comparación a nivel de rasgos funcionales y distancias filogenéticas entre especies, a lo largo de regiones, puede indicar la importancia de los factores biogeográficos, históricos (eventos de colonización y especiación) y cómo discriminarlos de procesos ecológicos. De manera complementaria, la diversidad de los rasgos funcionales puede ser identificada a lo largo de los nodos de un árbol filogenético para revelar los linajes que contribuyen más a la diversidad funcional (Pavoine et al. 2010). En este sentido, acorde con Díaz et al. (2013), cuando en un tiempo y lugar determinado, un nuevo filtro ambiental genera presión sobre un ensamblaje, este tiende a perder especies que no toleran las nuevas condiciones ambientales. La pérdida de especies puede implicar la pérdida de los fenotipos (caracterizados a partir de los rasgos funcionales), los cuales representan la historia evolutiva de ese ensamblaje. Por lo tanto, la pérdida del acervo evolutivo puede determinar el cambio en el aporte funcional de las especies remanentes del ensamblaje en los procesos y servicios del ecosistema (Díaz et al. 2013).

La diversidad funcional y la filogenética (e incluso la faceta de diversidad taxonómica), se han propuesto como un conjunto de medidas complementarias, que permiten entender de mejor manera, a partir de índices, los mecanismos relacionados con la coexis-

tencia de especies y los procesos ecosistémicos (Safi et al. 2011); sin embargo, un aspecto poco considerado en los estudios de diversidad funcional, es la posible señal filogenética que podrían tener los rasgos funcionales a estudiar (de Bello et al. 2015). Esta señal o firma filogenética entre especies en un clado, se puede presentar para determinados rasgos funcionales y en conjunto, puede afectar funciones específicas dentro de un ecosistema (Ackerly 2009; Fritz et al. 2009; Díaz et al. 2013). En este sentido, es importante evaluar en qué medida especies relacionadas evolutivamente, tienden a responder de manera similar a selección natural, o si, por el contrario, son las especies que pertenecen a clados diferentes (i.e. poco relacionadas filogenéticamente) las que responden de forma similar a selección natural (Harvey & Pagel 1991; Freckleton et al. 2002).

A este respecto, el equipo de trabajo de Pavoine proponen una serie de hipótesis de trabajo (ver Pavoine & Bonsall 2011; Pavoine et al. 2013), que deberían ser probadas para la herpetofauna del bs-T, así: *primero*, cuando se presenta un alto grado de recambio de especies entre hábitats (i.e. alta diversidad beta), se espera que haya alta variabilidad en los valores y rangos de aquellos rasgos funcionales que responden a los filtros ambientales impuestos por este gradiente de hábitat; *segundo*, cuando un ensamblaje presenta alta diversidad filogenética, este debería presentar alta diversidad de rasgos, si hay competencia en rasgos conservados filogenéticamente; por el contrario, se esperaría una baja diversidad de rasgos cuando ellos exhiben convergencia y hay filtros ambientales actuando sobre ellos; *tercero*, la variación en los rasgos a causa del ambiente se genera por un filtro ambiental que genera altos valores por adaptación (plasticidad fenotípica o cambio en rasgos sin cambiar la distribución geográfica); *cuarto*, una variación no explicada en los rasgos, puede ser





Scarthyla vigilans

debida a restricciones evolutivas y selección natural estabilizante (i.e. la población pierde diversidad genética y pierde los valores extremos en los atributos de los rasgos); *quinto*, cuando los valores en la diversidad funcional y filogenética son similares, son debido a que los rasgos tienen una señal filogenética lineal, es decir, que las distancias filogenéticas entre las especies reflejan la diferencia entre rasgos; *sexto*, cuando no hay correlación lineal entre la diversidad filogenética y funcional, se debe probablemente a que, la filogenia refleja procesos históricos, mientras que los rasgos son convergentes y reflejan una evolución más reciente (e.g. como resultado de una adaptación al ambiente); y *séptimo*, dos especies cercanas filogenéticamente no necesariamente tienen los mismos valores en sus rasgos.

De manera complementaria, Díaz et al. (2013) plantearon un marco conceptual que permite integrar la diversidad funcional, filogenética y taxonómica, para entender de mejor manera los efectos de las especies en los ecosistemas y su tolerancia a los cambios ambientales. Estos autores proponen que, dados los rasgos de efecto, las funciones de efecto específicas (función de efecto *fe*) se basan en el *pool* de especies y su capacidad para generar funciones; mientras que las funciones de respuesta específicas (función de respuesta *fre*) se pueden interpretar desde la tolerancia de las especies, dados sus rasgos de respuesta, ante filtros ambientales. Bajo este marco, las funciones (de efecto y de respuesta) pueden manifestarse a partir de variadas combinaciones de rasgos dentro de un ensamblaje, y su valor no refleja directamente el valor de los rasgos; es una propiedad emergente de la interacción de los rasgos que permite comprender los procesos en el ecosistema.

En la figura 4 se muestra un ejemplo hipotético en donde el rasgo funcional 1 (*rf1*: tamaño corporal en

anfibios) presenta una fuerte señal filogenética, en contraste con el rasgo funcional 2 (*rf2*: ancho de la boca) o el rasgo funcional 3 (*rf3*: tipo de reproducción acuática o terrestre) que no presentan fuerte señal filogenética. Antes de inferir la relación rasgo funcional-función ecosistémica en este ejemplo, es necesario entender la importancia de cada rasgo. Siguiendo el protocolo de medición de rasgos funcionales en anfibios de Cortés-Gómez et al. (2016), se sugiere que:

- a. El tamaño corporal de los anfibios determina el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas en su papel como depredadores y presas de otros animales. Por lo tanto, el tamaño corporal puede ser considerado un *rasgo de efecto*. Así mismo, el tamaño corporal en anfibios tiene relación con la termorregulación, hidrorregulación, comunicación y protección contra la radiación solar, por lo que también puede ser considerado un *rasgo de respuesta* a filtros ambientales. Por un lado, hay evidencia empírica que señala que los anuros de talla grande son menos sensibles a los efectos de la transformación de las coberturas vegetales y a los efectos de borde que los anuros de talla pequeña, por lo tanto, pueden hacer uso de la matriz antropogénica predominante en el paisaje (Suazo-Ortuño et al. 2008; Mendenhall et al. 2014; Pfeifer et al. 2017). Por otro lado, uno de los rasgos que mayor correlación presenta con la afectación de los anfibios por parte del hongo quitridio es el tamaño corporal grande (Bielby et al. 2008; Lips et al. 2003).
- b. El ancho de la boca está relacionado con las tácticas de forrajeo en los individuos. Especies con bocas anchas pueden consumir mayor variedad de insectos que especies con bocas estrechas;

por lo tanto, el ancho de la boca puede ser considerado un *rasgo de efecto*.

- c. El tipo de reproducción, ya sea acuática o terrestre, determina el flujo de materia y energía (biomasa) de los adultos y sus huevos, como presas. Por lo tanto, el tipo de reproducción también puede ser considerado un *rasgo de efecto*. Este

rasgo también podría ser de *respuesta*, pues se ha demostrado que los anuros que son afectados mayormente por el hongo quitridio son aquellos con reproducción acuática (Bielby et al. 2008; Lips et al. 2003), a la vez que presentan mayor adaptación a ambientes antropogénicos (Mendenhall et al. 2014).

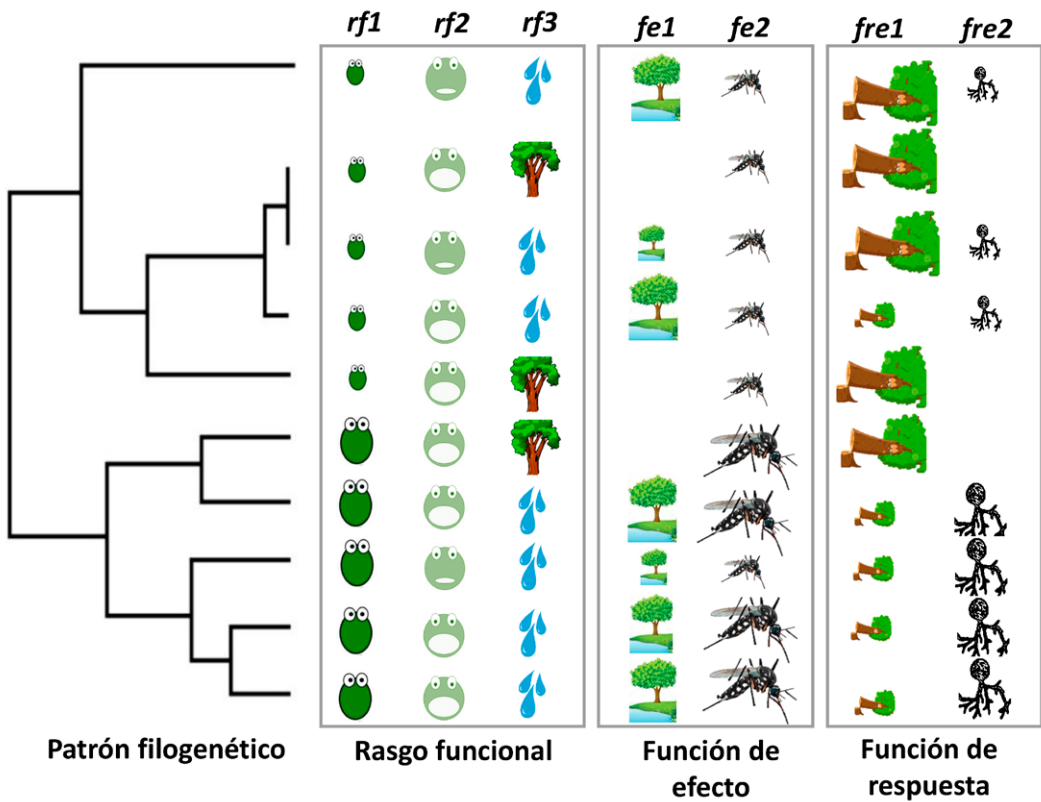


Figura 4. Ejemplo hipotético que muestra la relación entre afinidad filogenética entre especies de anfibios anuros, sus rasgos funcionales y las funciones de efecto y de respuesta de dichos rasgos funcionales a filtros ambientales. *rf1*: rasgo funcional tamaño corporal, *rf2*: rasgo funcional ancho de la boca, *rf3*: rasgo funcional tipo de reproducción; *fe1*: función de efecto de flujo de materia y energía entre ecosistemas terrestres y acuáticos, *fe2*: función de efecto de regulación de insectos (incluyendo plagas y vectores de enfermedades), *fre1*: función de respuesta a la deforestación y efectos de borde, *fre2*: función de respuesta al efecto letal del hongo quitridio. En la primera columna (i.e. rasgo funcional), el tamaño de la figura indica el valor para ese rasgo; en la segunda columna (i.e. función de efecto), un mayor tamaño de la figura indica que la especie tiene un papel importante en ese proceso ecosistémico; finalmente, en la tercera columna (i.e. función de respuesta), un mayor tamaño de la figura indica que la especie no es capaz de tolerar bien el disturbio, mientras que un tamaño pequeño indica que es tolerante a los cambios en ese factor (Figura modificada de Díaz et al. 2013).



Rhinella horribilis

Con los argumentos anteriores, se puede inferir de la Figura 4, que los anfibios de talla corporal grande y boca ancha podrían ser mejores reguladores de insectos en el ecosistema (Función de efecto 2: $fe2$); y que los anfibios grandes que ovopositan en cuerpos de agua, son organismos clave en el flujo de materia y energía entre ecosistemas boscosos y acuáticos (Función de efecto 1: $fe1$). Bajo estas premisas y al retomar la imagen de la Figura 4, se puede observar que mientras la pérdida de cobertura vegetal afecta principalmente a aquellas especies de tamaño pequeño (Función de respuesta 1: $fre1$), el hongo quitridio afecta, como filtro ambiental, al grupo de anfibios de talla corporal grande que se reproducen en el agua (Función de respuesta 2: $fre2$).

En este sentido, se puede intuir que, para la dinámica de materia y energía $fe1=rf1 + rf3$; que para la regulación de insectos $fe2=rf1 + rf2$; que para la función

de respuesta a la deforestación y efectos de borde $fre1=rf1$; y que para la función de respuesta al efecto letal del hongo quitridio $fre2=rf1 + rf3$. Se retoma que, para este ejemplo hipotético, el rasgo funcional de talla corporal presentaba una señal filogenética, y que este rasgo es crucial, tanto en el efecto que puedan tener los individuos en el ecosistema, como en la respuesta a filtros ambientales. En resumen, se debe considerar que la pérdida de especies de un ensamblaje tendrá diferentes consecuencias a nivel de comunidad y ecosistema y depende de los valores en los rasgos funcionales que presentan las especies extirpadas localmente. Por un lado, si se pierden algunas especies que pertenecían a un mismo grupo funcional, la función ecológica podría verse reducida, pero puede mantenerse a través de las especies remanentes en el ensamblaje; en contraste, si desaparecen todas las especies de un grupo funcional, se esperaría que se vean afectados los procesos ecosis-



témicos en los que intervenían estas especies (Díaz et al. 2013).

El ejemplo anterior permite sentar un precedente sobre la importancia que tienen los siguientes aspectos en estudios que abarquen ecología funcional de anfibios: (1) evaluar la señal filogenética de cada rasgo, (2) entender cómo determinado conjunto de rasgos pueden explicar de mejor manera el papel funcional de una especie en el ecosistema; y (3) cómo se puede entender la respuesta de los individuos ante filtros ambientales de origen antropogénico. Es así como, la figura 4 ejemplifica la respuesta de diferentes grupos ecológicos de anfibios ante diferentes factores de cambio (e.g. enfermedades emergentes y transformación de ecosistemas) y permite entender de mejor manera, la grave crisis de extinción no aleatoria de especies que enfrentamos hoy en día. Por ejemplo, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona

(2015) plantean las siguientes preguntas sobre los efectos de borde de bosque en reptiles de bs-T: ¿Cuáles son las principales funciones ecosistémicas que proveen los grupos ecológicos vulnerables que habitan las áreas de interior de bosque y evitan los bordes y potreros?, ¿Son estas funciones provistas por otros reptiles (o animales) con menor grado de especialización de hábitat?, y ¿Cómo se pueden ver afectadas estas funciones ecosistémicas por la fragmentación, pérdida y degradación de los fragmentos de bosque seco que aún persisten?

Aún existe alta incertidumbre sobre el comportamiento de los índices de diversidad taxonómica, funcional y filogenética (Pavoine et al. 2013), y el cambio de estas relaciones a lo largo de gradientes de cobertura vegetal (Morelli et al. 2018; Hernández-Ordóñez et al. 2019). En este sentido, antes de evaluar el desempeño de la gran cantidad de índices de diversidad propuestos en la literatura, es necesario volver a las bases de la ecología, a partir de rasgos funcionales (*sensu* Shipley et al. 2016) y contestar los siguientes conjuntos de preguntas: *Primero*, ¿Cuáles rasgos y en qué medida responden los anfibios y reptiles a gradientes de humedad ambiental y de disponibilidad de agua en el suelo?, y ¿De qué manera esta respuesta se ve mediada por los patrones de heterogeneidad del paisaje a diferentes escalas espaciales?, *Segundo* ¿Cuál es la correlación entre los rasgos funcionales de los anfibios y reptiles con la aptitud o desempeño reproductivo (e.g. número de huevos, ocurrencia de juveniles, biomasa)?, y ¿Cómo se ve reflejada esta relación en el crecimiento, sobrevivencia, dispersión y reproducción de los individuos?, *Tercero*, ¿Cuál es la relación de los rasgos funcionales con parámetros demográficos? y ¿De qué manera dichos rasgos permiten interpretar mejor los procesos a nivel poblacional?, *Cuarto*, ¿Cuál es el grado de variabilidad de los rasgos funcionales al comparar entre individuos de una población, entre poblaciones, entre especies y entre ensamblajes? ¿Es esta variación producto de una respuesta evolutiva o a filtros ambientales impuestos en un tiempo ecológico reciente?; y, *Quinto* ¿Cuáles son los rasgos funcionales más idóneos para entender la respuesta de los anfibios y reptiles ante factores exógenos de cambio global? ¿Cuáles de estos rasgos a su vez, influyen cambios en los procesos y servicios ecosistémicos?





Craugastor raniformis

CONCLUSIÓN

En este capítulo se evidenciaron patrones en el uso de hábitat y microhábitat por parte de la herpetofauna en bs-T del norte de Colombia; de igual manera, se abarcan algunas reglas de ensamblaje en este tipo de ecosistema. Con el conocimiento actual de los ensamblajes de anfibios y reptiles de esta región del país, se tiene certeza de los patrones de diversidad taxonómica que se dan en los diferentes tipos de cobertura vegetal ahí presentes; sin embargo, el entendimiento de los procesos y mecanismos ecológicos que producen dichos patrones, son líneas de investigación clave que requieren más estudio. De igual manera, son necesarios estudios a largo plazo que permitan entender la manera en que cambian (y cómo se relacionan) la diversidad taxonómica, funcional y filogenética a lo largo de gradientes de intensificación-homogenización de la cobertura vegetal en el bs-T del norte de Colombia.



Leptophis ahaetulla

REFERENCIAS

- Ackerly, D. (2009): Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19699–19706.
- Acosta, A.R. (2012): Anfibios de los enclaves secos del área de influencia de los Montes de María y la Ciénaga de La Caimanera en el departamento de Sucre. *Biota Colombiana* 13: 211–231.
- Allen, W.L., Street, S.E., Capellini, I. (2017): Fast life history traits promote invasion success in amphibians and reptiles. *Ecology Letters* 20: 222–230.
- Angarita-M, O., Montes-Correa, A.C., Renjifo, J.M. (2015): Amphibians and reptiles of an agroforestry system in the Colombian Caribbean. *Amphibian and Reptile Conservation* 8: 19–38.
- Bernal-González, V.A. (2014): Respuesta de los ensamblajes de anfibios y reptiles a los cambios en la cobertura del suelo, en localidades del departamento del Cesar, Colombia. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Bernal-González, V.A., Carvajal-Cogollo, J.E. (2019): Taxonomic and functional diversity of snakes north of Biogeographical Chocó: unveiling patterns in an unknown group of animals. *Plos ONE* en prensa.
- Bielby, J., Cooper, N., Cunningham, A.A., Garner, T.W.J., Purvis, A. (2008): Predicting susceptibility to future declines in the world's frogs. *Conservation Letters* 1: 82–90.
- Blanco-Torres, A., Bonilla-Gómez, M.A. (2010): Partición de microhábitats entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con bosque seco tropical de la región Caribe-Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15: 47–60.
- Blanco-Torres, A., Báez, L. Patiño, E., Renjifo, J. (2013): Herpetofauna del valle medio del río Ranchería, La Guajira, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical* 3: 113–22.
- Buckland, S., Magurran, A., Green, R., Fewster, R. (2005): Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 360: 243–254.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G., Keddy, P. (2008): Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10: 41–50.
- Carvajal-Castro, J.D., Vargas-Salinas, F. (2016): Stream noise, habitat filtering, and the phenotypic and phylogenetic structure of Neotropical anuran assemblages. *Evolutionary Ecology* 30: 451–469.
- Carvajal-Cogollo, J.E. (2014): Evaluación a múltiples escalas de los efectos de la transformación del paisaje sobre los ensamblajes de reptiles en localidades de la región Caribe colombiana. Tesis doctoral, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. (2008): Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397–416.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, N. (2015): Ecological grouping and edge effects in tro-

- pical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity Conservation* 24: 1109–1130.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Urbina-Cardona, J.N. (2007): Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29: 427–438.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791–812. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Bernal, V., Rangel-Ch, J.O., Cárdenas-A, G., Paternina-H, A., López, Y. (2013): Colombia Diversidad Biótica- Publicación Especial No. 8. La Fauna Silvestre del Cesar. Importancia y Conservación. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, ARFO Editores e impresores Ltda, Bogotá.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., Miles, B. (2006): Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: S109–S122.
- Cornell, H.V., Lawton, J.H. (1992): Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1–12.
- Cortés-Gómez, A.M., Castro-Herrera, F., Urbina-Cardona, J.N. (2013): Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science* 6: 749–769.
- Cortés-Gómez, A.M., Ramírez, M.P., Urbina-Cardona, J.N. (2016): Protocolo de medición de rasgos funcionales en anfibios. Págs. 126–179. En: Salgado-Negret, B. (Ed). *La Ecología Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Crump, M.L. (2015): Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology* 49: 1–16.
- Currie, D.J., Paquin, V. (1987): Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326–327.
- Daily, G., Elrich, P.R., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2001): Countryside biogeography: Use of human-dominated habitats by avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1–13.
- de Bello, F., Berg, M.P., Dias, A.T., Diniz-Filho, J.A.F., Götzenberger, L., Hortal, J., Ladle, R.J., Lepš, J. (2015): On the need for phylogenetic 'corrections' in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica* 50: 349–357.
- Diamond, J.M. (1975): Assembly of species communities. Págs. 342–444. En: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (Eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press.
- Díaz, S., Cabido, M. (2001): Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., Pearse, W.D. (2013): Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958–2975.
- Duellman, W.E., Thomas, R.A. (1996): Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among the sites in the Upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* 180: 1–34.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1994): *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, London.
- Dueñez-Gómez, F., Muñoz-Guerrero, J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2004): Herpetofauna del corregimiento Botillero (El Banco, Magdalena) en la depresión Momposina de la región Caribe colombiana. *Actualidades Biológicas* 26: 161–170.
- Echeverría-Londoño, S., Newbold, T., Hudson, L.N., Contu, S., Hill, S.L., Lysenko, I., Arbeláez-Cortés, E., Armbrecht, I., Boekhout, T., Cebra-García, J., Domínguez-Haydar, Y., Nates-Parra, G., Gutiérrez-Lamus, D.L., Higuera, D., Isaacs-Cubides, P.J., López-Quintero,

Sibon nebulatus



- C.A., Martínez, E., Miranda-Esquivel, R.D., Navarro-Iriarte, L.E., Noriega, J.A., Otavo, S.E., Parra-H, A., Poveda, K., Ramírez-Pinilla, M.P., Rey-Velasco, J.C., Rosselli, L., Smith-Pardo, A.H., Urbina-Cardona, J.N., Purvis, A. (2016): Modelling and projecting the response of local assemblage composition to land use change across Colombia. *Diversity and Distributions* 22: 1099–1111.
- Emerson, B.C., Gillespie, R.G. (2008): Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 619–630.
- Etter, A., McAlpine, C., Pullar, D., Possingham, H. (2006): Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79: 74–87.
- Francis A.P., Currie, D.J. (2003): A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist* 161: 523–536.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H., Pagel, M. (2002): Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712–726.
- Fritz, S.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Purvis, A. (2009): Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology letters* 12: 538–549.
- Gascon, C. (1993): Breeding-habitat use by five Amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity & Conservation* 2: 438–444.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. (2000): *Patterns and Process in Macroecology*. Blackwell Publishing, UK.
- Gause, G.F. (1934): *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G., Cadena, C.D. (2010): A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79: 1181–1192.
- González-Zárate, A., Montenegro, O.L., Castaño-Mora, O.V. (2011): Caracterización del hábitat de la tortuga de río *Podocnemis lewyana*, el río Prado, aguas abajo del embalse de hidroprado, Tolima, Colombia. *Caldasia* 33: 471–493.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. (1996): *Null Models in Ecology* Smithsonian Institution Press, Washington.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C., McGuire, J.A. (2009): Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19673–19678.
- Gysel, L.W., Lyon, L.J. (1987): Análisis y evaluación de hábitat. Págs. 321–343. En: Rodríguez-Tarrés, R. (Ed). *Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre*. Wildlife Society, Maryland.
- Haddad, C.F., Prado, C.P. (2005): Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Bioscience* 55: 207–217.
- Haddad, C.F., Sawaya, R.J. (2000): Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32: 862–871.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L. (1997): The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182.
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. (1991): *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York.
- Hernández-Ordóñez, O., Santos, B., Pyron, R., Arroyo-Rodríguez, V., Urbina-Cardona, N., Martínez-Ramos, M., Parra-Olea, G., Reynoso, V. (2019): Species sorting and mass effect along forest succession: evidence from taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of amphibian communities. *Ecology and Evolution*. En prensa.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M. (2012): Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43: 227–248.
- Horta, J., Araújo, M.B., Lobo, J.M. (2009): Testing the effectiveness of discrete and continuous environmental diversity as a surrogate for species diversity. *Ecological Indicator* 9: 138–149.

- Hubbell, S.P. (2001): The unified neutral theory of biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, New Jersey.
- Isaacs-Cubides, P., Urbina-Cardona, J.N. (2011): Anthropogenic disturbance and edge effects on anuran ensembles inhabiting cloud forest fragments in Colombia. *Natureza & Conservação: Brazilian Journal of Nature Conservation* 9: 39–46.
- Keddy, P.A. (1992): Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kozak, K.H., Wiens, J.J. (2006): Does niche conservatism drive speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60: 2604–2621.
- Kluge, J., Kessler, M. (2011): Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography* 38: 394–405.
- Kreft, H., Jetz, W. (2007): Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 5925–5930.
- Lawton, J.H. (2000): Community Ecology in a Changing World. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.
- Lee, J.C. (1993): Geographic variation in size and shape of neotropical frogs: a precipitation gradient analysis. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* 163: 1–20.
- Lillywhite, H.B., Mittal, A.K., Garg, T.K., Agrawal, N. (1997): Wiping behavior and its ecophysiological significance in the Indian tree frog *Polypedates maculatus*. *Copeia* 1: 88–100.
- Lips, K.R., Reeve, J.D., Witters, L.R. (2003): Ecological traits predicting amphibian population declines in Central America. *Conservation Biology* 17: 1078–1088.
- Luza, A.L., Gonçalves, G.L., Hartz, S.M. (2015): Phylogenetic and morphological relationships between nonvolant small mammals reveal assembly processes at different spatial scales. *Ecology and Evolution* 5: 889–902.
- MacArthur, R.H. (1958): Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599–619.
- MacArthur, R.H., Levins, R. (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of



Phyllomedusa venusta



Lithobates vaillanti

- coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- MADS (2015): Plan Nacional de Restauración: Restauración Ecológica, Rehabilitación y Recuperación de Áreas Disturbadas. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS), Bogotá, Colombia.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L., Soussana, J.F., Louault, F. (2012): Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196: 497–509.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M. (2010): Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. (2006): Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- Medina-Rangel, G.F. (2009): Estructura de la comunidad de reptiles en los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa. departamento del Cesar-Colombia. Tesis de maestría, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Medina-Rangel, G.F., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. (2011): Anfibios y Reptiles de los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa, departamento de Cesar, Colombia. En: Rangel-Ch. J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica. Publicación Especial No. 1. Grupo de Biodiversidad y Conservación, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia–CORPOCESAR, Bogotá.
- Mendenhall, C.D., Frishkoff, L.O., Santos-Barrera, G., Pacheco, J., Mesfun, E., Mendoza, F., Ehrlich, P.R., Ceballos, G., Daily, G.C., Pringle, R.M. (2014): Countryside biogeography of Neotropical reptiles and amphibians. *Ecology* 95: 856–870.

- Mittelbach, G.G. (2012): Community Ecology. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W. (2015): Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 241–247.
- Morelli, F., Benedetti, Y., Perna, P., Santolini, R. (2018): Associations among taxonomic diversity, functional diversity and evolutionary distinctiveness vary among environments. *Ecological Indicators* 88: 8–16.
- Moreno-Arias, R.A., Medina-Rangel, G.F., Carvajal-Cogollo, J.E., Castaño-Mora, O.V. (2009): Herpetofauna de la Serranía de Perijá. Págs. 449–470. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y Baja Montaña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-CORPOCESAR, Bogotá.
- Morin, P.J. (2011): Community Ecology. Wiley-Blackwell Science Inc., USA.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G., Mannan, R.W. (1999): Wildlife–Habitat Relationships: Concepts and Applications. 2th edition. The University of Wisconsin Press.
- Narvaez, P., Trefaut-Rodrigues, M. (2009): Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia* 40: 1–73.
- Navas, C.A., Jared, C., Antoniazzi, M.M. (2002): Water economy in the casque-headed treefrog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): role of behaviour, skin, and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257: 525–532.
- Osorno-Muñoz, M. (1999): Evaluación del efecto de borde para poblaciones de *Eleutherodactylus viejas* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), frente a corredores de servidumbre en diferente estado de regeneración, en dos bosques intervenidos por líneas de transmisión eléctrica de alta tensión. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (suplemento especial): 347–356.
- Pain, R.T. (1974): Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93–120.
- Paternina-H, A., Carvajal-Cogollo, J.E., Medina-Rangel, G.F. (2013): Anfibios de las ciénagas del departamento del Cesar. Págs. 499–509. En: Rangel-Ch. J.O. (Ed). Colombia: Diversidad Biótica XIII. Complejo cenagoso de Zapatos y ciénagas del sur del Cesar. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Paternina-Hernández, A. (2015): Evaluación del efecto de borde sobre la riqueza, la estructura y los grupos ecológicos de anfibios, en fragmentos de bosque seco tropical seco estacional (Cesar-Colombia). Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Pausas, J.G., Verdú, M. (2010): The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience* 60: 614–625.
- Pavoine, S., Bonsall, M.B. (2011): Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Pavoine, S., Baguette, M., Bonsall, M.B. (2010): Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs* 80: 485–507.
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M.B., Mason, N.W. (2013): Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? *Journal of Vegetation Science* 24: 781–793.
- Pennington, T., Prado, D.E., Pendry, C.A. (2000): Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation change. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C.A., Banks-Leite, C., Wearn, O.R., Marsh, C.J., Butchart, S.H.M., Arroyo-Rodríguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D’Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S.M., Klingbeil, B.T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G.F., Morante-Filho, J.C., Olivier, P., Peters, S.L., Pidgeon, A., Ribeiro, D.B., Scherber, C., Schneider-Maunoury, L., Struebig, M., Urbina-Cardona, N., Watling, J.I., Willig, M.R., Wood, E.M., Ewers, R.M. (2017): Global creation of forest edges has

- a near-universal impact on forest vertebrates. *Nature* 551: 187–191.
- Pineda, E., Halffter, G. (2004): Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499–508.
- Phillips, H.R.P., Halley, J.M., Urbina-Cardona, J.N., Purvis, A. (2018): The effect of fragment area on site-level biodiversity. *Ecography* 40: 1220–1231.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.W., Brandley, M.C. (2015): *Herpetology*, 4th edition. Sinauer Associates Inc.
- Rabosky, D.L., Reid, J., Cowan, M.A., Foulkes, J. (2007): Overdispersion of body size in Australian desert lizard communities at local scales only: no evidence for the Narcissus effect. *Ecology and Evolution* 154: 561–570.
- Rangel-Ch, J.O. (2012): Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Ricklefs, R.E. (2007): Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 601–610.
- Ricklefs, R.E., Schluter, D. (1994): *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Riedinger, V., Müller, J., Stadler, J., Ulrich, W., Brandl, R. (2013): Assemblages of bats are phylogenetically clustered on a regional scale. *Basic and Applied Ecology* 14: 74–80.
- Rojas-Murcia, L.E., Carvajal-Cogollo, J.E., Cabrejón-Bello, J.A. (2015): Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe colombiano: Distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta Biológica Colombiana* 21: 365–377.
- Romero-Martínez, H.J., Lynch, J.D. (2012): Anfíbios de la región Caribe. Págs. 677–701. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia, Diversidad Biótica XII: La Región Caribe de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Rueda-Solano, L.A., Castellanos-Barliza, J. (2010): Herpetofauna de Neganje, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe Colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 15: 195–206.
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., Diniz-Filho, J.A.F. (2011): Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 366: 2536–2544.
- Santorelli Jr, S., Magnusson, W., Ferreira, E., Caramaschi, E., Zuanon, J., Amadio, S. (2014): Phylogenetic community structure: temporal variation in fish assemblage. *Ecology and Evolution* 4: 2146–2153.
- Santos-Barrera, G., Urbina-Cardona, N. (2011): The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 679–687.
- Schlaepfer, M.A., Gavin, T.A. (2001): Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1079–1090.
- Schneider-Maunoury, L., Lefebvre, V., Ewers, R.M., Medina-Rangel, G.F., Peres, C.A., Somarriba, E., Urbina-Cardona, J.N., Pfeifer, M. (2016): Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes. *Biological Conservation* 200: 207–215.
- Schoener, T.W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C., Reich, P.B. (2016): Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Martínez-Ramos, M. (2008): Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22: 362–374.
- Suazo-Ortuño, I., Urbina-Cardona, N.J., Lara-Uribe, N., Marroquín-Páramo, J., Soto-Sandoval, Y., Rangel-Orozco, J., Lopez-Toledo, L., Benitez-Malvido, J., Alvarado-Díaz, J. (2018): Impact of a hurricane on the herpetofaunal assemblages of a successional chronosequence in a tropical dry forest. *Biotropica* 50: 649–663.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. (2006): The problem

- and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology* 87: 2418–2424.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. (2007): The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* 88: 1770–1780.
- Urbina-Cardona, J.N., Reynoso, V.H. (2005): Re-cambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Págs. 191–207. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P., Melic, A. (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España.
- Urbina-Cardona, J.N., Reynoso, V.H. (2017): Descripción y modelado del microhábitat de los anfibios y reptiles que habitan la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas. Págs. 355–384. En: Reynoso, V.H., Coates, R.I., Vázquez-Cruz, M.L. (Eds). *Avances y Perspectivas en la Investigación de los Bosques Tropicales y sus Alrededores: la Región de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M., Reynoso, V.H. (2006): Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132: 61–75.
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco, A. (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 163–189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *Bosque Seco Tropical en Colombia II. Biodiversidad Asociada al Bosque Seco*. Instituto de Investigación Biológica Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Van Rensburg, B., Chown, S., Gaston, K. (2002): Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African birds. *The American Naturalist* 159: 566–577.
- Verhoef, H.A., Morin, P.J. (2010): *Community Ecology Processes: Models, and Applications*. Oxford University Press Inc., New York.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2014): *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edition. Academic Press, London.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. (2002): Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Weiher, E., Keddy, P.A. (1995): The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73: 323–335.
- Weiher, E., Keddy, P. (1999): Assembly rules as general constraints on community composition. Págs. 251–271. En: Weiher, E., Keddy, P. (Eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, UK.
- Wells, K.D. (2007): *Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A., Reeder, T.W. (2006): Evolutionary and Ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrogs trees unearth the root of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168: 579–596.
- Wilson, J.B., Gitay, H. (1995): Community structure and assembly rules in a dune slack: Variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. *Vegetatio* 116: 93–106.
- Wilson, J.B. (1999): Assembly rules in plant communities. Págs. 130–164. En: Weiher, E., Keddy, P. (Eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, UK.



Dendrobates truncatus



CAPÍTULO VIII
BIOGEOGRAFÍA Y FILOGEOGRAFÍA:
DOS HERRAMIENTAS PARA ENTENDER
EL ORIGEN DE LA DIVERSIDAD DEL
BOSQUE SECO EN COLOMBIA



Pseudoboa newwedii

CARLOS. E. GUARNIZO

*Departamento de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
Email: cguarnizo@uniandes.edu.co*

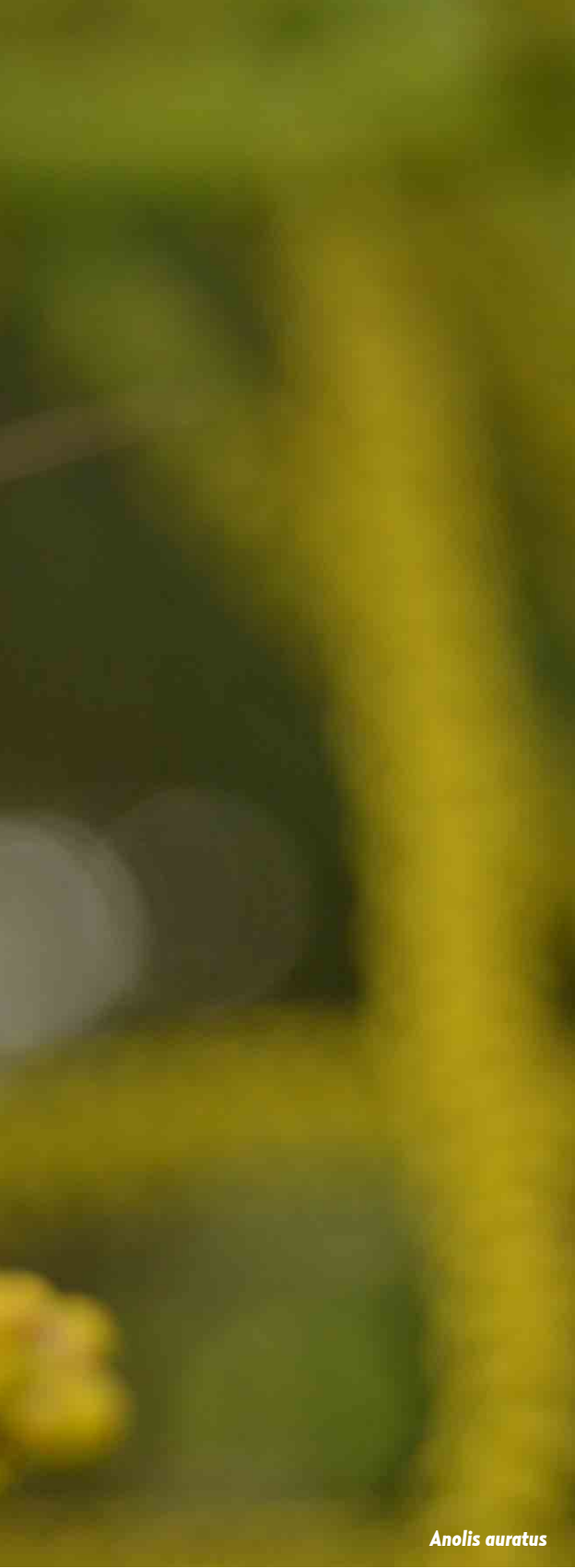
JUAN M. DAZA

*Grupo Herpetológico de Antioquia,
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia.
Email: juanm.daza@udea.edu.co*

NELSY R. PINTO-SÁNCHEZ

*Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas,
Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá, Colombia.
Email: nelsy.pinto@unimilitar.edu.co*





Anolis auratus

RESUMEN

El bosque seco tropical (bs-T) en Colombia es un ecosistema relativamente reciente y está asociado a eventos geológicos relacionados al levantamiento de los Andes. Las características áridas del bosque seco lo hacen muy interesante en términos del origen y diversificación de su biota, particularmente en el caso de los anfibios y reptiles. Estos vertebrados, al ser ectotermos, presentan grandes retos en términos de su sobrevivencia y reproducción en ambientes xéricos. En este capítulo proponemos la biogeografía y la filogeografía como herramientas muy útiles para contestar preguntas relacionadas con los procesos de origen y diversificación de la herpetofauna que hoy en día habita el bs-T en Colombia. Proponemos casos de especial interés para estudios futuros, y a la vez, hacemos recomendaciones a estudiantes y profesionales que quieran utilizar herramientas biogeográficas y/o filogeográficas para estudiar este ecosistema. La biogeografía, y en especial la filogeografía son líneas de investigación que han venido siendo utilizadas cada vez más en Colombia; sin embargo, aún no son utilizadas lo suficiente con relación a la megadiversidad que existe en el país. El bs-T es el ecosistema más amenazado en el país y necesita ser conocido desde diferentes perspectivas, aspecto primordial si el objetivo a largo plazo es conservarlo.

Palabras clave: Anfibios, Biogeografía, Bosque seco, Colombia, Cordillera de los Andes, Dispersión, Diversificación, Filogeografía, Herpetofauna, Reptiles, Sombra de Lluvia.



INTRODUCCIÓN

Colombia y sus 114 millones de hectáreas poseen una diversidad en herpetofauna por unidad de área mucho mayor que la encontrada en otros países neotropicales (Acosta-Galvis 2000, Amphibia Web 2018). A pesar de que múltiples estudios han propuesto hipótesis que tratan de explicar las causas de esta megadiversidad (Lynch et al. 1997; Lynch 1999; Willmott et al. 2001; Doan 2003; Kattan et al. 2004; Guarnizo et al. 2009; Smith et al. 2014; Prieto-Torres et al. 2018) en realidad se tiene muy poca información, no solamente de los mecanismos que la promueven, sino también de cuanta diversidad en realidad existe en el país. Una estrategia para comprender la compleja diversidad herpetológica del territorio colombiano es estudiar por separado grandes regiones con características ambientales similares (biomas), de tal manera que se facilite su entendimiento. Este capítulo compila la poca información existente sobre cómo procesos biogeográficos y filogeográficos explican la diversidad de anfibios y reptiles en uno de los biomas en Colombia menos conocidos y a la vez más amenazados, el bosque seco tropical (bs-T). Además, se contrasta el bs-T con biomas adyacentes, y se proveen ideas de estudios en biogeografía y filogeografía que puedan resolver interrogantes acerca de qué especies se encuentran en el bs-T en Colombia y cómo llegaron allí. Las características áridas de este tipo de bioma contrastan con la mayoría de ecosistemas del país, convirtiéndose en un laboratorio único para el estudio de procesos ecológicos, fisiológicos, y evolutivos.



Thecadactylus rapicauda

TOPOGRAFÍA, CLIMA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

Tal vez uno de los eventos históricos más importantes que moldeó la topografía, el clima actual de Colombia, y a la vez facilitó la diversificación de anfibios y reptiles, fue la formación de las tres cordilleras de los Andes que atraviesan el país de sur a norte. Los Andes en Colombia se formaron como consecuencia del hundimiento (o subducción) de la placa de Nazca bajo la placa Sudamericana, lo que a largo plazo permitió que el territorio donde hoy se encuentra Colombia pasara de ser una gran planicie a una región con una topografía muy heterogénea. Todavía no es claro cuándo se empezaron a formar los Andes en Colombia. Datos geológicos sugieren que las Cordilleras Occidental y Central se empezaron a formar primero, al parecer durante el Cretácico tardío-Paleoceno (hace 100-60 millones de años), mientras que la Cordillera Oriental se empezó a formar más recientemente, hace 5 millones de años, durante el Plioceno-Holoceno (Gregory-Wodzicki 2000). Algunos estudios basados en paleobotánica (mediante el estudio de fósiles de polen) sugieren que la Cordillera Oriental de Colombia no había alcanzado todavía el 40% de su altura actual durante el Mioceno medio-Plioceno temprano (15-5 millones de años), y que la tasa de elevación aumentó rápidamente hasta alcanzar su elevación actual hace aproximadamente 2 millones de años (Van Der Hammen et al. 1973).

El levantamiento de los Andes en Colombia cambió drásticamente la estructura del territorio colombiano, promoviendo la formación de nuevos ríos, nuevos pisos térmicos, gradientes en temperatura, precipitación, humedad y presión parcial de oxígeno. A la vez, estos factores abióticos promovieron cambios en los factores bióticos, como la cobertura vegetal, la composición de comunidades bióticas, e interacciones entre especies como competencia y los mecanismos de selección (Hoorn 1993; Antonelli et al. 2009; Hoorn et al. 2010; Hooghiemstra et al. 2016). Es decir, la elevación de esta larga cadena montañosa (los Andes) tuvo como consecuencia la formación de una gran diversidad de ambientes en tierras altas, y a la vez aisló otra gran cantidad de





ambientes de tierras bajas. Por consiguiente, para entender la diversidad herpetológica en el territorio colombiano es necesario entender la historia topográfica y climática del país.

La elevación de los Andes no solamente alteró la topografía del territorio colombiano, también alteró dramáticamente el clima. Un ejemplo son los vientos Alisios que vienen desde el Atlántico y la Amazonía como consecuencia del fenómeno de "celdas de Hadley" (Wang 2005). Este fenómeno consiste en que la radiación solar cerca al Ecuador calienta el aire, disminuye su densidad, y después de una serie de pasos, causa una circulación atmosférica hacia los trópicos que termina en la formación de corrientes atmosféricas como los vientos Alisios (Poveda et al. 2011). Si los Andes no existieran, esta corriente pasaría sin interrupción desde el oriente del país hasta el occidente en el océano Pacífico; sin embargo, como los Andes están allí, al llegar estas corrientes cálidas cargadas de humedad al lado oriental de la Cordillera Oriental (barlovento) se ven forzadas a subir desde el piedemonte llanero hasta las cimas más altas, lo que disminuye la temperatura de la corriente de aire. Esta disminución en la temperatura favorece la condensación del agua promoviendo la formación de nubes y de mucha precipitación. Esto explica en gran medida por que la vertiente oriental de la Cordillera Oriental es húmeda. En el valle del Magdalena (sotavento); sin embargo, el aire llega con poca humedad ya que ha perdido mucha agua en la vertiente oriental, disminuyendo la precipitación y favoreciendo la formación de zonas áridas, efecto conocido como sombra de lluvia (Hartley 2003). Este proceso ocurre de manera similar en la Cordillera Central y las áreas áridas del Valle del río Cauca, al igual que la Sierra Nevada de Santa Marta y el Caribe Colombiano. Estas áreas

áridas de tierras bajas se caracterizan por una alta estacionalidad en lluvias y altos niveles de estrés hídrico, y en el pasado, fueron colonizadas por el bs-T. Si los Andes y otras formaciones montañosas no se hubieran formado en Colombia, el bs-T tal vez no existiría en nuestro territorio.

El bs-T en Colombia se caracteriza climáticamente por coberturas boscosas tropicales con 250-1600 milímetros de precipitación anual y con presencia de estación seca de al menos 4 a 6 meses/año, la temperatura media anual es mayor a 25°C, registrando 38 °C como máximo de temperatura (Gentry 1995; Mayaux et al. 2005). El bs-T se encuentra en zonas relativamente planas con suelos caracterizados por fertilidad intermedia, pH moderado y escasa pérdida de nutrientes por lixiviación (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). Además, las comunidades vegetales presentan una altura mayor a 6 metros, y presentan adaptaciones morfológicas como espinas, aguijones, y son caducifolias o semicaducifolias (González-M et al. 2014).

El bs-T en Colombia alcanzaba una gran extensión antes que las actividades humanas lo redujeran drásticamente. Algunos estudios sugieren que el bs-T cubría un área aproximada de 88.000 Km² (Etter 1993). Es decir, durante el pleistoceno existía una conectividad entre las regiones del bs-T del Caribe y México en el norte, y hacía el sur con el bs-T de Ecuador, Brasil y Bolivia (Pizano & García 2014). En la actualidad, sin embargo, el área del bs-T en Colombia solo cubre un área cercana a 1.200 km², por lo tanto, se ha perdido aproximadamente 98.5% del área original de bs-T en el país (Etter 1993). Pero, si se tiene en cuenta el bs-T natural y el transformado, actualmente existe el 8% del ecosistema original y considerando únicamente los bs-T naturales, queda 3% del ecosistema (García et



Polychrus gr. marmoratus



Sibon nebulatus

al. 2014). Para cualquiera de los cálculos este es un panorama alarmante.

Si el bs-T está tan amenazado y es tan diferente a los otros biomas colombianos, entonces con el fin de encontrar soluciones para su conservación debemos entender el origen y mantenimiento de su diversidad. Así, surgen las preguntas: ¿Cómo la herpetofauna logró colonizarlo?, ¿Cómo llegaron las especies?, ¿Desde dónde?, ¿Qué características ecofisiológicas eran necesarias para lograr colonizar estos lugares con altos niveles de estrés hídrico?, ¿Tuvieron los reptiles ventajas en su colonización con respecto a los anfibios? A pesar que no se tiene información específica para las adaptaciones de anfibios y reptiles del bs-T en Colombia, estudios en otras regiones biogeográficas sugieren posibles soluciones a estas preguntas. Por ejemplo, se hipotetiza que variables como la temperatura y humedad son fundamentales en determinar la distribución de los

anfibios (Lillywhite & Navas 2006), mientras que los reptiles estarían afectados primordialmente por la temperatura (Navas 1996).

Varios estudios sugieren que los anfibios en zonas áridas de desiertos y sabanas estacionales como el Cerrado en Brasil, mantienen el balance hídrico mediante innovaciones evolutivas como la absorción de agua mediante parches pélvicos compuestos de dermis altamente vascularizada, los cuales se encuentran ubicados en la parte ventral, particularmente en el vientre y los muslos (Roth 1973; Ridell et al. 2017). Otra característica para el control hídrico es la producción de lípidos y mucus (reportadas en hílidos), posiblemente secretados por glándulas granulares dermales, los cuales son esparcidos extra-epidérmicamente (Barbeau & Lillywhite 2005). Además, algunas especies de la familia Hylidae e Hyperoliidae (Withers et al. 1982) reducen la cantidad de urea en la sangre



convirtiendo su desecho nitrogenado en ácido úrico, permitiéndoles ahorrar agua corporal (McClanahan et al. 1994). Otros anfibios que incluyen a la familia Eleutherodactylidae (Pough et al. 1983) controlan la pérdida de agua comportamentalmente evitando horas de actividad a altas temperaturas o, evitando exponerse a condiciones secas, también estando durante la estación seca, o permaneciendo cerca de refugios húmedos (McClanahan et al. 1994). Especies de anfibios que de alguna manera ya hubieran evolucionado algunas de estas estrategias (i.e. especies adaptadas a condiciones áridas) tendrían una ventaja colonizando el bs-T en Colombia. Por consiguiente, una hipótesis a probar es que la mayoría de los anfibios endémicos de bs-T en Colombia tienen especies cercanamente relacionadas en otros bosques áridos en Sur América, como es el Cerrado en Brasil, la costa Pacífica Peruana y/o los bosques secos en Centro América.

Aunque se espera que los reptiles, por no tener piel semipermeable, se encuentren menos restringidos a utilizar el bs-T, existen especies en Colombia que solo se han observado en hábitat xerofíticos incluyendo el bosque seco. Algunos ejemplos podrían ser las serpientes *Crotalus durissus* y *Coluber mentovarius* y los lagartos *Ameiva bifrontata* y *Anolis gagei*. Otras especies como *Leptodeira annulata*, *Phimophis guianensis* y *Porthidium lansbergii*, se pueden encontrar tanto en bosques secos como en bosques semihúmedos y húmedos de la cuenca del río Magdalena. Es claro que, aunque menos sensibles a la humedad en comparación con los anfibios, existen adaptaciones fisiológicas en los reptiles que les permite habitar ecosistemas donde la temperatura y el estrés hídrico son factores fundamentales que determinan aspectos tan importantes tales como la disponibilidad de presas y la termorregulación, entre otros (Angilletta 2009).

DIVERSIDAD ALFA Y BETA DEL BOSQUE SECO TROPICAL



Gonatodes albogularis



La diversidad de herpetofauna del bs-T en Colombia no es tan alta como en otros biomas vecinos. Cuando se habla de diversidad, es necesario aclarar si se refiere a diversidad alfa o beta, especialmente en el territorio colombiano, donde ambas métricas pueden significar procesos muy diferentes. La diversidad alfa se refiere al número de especies que se encuentran en un lugar específico (Sepkoski 1988). La diversidad beta describe el recambio de especies entre regiones, es decir, mide las diferencias entre las especies presentes en sitios diferentes, por lo tanto, este tipo de diversidad aumenta entre sitios con especies endémicas, y disminuye con especies generalistas compartidas entre sitios (Novotny et al. 2007). En Colombia, en general, las tierras bajas caracterizadas por temperaturas altas y lluvias frecuentes poseen altos niveles de diversidad alfa (Rangel 2005). Los bosques húmedos de la Amazonía y del Chocó biogeográfico son tal vez las zonas con mayor diversidad alfa en el país, encontrándose muchas especies en cada parche de bosque, en comparación con otras regiones como los Andes, en donde el número de especies en cada parche de bosque es en promedio menor (Melo et al. 2009). El bioma de los Andes, se caracteriza por poseer altos niveles de diversidad beta, mucho mayor que en los bosques húmedos de tierras bajas (McKnight et al. 2007).

En términos de diversidad alfa, un estudio en el bs-T de la región de Córdoba (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008) encontró que los fragmentos de bosque seco se asemejan a islas en términos de su diversidad alfa, es decir, aquellos fragmentos de bosque más grandes albergan más especies de reptiles que fragmentos de bosque relativamente pequeños. Por el contrario, la abundancia de dichos reptiles no se ve afectada por el tamaño del fragmento de bosque. Este mismo estudio indica que no hay diferencias significativas en la composición de reptiles entre fragmentos de diferente o similar área, sugiriendo que los diferentes fragmentos estarían compuestos por especies similares generalistas que tolerarían disturbios antropogénicos.



Dendropsophus microcephalus

Un ejemplo de alta diversidad beta son las ranas del género *Pristimantis*, el género de vertebrados con más especies en el planeta (Mendoza et al. 2015). Estas ranas se han diversificado tremendamente en las zonas montañosas de los Andes colombianos, a tal punto que ciertas especies se encuentran a un lado de la montaña o valle, pero no al otro; es decir, poseen rangos de distribución muy reducidos lo que resulta en altos grados de endemidad (Kieswetter & Schneider 2013). Por el contrario, existen géneros de especies de tierras bajas como *Boana*, que se caracterizan por poseer rangos de distribución muy amplios, incluso, muchas de sus especies se distribuyen en toda la Amazonía, Orinoquía, y/o valles del Magdalena, Cauca, y región Caribe (Köhler et al. 2010). Por consiguiente, la diversidad beta de estos biomas por lo general es baja, mientras que la diversidad alfa es alta en cada localidad, con muchas especies de distribución amplia cohabitando un mismo lugar (Kattan et al. 2004).

El bs-T en Colombia es muy interesante desde el punto de vista de la diversidad alfa y beta, debido

a dos razones que no son excluyentes entre sí. Primero, a pesar de estar primordialmente en tierras bajas, presenta condiciones ambientales extremas que lo diferencian de otros biomas localizados a altitudes similares. Segundo, el bs-T en Colombia no está conectado físicamente entre sí, sino que está fragmentado por montañas, bosques húmedos, llanuras, sabanas, zonas agrícolas y zonas urbanas (Armbrecht & Ulloa-Chacón 1999). Al ser tan secos y estar aislados entre sí, los diferentes bs-T en el país podrían favorecer el aislamiento evolutivo entre poblaciones y la formación de especies endémicas para cada uno de ellos; es decir, estos bosques podrían, por un lado, presentar alta diversidad beta, emulando lo que ocurre en ambientes de zonas montañosas, mientras que, por otro lado, podrían presentar especies generalistas de amplia distribución y compartidas entre regiones (alta diversidad alfa), emulando lo que ocurre en otras tierras bajas como las sabanas y los bosques húmedos. Estas hipótesis no han sido evaluadas aún, y por supuesto, están libres de ser exploradas en futuras investigaciones.

DIVERSIDAD DE ANFIBIOS Y REPTILES EN LOS BOSQUES SECOS DE COLOMBIA

Los bs-T del país parecen contener una fracción modesta de los anfibios presentes en el territorio nacional y muchos reptiles representan elementos de amplia distribución. Aunque el endemismo en bosques secos no es tan alto como en los Andes o la Sierra Nevada de Santa Marta, los bosques secos, particularmente los del Caribe de Colombia, presentan elementos únicos no encontrados en otras provincias biogeográficas del país (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de anfibios y reptiles únicos de bs-T de Colombia.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Anura	Ceratophryidae	<i>Ceratophrys calcarata</i>
	Leptodactylidae	<i>Pseudopaludicola pusilla</i>
		<i>Pleurodema brachyops</i>
Squamata	Teiidae	<i>Ameiva bifrontata</i>
		<i>Ameiva praesignis</i>
	Colubridae	<i>Coluber mentovarius</i>
		<i>Thamnodynastes spp.</i>
		<i>Phimophis guianensis</i>
	Elapidae	<i>Micrurus dissoleucus</i>
	Viperidae	<i>Crotalus durissus</i>

Determinar la fauna propia de un ecosistema es una tarea difícil porque se encuentran elementos tanto únicos a él como especies de amplio espectro ecológico. Esto sucede con los bs-T de Colombia que se encuentran en tierras bajas y tienen elementos de amplia distribución geográfica y ecológica. La gran mayoría de anfibios y reptiles que habitan los bs-T de Colombia también habitan otros ecosistemas aledaños, en particular, las regiones bajas del Magdalena medio y el Chocó. Así, muchas especies de hílidos y leptodactílidos, que hacen gran parte de la diversidad de los bosques secos, también se pueden encontrar en ecosistemas como el bosque húmedo tropical del Magdalena medio y el piedemonte de la Sierra Nevada de Santa Marta. Asimismo, los

bosques secos del alto río Cauca y alto Magdalena tienen elementos andinos (Lynch et al. 1997).

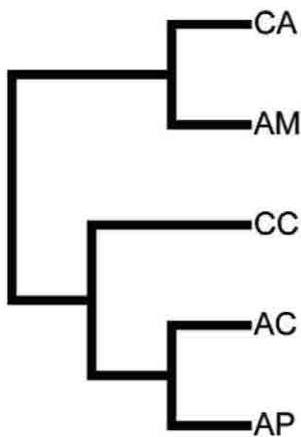
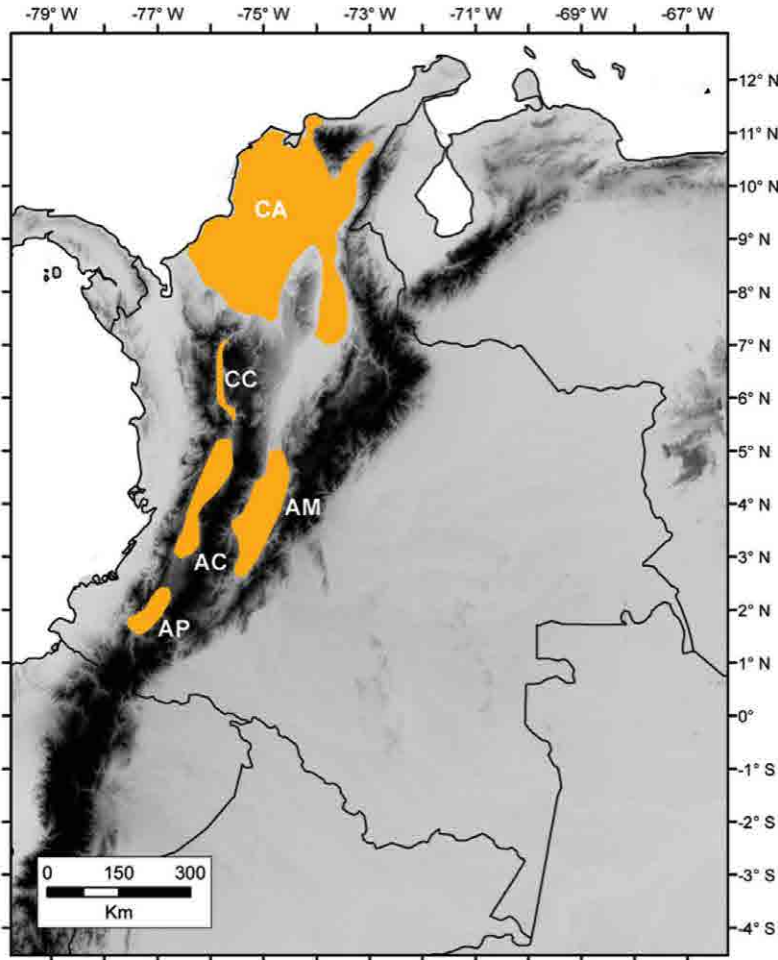
Entre los anfibios de bs-T, los dos linajes más diversos son las familias Hylidae y Leptodactylidae (Urbina-Cardona et al. 2014). Esto se podría explicar en parte por las particularidades de sus modos reproductivos. Hylidae, un linaje altamente diverso a nivel mundial y presente en un amplio espectro ecológico, contiene especies que explotan muy bien charcas temporales y su reproducción está muy ligada a la temporada de lluvias. Por otro lado, los leptodactílidos hacen nidos de espuma permitiendo el desarrollo de los embriones en sitios con alta radiación lumínica y evapotranspiración (Hissa et al. 2008; Fleming et al. 2009). Los reptiles de bs-T, en comparación, están dominados por serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae y por lagartos de la familia Teiidae y Dactyloidae (Cárdenas-Arévalo et al. 2010; Medina-Rangel 2011; Carvajal-Cogollo et al. 2012).

El conocimiento sobre la diversidad y distribución de los anfibios y reptiles de bs-T en Colombia se encuentra fragmentado. La atención se ha centrado en caracterizar la fauna de anfibios y principalmente se han enfocado los esfuerzos en la costa Caribe. Como consecuencia, nuestro conocimiento sobre la diversidad de reptiles y otros enclaves secos como los localizados en el alto río Patía, departamento del Cauca, el enclave seco del río Dagua en el Valle, el cañón del río Cauca en Antioquia, son casi inexistentes. Adicionalmente, determinar las especies que son propias de bosque seco es una tarea difícil dado que muchas especies, como ya se ha dicho, tienen distribuciones que abarcan otros tipos de ecosistemas.

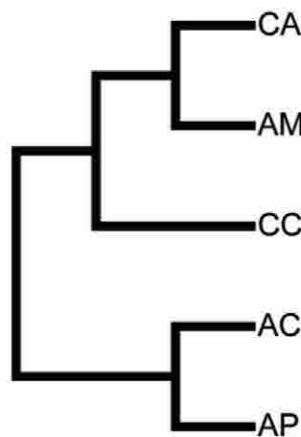
Aun no existe un listado completo de las especies de anfibios y reptiles de bs-T de Colombia. A la fecha, el trabajo más completo ha sido realizado por Urbina-Cardona et al. (2014) donde evaluaron la diversidad de anfibios en bs-T de Colombia. Este estudio muestra que la mayor diversidad se encuentra en la región Caribe y particularmente en el sur de Bolívar,

localidad que cuenta con cerca de 29 especies. Aunque dichos autores reportan un total de 82 especies en bs-T de Colombia, este número se debe mirar con cautela debido a que su método fue el solapamiento de áreas de bosque seco (que están bien definidas) con los polígonos de distribución de la IUCN (que son aproximaciones en algunos casos muy imprecisas de la distribución de las especies). Como consecuencia, se incluyen algunas especies que es improbable encontrarlas en bs-T, por ejemplo, los anuros *Sachatamia punctulata*, *Espadarana prosoblepon* y *Gastrotheca nicefori*. No obstante, la lista proveída es bastante acertada y se puede deducir que muchos elementos que se encuentran en los bosques secos son generalmente especies de amplia distribución en tierras bajas.

Dado el desconocimiento que se tiene sobre algunos enclaves secos, establecer la relación de las comunidades entre bs-T a lo largo del país, es una tarea a futuro y por ahora solo podemos inferirlo basado en ecosistemas contiguos. Por ejemplo, en los bs-T del río Patía y el río Dagua se espera encontrar una comunidad de anfibios y reptiles con componentes de la cordillera Occidental y de las tierras bajas del Chocó Biogeográfico. Dado su aislamiento, es posible encontrar elementos endémicos a ecosistemas de bosque seco. En contraste, en la costa Caribe, donde se han realizado la mayoría de inventarios herpetológicos, elementos propios como *Pleurodema brachyops*, *Ameiva bifrontata*, *Crotalus durissus* y *Coluber mentovarius* solo se encuentran en ecosistemas secos aunque algunas de ellas también se encuentran en ecosistemas más xéricos como los del norte del Cesar y la península de la Guajira. Aunque no existen inventarios de especies para cada una de las regiones de bosque seco, podemos comenzar haciendo predicciones de las relaciones de herpetofauna entre las diferentes regiones utilizando la cercanía geográfica y la afinidad biogeográfica. Así, se espera que el bs-T en el norte de Colombia comparta más especies con los bosques secos del alto Magdalena, y ellos con la cuenca del río Cauca, Patía y Dagua (Fig. 1).



Hipótesis del Cauca



Hipótesis del Caribe

Figura 1. Hipótesis de las relaciones de las áreas de bs-T en Colombia. Se presenta la hipótesis del Cauca, y la hipótesis del Caribe. Las áreas de bs-T se presentan en amarillo y los diagramas cluster corresponden a análisis de similitud. Las abreviaciones corresponden a Caribe (CA), Cañón del Cauca (CC), Alto Cauca (AC), Alto Patía (AP) y Alto Magdalena (AM).



Phrynonax poecilonotus

LA FILOGEOGRAFÍA COMO HERRAMIENTA PARA ENTENDER LA DIVERSIDAD DE HERPETOFAUNA EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DE COLOMBIA A ESCALAS DE TIEMPO CORTAS



La filogeografía fue desarrollada por John Avise a finales de los años 80 (Avise 2000) cuando los análisis de ADN mitocondrial entre poblaciones y la técnica de PCR empezaron a ser bastante comunes. Básicamente, la filogeografía aplica conceptos de filogenética y genética de poblaciones en la biogeografía clásica. Los primeros estudios permitieron dilucidar cómo la geografía, en forma de montañas, valles, y ríos, juega un papel muy importante explicando la estructura genealógica

dentro de las especies. Posteriormente, fueron desarrolladas nuevas técnicas dentro y fuera de la filogeografía que han permitido aumentar el poder explicativo de las variantes genéticas sobre un espacio geográfico. Por ejemplo, se desarrollaron técnicas que permiten estimar el tiempo de divergencia entre linajes, otras que permiten la estimación de nichos y su conservatismo o divergencia entre especies relacionadas y otras incluso permiten un estudio geográfico a nivel más detallado como lo es la genética de paisaje. Estas técnicas en conjunto permiten incluso mapear caracteres geográficos sobre filogenias y hacer inferencias sobre adaptación y demás procesos evolutivos.

La diversidad de una región se define básicamente por tres procesos: la especiación, la extinción, y la dispersión (Wiens & Donoghue 2004). Es por esto, que para entender la diversidad de anfibios y reptiles u otro grupo biológico de interés del bs-T en Colombia, es necesario entender si el bosque seco promueve o no la formación de nuevas especies, si promueve su extinción, cuáles son las regiones geográficas que han permitido el movimiento hacia o desde el bosque seco. Como ha sido mencionado anteriormente, desafortunadamente no se conoce casi nada en Colombia acerca de cómo estos tres procesos definen la diversidad del bs-T. La filogeografía es una herramienta que cada vez se está utilizando más en el país y que permite estudiar estos tres procesos mediante el análisis geográfico de variantes genéticas. Es decir, la filogeografía tiene el potencial de permitirnos identificar los principales factores que definen la diversidad y el origen del bs-T en Colombia.

Para estudiar los procesos y mecanismos recientes que explican la diversidad de anfibios y reptiles del bs-T en Colombia, es necesario primero saber



Elachistocleis pearsei

qué especies habitan en él (i.e. identificar los patrones de diversidad). Históricamente, la forma para determinar qué especies se encuentran en una región en el país era hacer un muestreo de especímenes para después ser identificados por un(a) taxónomo(a) experimentado(a) usando características diferenciables de la morfología externa. Esta estrategia funciona muy bien en aquellos casos en donde las especies son diferenciables fenotípicamente; sin embargo, en algunos casos las especies cercanas son indiferenciables incluso por los taxónomos más experimentados. Estas especies son llamadas "crípticas" y han sido ignoradas en los listados de especies en Colombia, precisamente porque no han sido identificadas en el pasado, a pesar de que tienen un rol en sus ecosistemas y contribuyen a la complejidad y riqueza de sus regiones. Es fundamental conocer las especies que componen el bs-T en Colombia (incluidas las crípticas) para poder identificar los patrones de diversidad que caracterizan este tipo de ecosistema y los procesos causantes de su diversidad.

La filogeografía es útil no solamente para identificar los procesos que promueven la diversificación del bs-T, como fue mencionado anteriormente, sino también para detectar potenciales especies crípticas, ya que, al analizar material genético, permite

identificar individuos particularmente divergentes en términos genéticos que podrían haber sido mal identificados en campo o en el laboratorio según su morfología externa. La filogeografía, de esta manera, permite identificar patrones de diversidad y de cómo estos pueden estar asociados a características específicas del paisaje, como valles, picos de montaña, desiertos, o regiones muy húmedas.

Los estudios de filogeografía en Colombia en anfibios y reptiles son muy recientes, y estos se han enfocado principalmente en la región Andina (Guarnizo et al. 2009; García-R et al. 2012; Guarnizo & Cannatella 2014; Guarnizo et al. 2015; Muñoz-Ortiz et al. 2015). En el bs-T, por lo menos en Colombia, aún no existen estudios filogeográficos con anfibios y reptiles; Sin embargo, sí existen estudios en áreas geográficas de alguna manera relacionadas con bs-T (Tabla 2), los cuales proveen ciertos patrones que aún faltan por corroborar. Por ejemplo, 1) algunas especies de bosque seco de Colombia estarían relacionadas con especies de bosque seco de otras latitudes, 2) algunas especies de anfibios y reptiles del bosque seco en Colombia no estarían genéticamente estructuradas por barreras geográficas o aislamiento por distancia, y 3) el bs-T en Colombia actuaría como barrera geográfica para algunas especies que no son de bosque seco (Tabla 2).

Tabla 2. Hipótesis sobre diversificación de especies en Colombia, haciendo énfasis en las áreas involucradas con la presencia de bs-T.

ESPECIES	MECANISMOS DE DIVERSIFICACIÓN	FUENTE
Anfibios		
Craugastoridae <i>Pristimantis</i> spp Leptodactylidae <i>Pseudopaludicola</i> spp	Alopatría es la fuerza generadora de las especies distribuidas en tierras bajas como es el caso de <i>Pseudopaludicola</i> .	Lynch et al. 1997
Craugastoridae <i>Craugastor fitzingeri</i> <i>C. crassidigitus</i> <i>C. talamancae</i>	Biomás de bosque seco actúan como barreras a las especies que son de distribución de bosque húmedo.	Crawford et al. 2007
Reptiles		
Scincidae <i>Mabuya</i>	Dentro de <i>Mabuya</i> se observan dos patrones. Por un lado, clados cercanamente relacionados que están distribuidos en bosque seco (territorios insulares y Centro América); por otro lado, poblaciones distribuidas en bosque seco y húmedo (Región Caribe y Región Chocó; Fig. 2).	Pinto-Sánchez et al. 2015
Viperidae Complejo <i>Crotalus durissus</i>	Las poblaciones de <i>Crotalus durissus</i> del norte del Amazonas y el sur del Amazonas están relacionadas, posiblemente debido a un corredor trans-amazónico en el Pleistoceno.	Quijada-Mascareñas et al. 2007



Boana boans

A continuación se profundizará en los patrones encontrados en algunos de los pocos estudios realizados en bs-T hasta el momento. Un ejemplo del primer patrón incluye especies de lagartos del género *Mabuya* distribuidas en bosque seco de la Isla de Providencia, Caribe de Colombia (*M. pergravis*). Esta especie se encuentra cercanamente relacionada con *M. unimarginata* que se encuentra distribuida en el bosque seco de Centro América (Pinto-Sánchez et al. 2015; Fig. 2). Otro ejemplo es el complejo *Crotalus durissus*, un grupo de serpientes de cascabel que habita bosque seco del norte de Sur América incluida Colombia. Este linaje se encuentra cercanamente relacionado con un linaje que habita ambientes xéricos en los bosques secos de Brasil que

reciben el mismo nombre (Quijada-Mascareñas et al. 2007; Fig. 3). Se postula que las poblaciones de *C. durissus* que habitan el norte de Sur América y Brasil estuvieron conectadas mediante un corredor de bosque seco en el Pleistoceno (hace 2.6-0.01 millones de años) que atraviesa todo el Amazonas (Quijada-Mascareñas et al. 2007). Estos dos ejemplos sugieren, entonces, que algunos reptiles de bosque seco, por lo menos en *Mabuya pergravis*, y *Crotalus durissus*, estarían más cercanamente relacionados con especies de bosque seco de otros países que con regiones húmedas en Colombia. Para anfibios se esperaría un patrón similar como ocurre con el género *Pleurodema* (Faivovich et al. 2012).

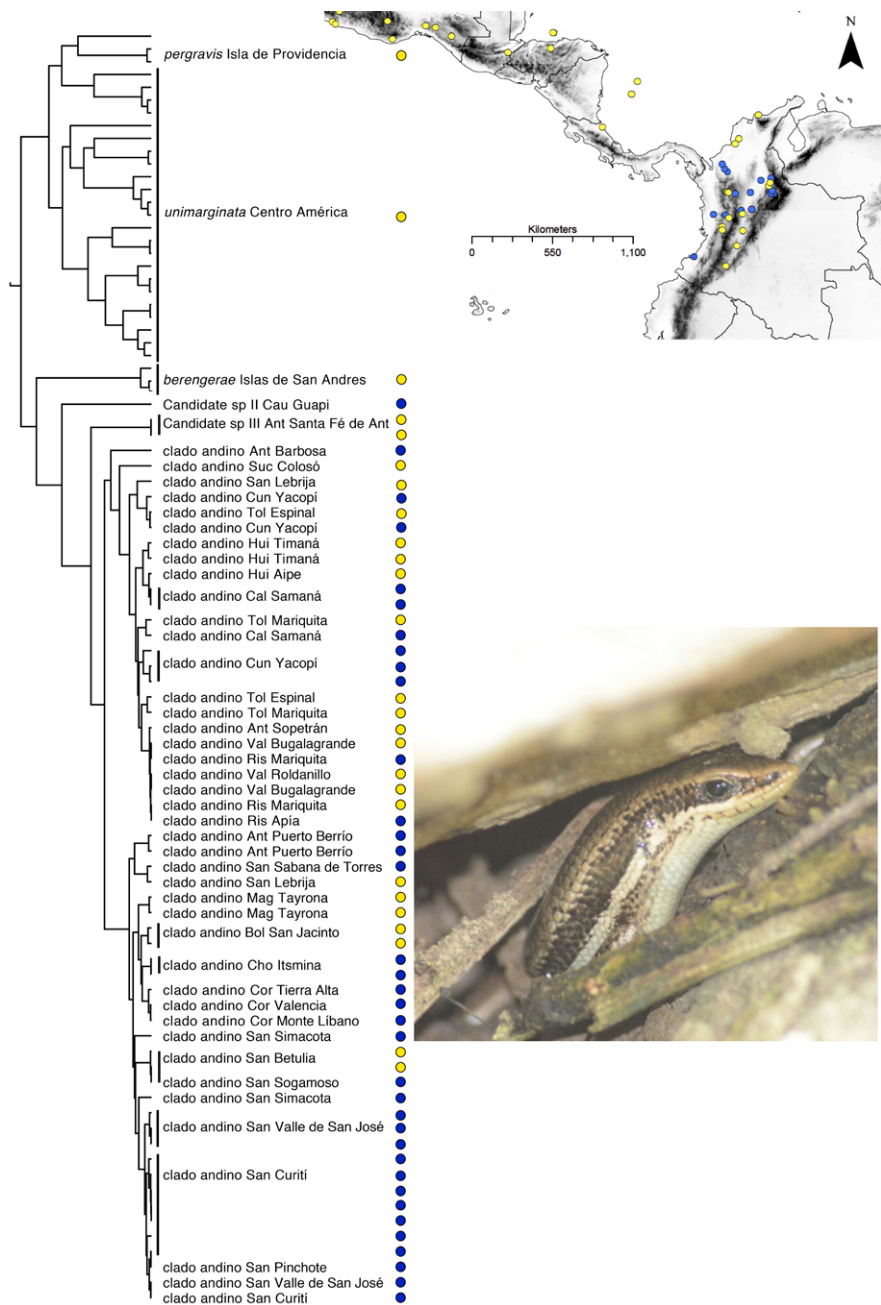


Figura 2. Árbol filogenético de las poblaciones colombianas de *Mabuya* modificado a partir de la figura 3 en Pinto-Sánchez et al. (2015). Árbol obtenido a partir de un análisis bayesiano. Al lado de los terminales de la filogenia y en el mapa se presentan en color amarillo localidades de bs-T y en azul de bosque no seco. Las siglas presentadas en los nombres de los terminales de la filogenia corresponden a los nombres de los departamentos de Colombia (Ant: Antioquia, Bol: Bolívar, Cal: Caldas, Cau: Cauca, Cho: Chocó, Cor: Córdoba, Cun: Cundinamarca, Hui: Huila, Mag: Magdalena, Ris: Risaralda, San: Santander, Suc: Sucre, Tol: Tolima, Val: Valle del Cauca). La foto corresponde a poblaciones del clado andino de *Mabuya* colectadas en puerto Salgar, departamento de Cundinamarca. Foto tomada por Miller Castañeda.

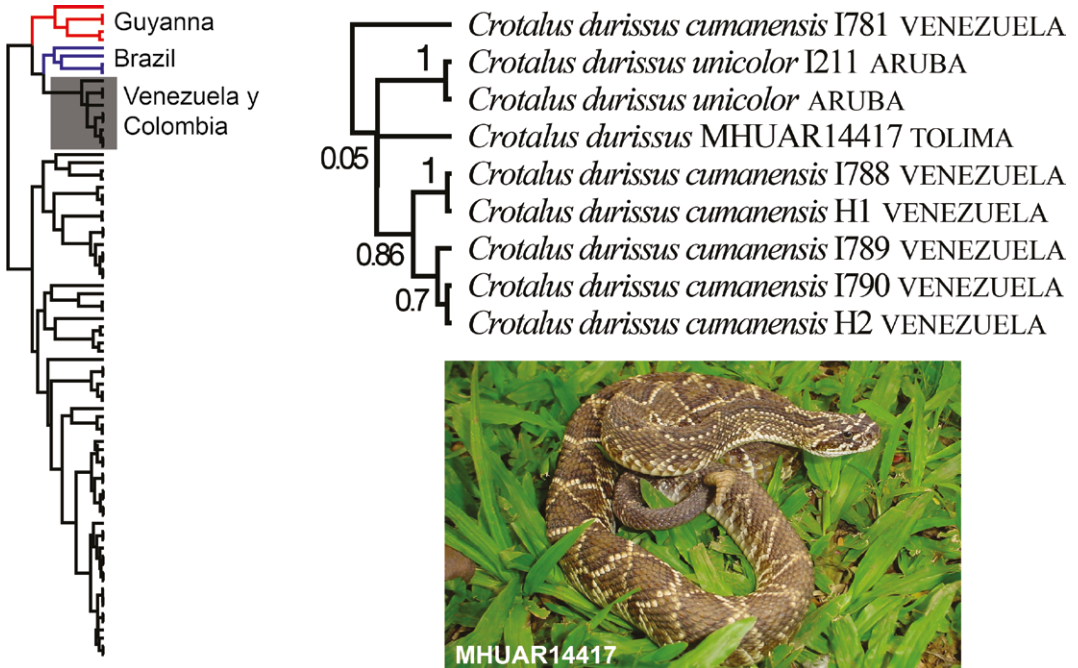


Figura 3. Árbol filogenético utilizando un fragmento del gen citocromo-b, de la especie *Crotalus durissus* a lo largo de toda su distribución geográfica. A la izquierda se muestra el árbol completo de la especie donde se resaltan los clados hermanos a las poblaciones de Colombia y Venezuela. A la derecha se muestran las relaciones haplotípicas entre los individuos de Venezuela y el ejemplar colombiano proveniente del Departamento de Tolima. Figura realizada con los datos de Quijada-Mascareñas et al. (2007) y una secuencia proveniente del municipio de Honda, departamento de Tolima, Colombia (Museo de Herpetología Universidad de Antioquia, MHUAR-14417) brindada por Juan M. Daza.

Una excepción al patrón mencionado anteriormente parece darse con la especie de rana venenosa *Dendrobates truncatus*. Esta especie, parece ser la única especie del género que habita los bosques secos, a diferencia de las otras cuatro especies que se distribuyen exclusivamente en el bosque húmedo tropical (*D. auratus*, *D. leucomelas*, *D. nubeculosus*, *D. tinctorius*). *Dendrobates truncatus* podría haberse adaptado a condiciones secas al llegar al bosque seco, a diferencia de la mayoría de especies que habitan el bs-T en Colombia. Un estudio preliminar muestra que, al menos genéticamente, las poblaciones de *D. truncatus* de bosques húmedos no se diferencian de las poblaciones de los bosques secos del país lo que sugiere un constante flujo genético entre poblaciones de esta especie distribuidas en estos dos tipos de ecosistema (Cuartas-Villa 2015; Fig. 4). La tolerancia a ambientes secos observada en *D. truncatus* no se observa en la mayoría de especies de dendrobátidos, que por lo general, habitan ambientes más húmedos. Estudios futuros de *D. truncatus* representan una excelente oportunidad para entender cómo ancestros de regiones húmedas colonizaron ambientes secos y que hipótesis evolutivas/fisiológicas explicarían mejor esta transición.

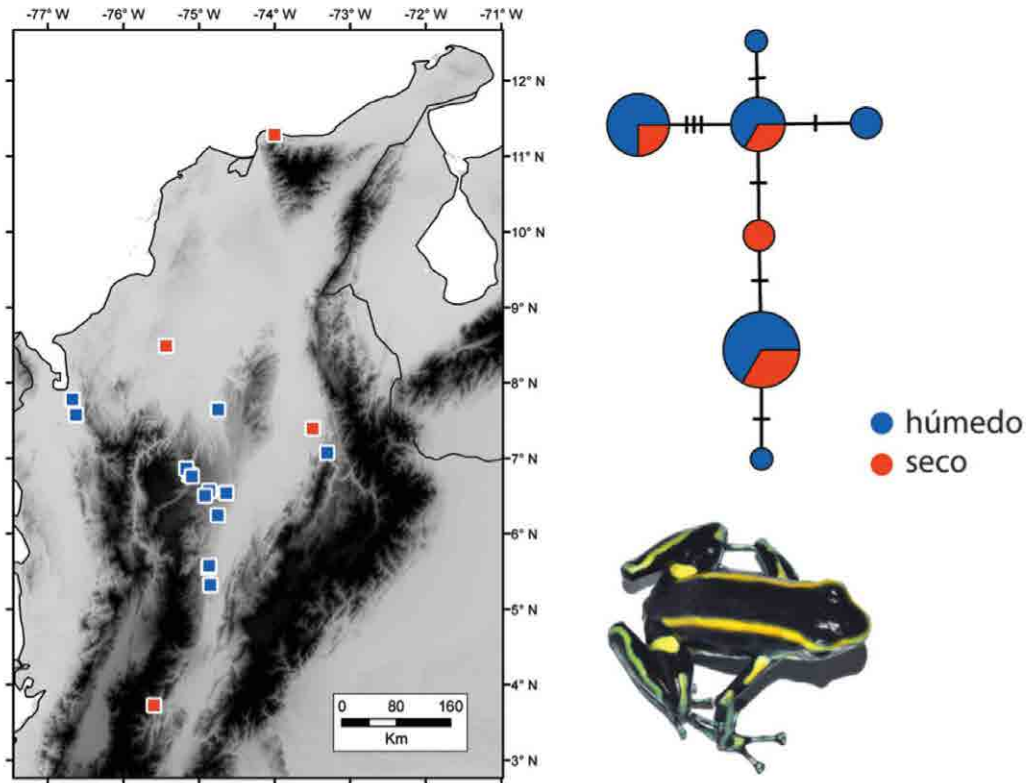


Figura 4. Variabilidad genética basada en un fragmento de 675 pb de la región COI en la especie *Dendrobates truncatus* a lo largo de su distribución geográfica. Las localidades en el mapa están coloreadas de acuerdo a su ubicación en ecosistemas húmedos y secos. Adaptado de Cuartas-Villa (2015) con su autorización.

Con base en lo anterior, nos podemos plantear las siguientes preguntas: ¿De dónde vienen la mayoría de anfibios y reptiles que colonizaron el bs-T en Colombia?, ¿De bosque húmedo?, ¿De bosque seco? Todavía es prematuro poder responder estas preguntas. Hay muy pocos estudios publicados al respecto y es necesario estudiar la biogeografía histórica de muchas más especies. Se podría especular, que la adaptación de anfibios y reptiles a zonas áridas con fuerte estacionalidad ambiental podría ser un proceso difícil y, por lo tanto, ha evolucionado muy pocas veces en el pasado. Si este proceso evolutivo fuera frecuente, esperaríamos encontrar una multitud de especies de bosque seco con especies hermanas de bosque húmedo tropical o bosques montanos en la región Andina. Algunos estudios sugieren que durante los ciclos de glaciación del Pleistoceno, donde las temperaturas eran bajas y la humedad relativamente baja, hubo una expansión de los ecosistemas secos en Sur

América (Werneck et al. 2011), lo que posiblemente aumentó la conectividad entre diferentes regiones con bosques secos previamente aislados, y habría podido favorecer la colonización por parte de algunas especies de nuevas regiones (e.g. valle del Magdalena en Colombia) desde regiones distantes como el Cerrado en Brasil.

Un aspecto importante a tener en cuenta es que el bs-T en Colombia se encuentra en una región con fuertes contrastes ambientales. Por ejemplo, el norte y el sur del valle del Magdalena se caracterizan por ser muy secos, mientras que el Magdalena medio presenta alta precipitación, es decir, el Magdalena medio podría comportarse como una barrera ambiental al flujo genético para especies de bosque seco que están adaptadas a condiciones de sequía. De la misma manera, los valles del Magdalena y Cauca están atravesados por los ríos del mismo nombre. Estos dos ríos son muy caudalosos y a largo plazo

podrían estar actuando como barrera geográfica para ciertas especies con habilidades de dispersión reducidas, es decir, el bosque seco se encuentra en tierras bajas, pero esto no significa que por la ausencia de zonas montañosas no se encuentren potenciales barreras al movimiento de individuos y correspondiente flujo genético entre poblaciones.

El primer patrón discutido anteriormente, entonces, habla sobre las posibles rutas de colonización del bs-T en Colombia desde otras latitudes. El segundo patrón observado en los estudios hechos hasta el momento en bosque seco es que, a pesar de la existencia de potenciales barreras al flujo genético en forma de gradientes ambientales y ríos, no se presenta estructuración genética entre las pocas poblaciones de anfibios y reptiles estudiadas en Colombia, es decir, no hay evidencia de que el gradiente de humedad que diferencia el Magdalena medio del norte y sur del Magdalena, o la presencia de los ríos Magdalena y Cauca reduzcan el flujo genético entre poblaciones. Por ejemplo, en el trabajo mencionado anteriormente con lagartos del género *Mabuya* (Pinto-Sánchez et al. 2015), se observa que las poblaciones que se encuentran ubicadas a lo largo del alto, medio y bajo Magdalena se agrupan todas en el mismo "clado andino", sugiriendo que aparentemente los cambios en precipitación a lo largo del valle del Magdalena no son generadores de divergencia genética entre poblaciones (Fig. 2). Un patrón similar se encuentra en la rana venenosa *Dendrobates truncatus* (Cuartas-Villa 2015), en donde no se encuentra estructura genética entre poblaciones de alto, medio, y bajo Magdalena. Esta falta de estructura genética a lo largo de gradientes ambientales y ríos también ha sido encontrada en otros vertebrados en Colombia con mayores habilidades de dispersión que los anfibios

y reptiles. Por ejemplo, Sandoval-H. et al. (2017), encontró que en cuatro especies de aves que habitan el valle del Magdalena no se encuentran estructuradas ni por el gradiente en precipitación, ni por la presencia del río Magdalena. Link et al. (2015) encontraron un patrón similar para el mono araña *Ateles hybridus*, esta especie no presenta diferencias genéticas entre poblaciones a ambos lados del río Magdalena.

¿Por qué no se observa estructura genética en estos vertebrados que habitan los bs-T en Colombia? De nuevo, hay muy pocos estudios publicados al respecto y es prematuro el poder responder esta pregunta; sin embargo, a manera de especulación cabe la posibilidad que los gradientes ambientales a lo largo de los valles interandinos no han tenido una estabilidad temporal suficiente para aislar poblaciones el tiempo suficiente para generar diferencias genéticas entre poblaciones. Es decir, es posible que los patrones de humedad en esta región hayan sido bastante dinámicos y lo que hoy es un Magdalena medio húmedo pudo ser más árido en el pasado reciente, permitiendo la conectividad entre el alto y bajo Magdalena. Además, como fue mencionado anteriormente, el bosque seco en Colombia está en las tierras bajas, y estas se caracterizan por poseer una alta diversidad alfa y especies generalistas. Es posible que al ser generalistas, las especies del bs-T tengan amplias habilidades de dispersión entre fragmentos de bosque y por lo tanto, estarían raramente aisladas. A la vez, es posible que la fuerte estacionalidad de lluvias permita de alguna manera conectividad entre regiones adyacentes de manera sincrónica; sin embargo, es fundamental estudiar muchas otras especies para determinar qué tan generales son estos patrones y evitar hacer generalizaciones que resulten falsas.



Porthidium lansbergii

El último patrón observado es que el bs-T al parecer actúa como barrera ambiental para especies de ambientes húmedos. Esta observación es muy interesante, ya que a pesar que las especies que habitan el bosque seco no presentan estructura genética entre poblaciones, el bs-T sí estaría promoviendo divergencia genética en especies que son de otro tipo de ecosistemas, es decir, especies que no soportan una fuerte estacionalidad y aridez. Es decir, el bs-T en Colombia, que se formó como efecto secundario de la elevación de los Andes, podría estar promoviendo la diversidad en el país al actuar como un fuerte filtro ambiental. Por ejemplo, en un estudio realizado con especies de ranas del género *Craugastor* se encontró que el bosque seco actúa como barrera a la distribución

de las especies de bosque húmedo (Crawford et al. 2007). Específicamente, la especie *C. fitzingeri* sobrevive al bosque seco pero ligada a cuerpos de agua, mientras que *C. crassidigitus* y *C. talamancae* se encuentran ausentes en este tipo de bosque. A la vez, Muñoz-Ortiz et al. (2015) encontraron que las especies del género *Rheobates* (al menos las dos especies reconocidas en la actualidad) han estado separadas por el Valle del río Magdalena por más de 10 millones de años. Dichos autores sugieren que esto se podría deber a que especies de este género no se han podido adaptar a las condiciones estacionales de bosque seco características del Valle del río Magdalena, y por lo tanto, las poblaciones de las Cordilleras Oriental y Central han permanecido aisladas por mucho tiempo.

IDEAS PARA EL ESTUDIO DE LA BIOGEOGRAFÍA Y FILOGEOGRAFÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

Dada la escasez de estudios de biogeografía y filogeografía con anfibios y reptiles de bs-T en Colombia, es fundamental realizar estudios comparativos con muchas más especies de este tipo de ecosistema y de zonas adyacentes, para así obtener un mejor panorama de los patrones y de los procesos que explican esos patrones. Existen muchas áreas de estudio que todavía no han sido exploradas y cuyos resultados serían de gran interés. Por ejemplo, ¿Qué caracteriza a las especies que se encuentran tanto en bosque seco como en zonas más húmedas? ¿Por qué estas especies pueden estar en ambos hábitats mientras otras no lo pueden hacer? ¿Qué proporción de las especies de anfibios y reptiles en Colombia se han formado como consecuencia del bosque seco actuando como barrera ambiental que promueve alopatría? ¿Qué tan frecuente ha sido la evolución de adaptaciones al bosque seco en Colombia? ¿Qué tan frecuente han evolucionado adaptaciones desde bosque seco a bosques más húmedos? ¿Por qué las especies de anfibios y reptiles de bosque seco estudiadas hasta la actualidad no presentan evidencia de estructura genética entre poblaciones separadas por gradientes ecológicos o barreras físicas como ríos?

Aunque aun no existen hipótesis sobre las relaciones entre los diferentes bosques secos, aquí planteamos dos posibles escenarios de relaciones históricas entre las diferentes áreas de bs-T en Colombia y que pueden ser puestos a prueba con datos filogeográficos de linajes codistribuidos (Fig. 1). La proposición

de estas dos hipótesis se basa en la similaridad de la herpetofauna encontrada entre áreas disyuntas de bosques secos y en factores mencionados anteriormente como barreras ambientales y geográficas. Las dos hipótesis tienen en común la estrecha relación del Caribe con el alto Magdalena. Estas dos regiones se encuentran separadas por el bosque húmedo tropical del Magdalena medio. Algunas especies que apoyan esta relación son las serpientes *C. durissus*, *Porthidium lansbergii* y la rana arbórea *Boana pugnax*. Estas especies no se encuentran registradas para los bosques secos del Cauca y Patía y es posible que durante los periodos glaciares (aproximadamente 2 millones de años), todo el valle del Magdalena fuera de formación seca y su fauna fuera continua desde la región Caribe hasta el alto Magdalena. De otro lado, los bosques secos del Cauca presentan un mayor aislamiento dado posiblemente por el estrecho localizado en la parte norte del departamento de Antioquia. Los pequeños fragmentos de bosque seco que se encuentran en el norte de la cuenca del Cauca tienen representantes relacionados tanto al Alto Cauca como a la región Caribe. Este solapamiento en diversidad plantea una oportunidad para poner a prueba, utilizando datos genéticos, las afinidades históricas entre la costa Caribe y la cuenca del Cauca y determinar así, la ubicación del principal quiebre filogeográfico que generó los ensamblajes en ambos valles interandinos.

Estas preguntas podrían ser contestadas formulando diferentes hipótesis y mediante métodos de



Scinax rostratus

muestreo cuidadosamente diseñados. Es importante reconocer el hecho que realizar filogeografía en Colombia es costoso en términos de los materiales e insumos de laboratorio necesarios para trabajar con ADN. Aunque cada día estos costos disminuyen, en la actualidad también es posible realizar estudios de filogeografía de alta calidad sin tener que invertir altas sumas de dinero, solo basta con un computador y acceso a internet. Hoy en día, la comunidad científica produce más datos de los que puede analizar, por lo tanto, las bases de datos que alojan secuencias y datos de distribución de las especies son una fuente

muy útil de información que está siendo subutilizada (bases de datos como GenBank, GBIF, VertNet, y SiB Colombia). Obviamente, es necesario curar con cuidado la información que proveen estas bases de datos antes de generar conclusiones, ya que así como hay información muy útil, también hay ruido que debe ser filtrado (e.g. problemas taxonómicos, imprecisión de los datos). El incremento en los estudios de filogeografía en Colombia es evidente y en poco tiempo seguramente conoceremos nuevos patrones que permitirán un mejor entendimiento del origen de la gran diversidad en nuestro país.



Rhinella horribilis



CONCLUSIÓN

El bs-T posee características que lo hacen único y altamente amenazado. Es nuestra responsabilidad estudiar de una manera rigurosa y a la vez acelerada, la diversidad del bs-T antes que, como consecuencia de las actividades humanas, perdamos este ecosistema y algunas de las especies que allí habitan. Los pocos estudios en biogeografía y filogeografía con anfibios y reptiles en Colombia son congruentes y muestran ciertos patrones generalizados, como lo es la carencia de estructura genética entre poblaciones, y el posible rol del bosque seco como barrera ambiental para especies que son de ambientes húmedos. Uno de los objetivos de este capítulo fue mostrar aspectos que faltan por profundizar en la biogeografía histórica y filogeografía de anfibios y reptiles, y de cómo este ecosistema nos da una oportunidad única para entender cómo ha promovido la diversificación en otras regiones geográficas y ecosistemas del norte de Colombia y Sur América en general.



Scinax ruber



REFERENCIAS

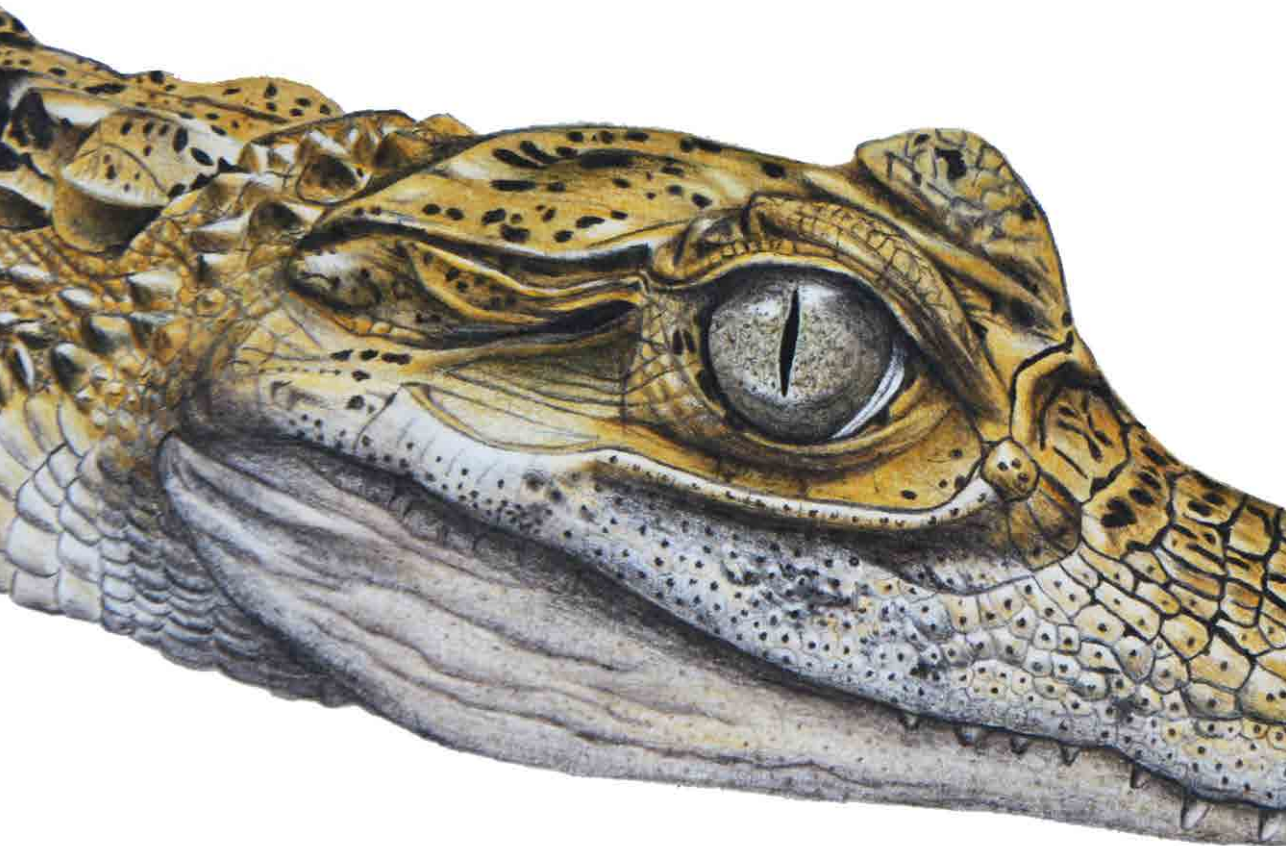
- Acosta-Galvis, A.R. (2000): Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 289–319.
- Angilletta, M.J. (2009): *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C., Sanmartín, I. (2009): Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Science* 106: 9749–9754.
- AmphibiaWeb (2018): <https://amphibiaweb.org>. University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed 20 Dec 2018.
- Armbrecht, I., Ulloa-Chacón, P. (1999): Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 31: 646–653.
- Avise, J.C. (2000): *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Massachusetts.
- Barbeau, T.R., Lillywhite, H.B. (2005): Body wiping behaviors associated with cutaneous lipids in hylid tree frogs of Florida. *Journal of Experimental Biology* 208: 2147–2156.
- Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V., Carvajal-Cogollo, J.E. (2010): Comunidad de reptiles en humedales y áreas aledañas del departamento de Córdoba. Págs. 361–380. En: Rangel-Ch, O.J. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. (2008): Patrones de diversidad y composición de

- reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397–416.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791–812. En: Rangel-Ch, O.J. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Crawford, A.J., Bermingham, E., Carolina, P.S., Polanía, C. (2007): The role of tropical dry forest as a long-term barrier to dispersal: a comparative phylogeographical analysis of dry forest tolerant and intolerant frogs. *Molecular Ecology* 16: 4789–4807.
- Cuartas-Villa, S. (2015): Body shape not color in aposematic frogs: environment and isolation by distance leads to phenotypic divergence in a dendrobatid frog. Tesis de Pregrado, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Doan, T.M. (2003): A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the Lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* 30: 361–374.
- Etter, A. (1993): Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Págs. 43–61. En: Anónimo (Ed). *Nuestra Diversidad Biótica*. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar, Bogotá.
- Faivovich, J., Ferraro, D.P., Basso, N.G., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Wheeler, W.C., Lavilla, E.O. (2012): A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. *Cladistics* 28: 460–482.
- Fleming, R.I., Mackenzie, C.D., Cooper, A., Kennedy, M.W. (2009): Foam nest components of the túngara frog: a cocktail of proteins conferring physical and biological resilience. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 1787–1795.
- García-R, J.C., Crawford, A.J., Mendoza, Á.M., Ospina, O., Cardenas, H., Castro, F. (2012): Comparative phylogeography of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) in the southern Andes of Colombia. *PLoS ONE* 7: 1–9.
- García, H., Germán, C., Isaacs, P., Etter, A. (2014): Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de Bosque Seco Tropical en Colombia: insumos para su gestión. Págs. 228–251. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Gentry, A. (1995): Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Págs. 146–194. En: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- González-M, R., Isaacs, P., García, H., Pizano, C. (2014): Memoria Técnica para la Verificación en Campo del Mapa de Bosque Seco Tropical en Colombia. Escala 1:100.000. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Bogotá.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000): Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin* 112: 1091–1105.
- Guarnizo, C.E., Cannatella, D.C. (2014): Geographic determinants of gene flow in two sister species of tropical Andean frogs. *Journal of Heredity* 105: 216–225.
- Guarnizo, C.E., Amézquita, A., Bermingham, E. (2009): The relative roles of vicariance versus elevational gradients in the genetic differentiation of the high Andean tree frog, *Dendropsophus labialis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 84–92.
- Guarnizo, C.E., Paz, A., Muñoz-Ortiz, A., Flechas, S. V, Méndez-Narváez, J., Crawford, A.J. (2015): DNA barcoding survey of anurans across the eastern cordillera of Colombia and the impact of the Andes on cryptic diversity. *PLoS ONE* 10: 1–20.
- Hartley, A. (2003): Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society* 160: 7–10.
- Hissa, D.C., Vasconcelos, I.M., Carvalho, A.F.U.,

- Nogueira, V.L.R., Cascon, P., Antunes, A.S.L., de Macedo, G.R., Melo, V.M.M. (2008): Novel surfactant proteins are involved in the structure and stability of foam nests from the frog *Leptodactylus vastus*. *Journal of Experimental Biology* 211: 2707–2711.
- Hooghiemstra, H., Wijninga, V.M., Cleef, A.M. (2016): The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 297–324.
- Hoorn, C. (1993): Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 267–309.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010): Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Kattan, G.H., Franco, P., Rojas, V., Morales, G. (2004): Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31: 1829–1839.
- Kieswetter, C.M., Schneider, C.J. (2013): Phylogeography in the northern Andes: Complex history and cryptic diversity in a cloud forest frog, *Pristimantis w-nigrum* (Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 417–429.
- Köhler, J., Koscinski, D., Padial, J.M., Chaparro, J.C., Handford, P., Loughheed, S.C., De la Riva, I. (2010): Systematics of Andean gladiator frogs of the *Hypsiboas pulchellus* species group (Anura, Hylidae). *Zoologica Scripta* 39: 572–590.
- Lillywhite, H.B., Navas, C.A. (2006): Animals, energy, and water in extreme environments: perspectives from Ithala 2004. *Physiological and Biochemical Zoology* 79: 265–73.
- Link, A., Valencia, L.M., Céspedes, L.N., Duque, L.D., Cadena, C.D., Di Fiore, A. (2015): Phylogeography of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*): testing the riverine barrier hypothesis. *International Journal of Primatology* 36: 530–547.
- Lynch, J.D. (1999): Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 143–159.
- Lynch, J.D., Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C. (1997): Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 21: 237–248.
- Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibig, H.-J., Branthomme, A. (2005): Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 373–384.
- McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1994): Frogs and toads in deserts. *The Scientific American* 270: 82–88.
- McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S., Stuart, S.N. (2007): Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *Plos Biology* 5: 2424–2432.
- Medina-Rangel, G.F. (2011): Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59: 935–968.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. (2009): Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226–236.
- Mendoza, Á.M., Ospina, O.E., Cárdenas-Henao, H., García-R, J.C. (2015): A likelihood inference of historical biogeography in the world's most diverse terrestrial vertebrate genus: Diversification of direct-developing frogs (Craugastoridae: *Pristimantis*) across the Neotropics. *Molecular Phylogenetic*

- and Evolution 85: 50–58.
- Muñoz-Ortiz, A., Velásquez-Álvarez, Á.A., Guarnizo, C.E., Crawford, A.J. (2015): Of peaks and valleys: testing the roles of orogeny and habitat heterogeneity in driving allopatry in mid-elevation frogs (Aromobatidae: *Rheobates*) of the northern Andes. *Journal of Biogeography* 42: 193–205.
- Navas, C.A. (1996): Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. *Oecologia* 108: 617–626.
- Novotny, V., Miller, S.E., Hulcr, J., Drew, R.A.I., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G.P., Darrow, K., Stewart, A.J.A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M., Weiblen, G.D. (2007): Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448: 692–695.
- Pinto-Sánchez, N.R., Calderón-Espinosa, M.L., Miralles, A., Crawford, A.J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015): Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* Fitzinger (Squamata: Scincidae) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93: 188–211.
- Pizano, C., García, H. (2014): El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010): Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144–155.
- Pough, F.H., Taigen, T.L., Stewart, M.M., Brussard, P.F. (1983): Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology* 64: 244–252.
- Poveda, G., Álvarez, D.M., Rueda, Ó.A. (2011): Hydro-climatic variability over the Andes of Colombia associated with ENSO: A review of climatic processes and their impact on one of the earth's most important biodiversity hotspots. *Climate Dynamics* 36: 2233–2249.
- Prieto-Torres, D.A., Cuervo, A.M., Bonaccorso, E. (2018): On geographic barriers and Pleistocene glaciations: tracing the diversification of the Russet-crowned warbler (*Myiothlypis coronata*) along the Andes. *PLoS ONE* 13: 1–15.
- Quijada-Mascareñas, J.A., Ferguson, J.E., Pook, C.E., Salomão, M.D.G., Thorpe, R.S., Wüster, W. (2007): Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. *Journal of Biogeography* 34: 1296–1312.
- Rangel, J.O. (2005): La biodiversidad de Colombia. *Palimpsestos* 5: 292–304.
- Ridell, E.A., Apanovitch, E.K., Odom, J.P., Sears, M.W. (2017): Physical calculations of resistance to water loss improve predictions of species range models. *Ecological Monographs* 87: 21–33.
- Roth, J.J. (1973): Vascular supply to the ventral pelvic region of anurans as related to water balance. *Journal of Morphology* 140: 443–460.
- Sandoval-H, J., Gómez, J.P., Cadena, C.D. (2017): Is the largest river valley west of the Andes a driver of diversification in Neotropical lowland birds? *The Auk* 134: 168–180.
- Sepkoski, J.J. (1988): Alpha, beta, or gamma: where does all the diversity go? *Paleobiology* 14: 221–234.
- Smith, B.T., McCormack, J.E., Cuervo, A.M., Hickerson, M.J., Aleixo, A., Cadena, C.D., Pérez-Emán, J., Burney, C.W., Xie, X., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Derryberry, E.P., Prejean, J., Fields, S., Brumfield, R.T. (2014): The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406–409.
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco-Torres, A. (2014): Determinantes de la distribución de los Anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: Herramientas para su conservación. Págs. 163–189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Van Der Hammen, T, Werner, J.H., Van Dommelen,

- H. (1973): Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: A study of the pliocene and lower quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. *Review of Paleobotany and Palynology* 16: 1–122.
- Wang, C. (2005): ENSO, Atlantic climate variability, and the Walker and Hadley circulation. Págs. 173–202. En: Diaz, H.F., Bradley, R.S. (Eds). *The Hadley Circulation: Present, Past and Future*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites, J.W. (2011): Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272–288.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. (2004): Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.
- Willmott, K.R., Hall, J.P., Lamas, G. (2001): Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera : Nymphalidae : Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. *Systematic Entomology* 26: 369–399.
- Withers, P.C., Hillman, S.S., Drewes, R.C., Sokol, O.M. (1982): Water loss and nitrogen excretion in sharp-nosed reed frogs (*Hyperolius nasutus*: Anura, Hyperoliidae). *Journal of Experimental Biology* 97: 335–343.




Caiman crocodilus



CAPÍTULO IX
CONSERVACIÓN



Caiman crocodilus

A close-up photograph of a frog's head, likely a tree frog, partially submerged in water. The frog's eye is prominent, showing a vertical pupil and a textured iris. The skin is green with dark spots. The background is a blurred natural setting with green foliage.

María Alejandra Bedoya-Cañón

*Grupo de investigación en Evolución, Ecología y Conservación, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia.
Email: mabedoyac94@gmail.com*

Claudia Patricia Camacho-Rozo

*Grupo Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad (XIU). Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Profesional Especializado, Corporación Autónoma de Boyacá, Corpoboyacá.
Email: claopatty07@gmail.com*

Sandra Victoria Flechas

*Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia
vickyflechas@gmail.com*

Luis Alberto Rueda-Solano

*Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia.
Email: biologoluisrueda@gmail.com*

Germán Forero-Medina

*Wildlife Conservation Society, WCS Colombia, Turtle Survival Alliance
Email: gforero@wcs.org*



Erythrolamprus epinephelus

RESUMEN

Colombia, al ser un país ubicado en la región Neotropical y exhibir una variada topografía, tiene una alta diversidad de anfibios y reptiles. Uno de los ecosistemas con gran diversidad, en particular de reptiles, es el bosque seco tropical (bs-T). No obstante, debido a los efectos de actividades extractivas como la ganadería, la agricultura y el comercio ilegal, al menos 15 especies de anfibios y reptiles, que presentan parte o la totalidad de su rango de distribución en áreas de bs-T, incluido el Caribe insular, están bajo algún grado de amenaza. Por sus características biológicas (e.g. ectotermia y baja movilidad), los anfibios y reptiles son particularmente sensibles a la destrucción y degradación de su hábitat; de hecho, son considerados como buenos indicadores de los efectos de pérdida o disminución en la calidad del hábitat. En Colombia existen actualmente diversas estrategias para



contrarrestar dichas amenazas; por ejemplo, el establecimiento de áreas protegidas para la conservación de especies *in situ*, además del mantenimiento de especies en condiciones *ex situ*, permiten mitigar la pérdida acelerada de especies y poblaciones; sin embargo, aún persisten enormes vacíos en las políticas ambientales que contemplen, entre otros, mecanismos de vigilancia que permitan generar alertas tempranas, como es el caso de aparición de enfermedades infecciosas. Actualmente, las políticas se dirigen al control de actividades extractivas, las cuales, no son suficientes para mitigar la pérdida acelerada de especies.

Palabras clave: Conservación *ex situ*, Conservación *in situ*, Enfermedades emergentes, Herpetofauna, Pérdida de hábitat.



Basiliscus basiliscus



INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical (bs-T) en Colombia es uno de los ecosistemas más amenazados; ellos exhiben una alta pérdida de cobertura vegetal debido al acelerado cambio en el uso del suelo (Pizano & García 2014; Noriega et al. 2016; Herazo et al. 2017). Lo anterior ha conllevado a la disminución de las poblaciones de anfibios y reptiles presentes en el bs-T del país (Urbina-Cardona et al. 2014; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015). Por lo tanto, es necesario profundizar en el conocimiento de la biología de los anfibios y reptiles en el bs-T de Colombia, de manera que, se ajusten estrategias de conservación según los requerimientos específicos de cada grupo.

Con el objetivo de brindar una perspectiva general del estado de conservación de los anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia, en este capítulo se presenta información actualizada sobre los principales factores que amenazan sus poblaciones, las áreas prioritarias para la conservación *in situ*, algunas de las estrategias de conservación *ex situ* que se han desarrollado en el país, y elementos políticos y normativos de conservación de la biodiversidad colombiana y mecanismos de control y vigilancia para la reducción del comercio ilegal. Finalmente, se presentan conclusiones y recomendaciones que deben ser abordadas en la toma de decisiones para la conservación de anfibios y reptiles en el bs-T desde los municipios, gobernaciones, Corporaciones Autónomas Regionales, Organizaciones No Gubernamentales, sectores productivos, agencias institucionales y la comunidad científica.



Iguana iguana

FACTORES DE AMENAZA PARA LOS ANFIBIOS Y REPTILES EN COLOMBIA EN EL BOSQUE SECO TROPICAL

A nivel global, la disminución de poblaciones de anfibios y reptiles ha sido asociada con seis amenazas principales: 1) pérdida y degradación del hábitat, 2) introducción de especies invasoras, 3) contaminación, 4) tráfico ilegal y sobreexplotación, 5) cambio climático y 6) enfermedades infecciosas emergentes (Alford & Richards 1999; Gibbons et al. 2000). Todas estas amenazas se presentan con mayor o menor intensidad en el territorio colombiano, ubicando al país en el primer puesto en número de especies de anfibios (225 especies) y cuarto en reptiles (44 especies), con alguna categoría de amenaza (Rueda-Almonacid et al. 2004; Morales-Betancourt et al. 2015; IUCN 2018).

De los anfibios y reptiles que presentan parte o totalidad de su rango de distribución en áreas de bs-T en Colombia, incluido el Caribe insular, al menos 11 especies están en alguna categoría de amenaza (Tabla 1). De los reptiles, el 60% de las especies amenazadas corresponden a quelonios (tortugas), confirmando el alto nivel de amenaza que enfrenta este grupo a nivel global y nacional. Dos especies de reptiles de bs-T se encuentran en peligro crítico, la tortuga del Magdalena (*Podocnemis lewyana*) y la serpiente de San Andrés (*Coniophanes andresensis*).

Tabla 1. Especies de anfibios y reptiles presentes en bs-T del Caribe colombiano que se encuentran en alguna categoría de amenaza acorde con: Rueda-Almonacid et al. (2004), Morales-Betancourt et al. (2015) y la IUCN (2018). VU: Vulnerable, EN: En Peligro, CR: Peligro Crítico, NT: Casi Amenazada, LC: Preocupación Menor.

TAXA	NOMBRE COMÚN	IUCN	CATEGORÍA NACIONAL
ANFIBIOS			
Ranas			
<i>Allobates wayuu</i>	Rana wayuu	LC	-
<i>Andinobates opisthomelas</i>	Ranita venenosa del Valle del Cauca	VU	-
<i>Colostethus ruthveni</i>	Rana dardo venenoso de Santa Marta	NT	-
<i>Hyloxalus vergeli</i>		VU	-
REPTILES			
Lagartos y serpientes			
<i>Aristelliger georgeensis</i>	Gecko pestañudo	LC	VU
<i>Lepidoblepharis miyatai</i>	Gecko de hojarasca de Miyata	CR	EN
<i>Coniophanes andresensis</i>	Serpiente de San Andrés	CR	CR
<i>Micrurus sangilensis</i>	Coral sangileña	VU	VU
Tortugas			
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	Morrocoy	VU	VU
<i>Kinosternon scorpioides albugulare</i>	Swanka	-	VU
<i>Kinosternon scorpioides scorpioides</i>	Galápago mión / Tapaculo	-	LC
<i>Mesoclemmys dahli</i>	Carranchina	CR	EN
<i>Podocnemis lewyana</i>	Tortuga de río	CR	CR
<i>Rhinoclemmys diademata</i>	Inguensa	EN	EN
<i>Trachemys venusta callirostris</i>	Hicotea	VU	VU
Cocodrilos			
<i>Crocodylus acutus</i>	Caimán Aguja	VU	EN

Pérdida y degradación del hábitat

El bs-T ha sido altamente transformado para el establecimiento de actividades productivas como la agricultura y la ganadería (Fig. 1), y se estima que menos del 8% de la cobertura original persiste en la actualidad (Pizano & García 2014). Es de esperar que esta situación afecte negativamente la diversidad de anfibios y reptiles presente en el bs-T del

país. No obstante, y en lo referente a las tierras bajas del norte de Colombia, aún falta por conocer cómo dichos efectos pueden variar de acuerdo al tipo de especie e intensidad de disturbio (Urbina-Cardona et al. 2014); esto a pesar de que en la región ya se han realizado numerosos inventarios herpetológicos (Acosta-Galvis 2012; Carvajal-Cogollo et al. 2012).

Entre los estudios que mejor han cuantificado los efectos de la destrucción y fragmentación de hábitats naturales en el bs-T de Colombia fue el realizado por Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2015). Estos autores determinaron que el cambio en el uso de la tierra para el establecimiento de zonas de pastoreo, hará que al menos 11 especies de reptiles de borde y de interior de bosque, sean afectadas directamente de forma negativa (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015). Con respecto a la tortuga carranchina o montañera (*Mesoclemmys dahlia*), uno de los reptiles con mayor grado de amenaza en el bs-T del norte de Colombia, la principal presión a sus poblaciones es la pérdida y degradación de la vegetación aledaña a los caños y quebradas (Forero-Medina et al. 2015). Esta especie persiste actualmente en zonas muy degradadas que requieren acciones de restauración de manera urgente (Forero-Medina et al. 2013; ver capítulo XI).

La situación planteada previamente se agrava si se tiene en cuenta que el bs-T tiene una baja representatividad en el sistema de áreas protegidas de Colombia, tanto a nivel nacional, como a nivel regional y local (Linares & Fandiño 2009; Forero-Medina & Joppa 2010). Para el caso de los anfibios, las zonas de bs-T que albergan el mayor número de especies no coinciden con áreas protegidas, y se estima que el rango de distribución del 83% de las especies que ocurren en el bs-T se ha reducido a menos de la mitad (Urbina-Cardona et al. 2014). Con respecto a los reptiles la situación es similar, casi el 25% de las especies presentes en el bs-T del Caribe, están en algún grado de amenaza, y sus áreas protegidas no son suficientes ni bien encaminadas para la conservación de la riqueza y diversidad de estas especies (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008).

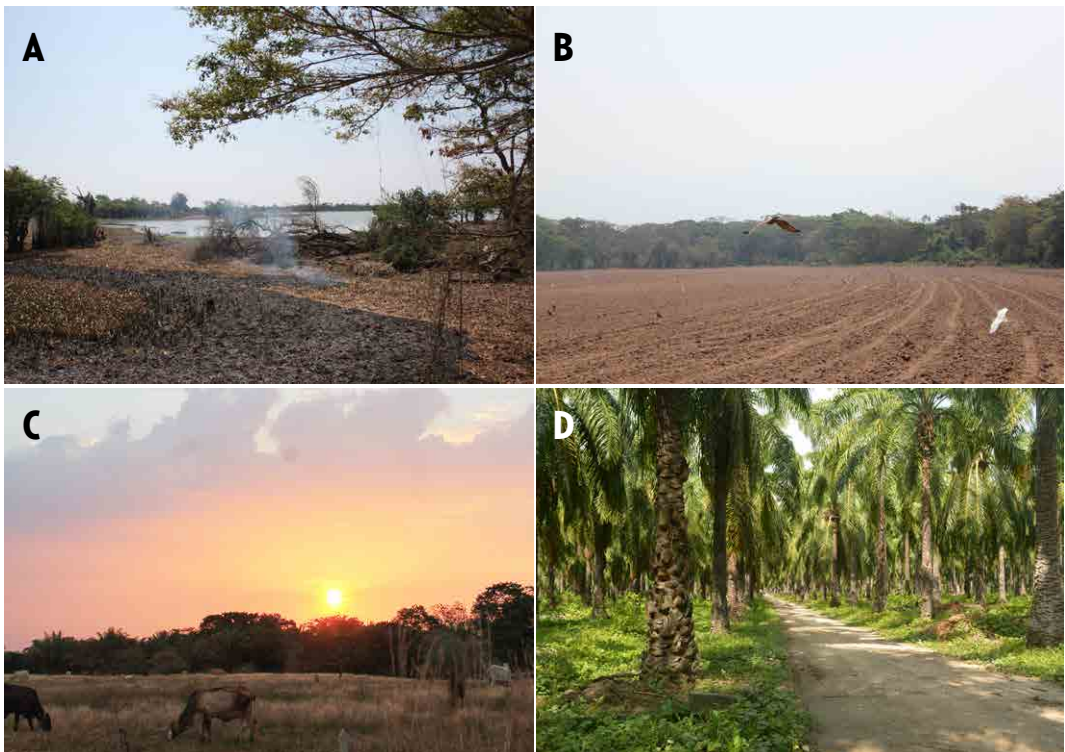
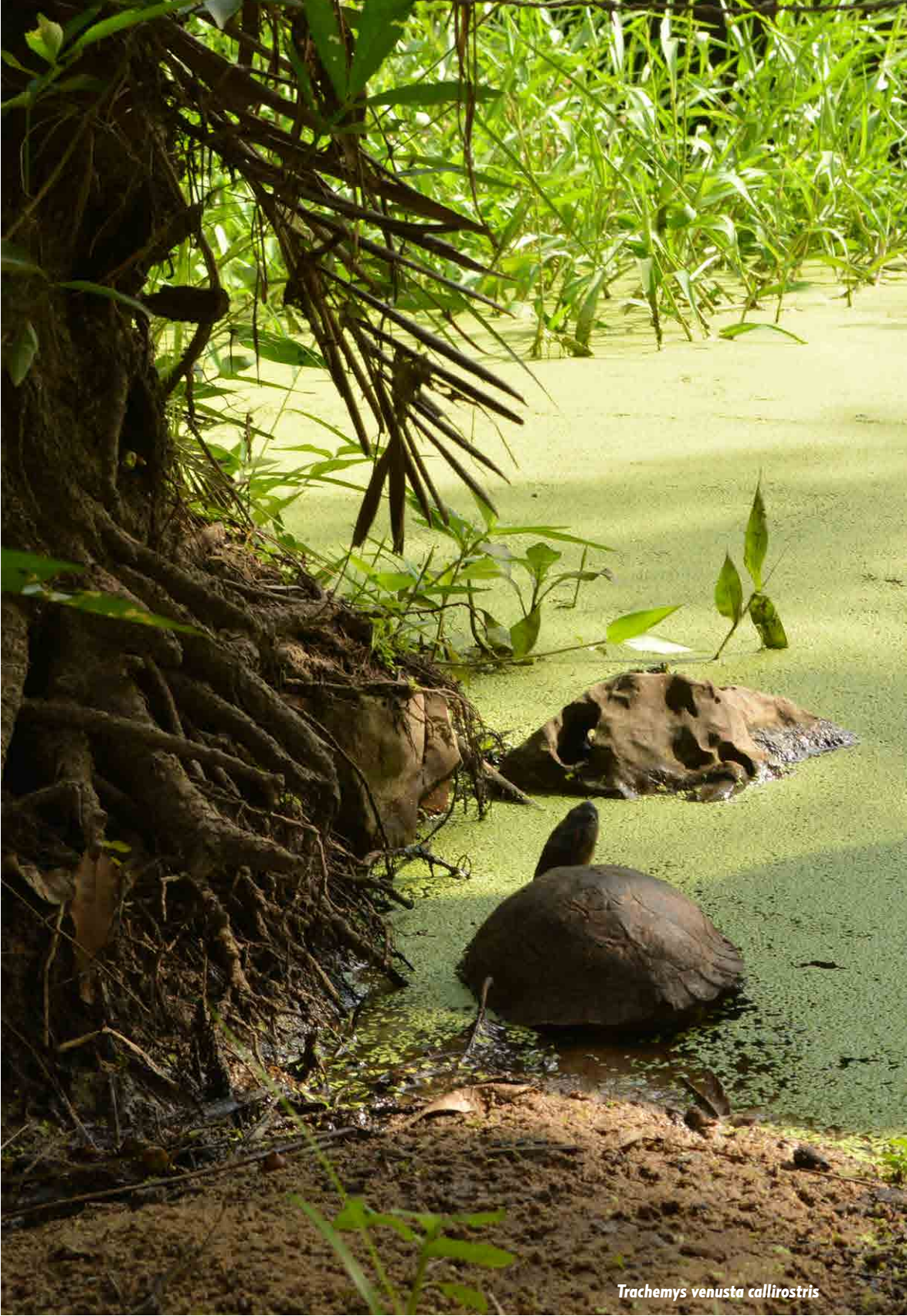


Figura 1. Ejemplo de actividades extractivas realizadas en los departamentos del Cesar y Magdalena, en áreas donde previamente existía bs-T. Quemas controladas (A), cultivos de arroz (B), ganadería (C), cultivos de palma (D).



Trachemys venusta callirostris

Introducción de especies invasoras

A la fecha no existen estudios que demuestren un efecto negativo de anfibios y reptiles invasores sobre la herpetofauna nativa del bs-T en Colombia. En la región del Caribe colombiano se han reportado varias especies de anfibios y reptiles no nativas (Fig. 2).

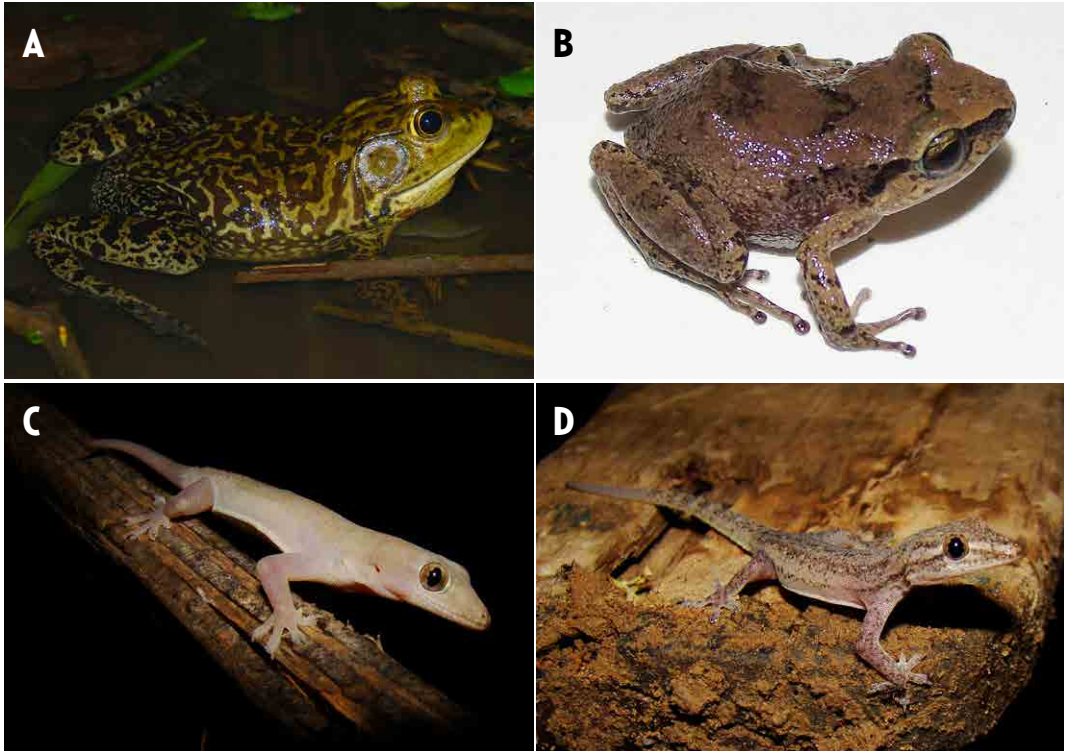


Figura 2. Especies invasoras presentes en el bs-T del Caribe colombiano. *Lithobates catesbeianus* (A), *Eleutherodactylus johnstonei* (B), *Hemidactylus frenatus* (C), *Hemidactylus angulatus* (D).

Se presume que *Eleutherodactylus johnstonei*, conocida también como rana coquí, fue introducida accidentalmente en la ciudad de Barranquilla en los años ochenta y desde entonces, las poblaciones han mantenido una alta densidad de individuos (Rueda-Almonacid 1999). Así mismo, existen reportes de *E. johnstonei* en jardines ornamentales de la ciudad de Santa Marta (L. A. Rueda-Solano, datos no publicados). *Lithobates catesbeianus*, popularmente conocida como rana toro, fue introducida en Colombia hacia finales de los años ochenta; el municipio de San Marcos, en el departamento de Sucre, fue uno de los núcleos a los cuales se introdujeron individuos reproductores de esta especie (Rueda-Almonacid 1999). Aunque la llanura del Caribe colombiano es un lugar propicio para dispersión y expansión de esta especie invasora (Urbina-Cardona et al. 2011), se desconoce el estado poblacional o persistencia de esta especie en dicho núcleo de introducción. La rana toro es considerada un colonizador muy exitoso dada su capacidad de adaptación a diversos ambientes; además, dado su apetito voraz y variedad de presas en su dieta, puede afectar la estructura poblacional de diferentes organismos (Adams & Pearl 2007).

La rana toro también ha sido catalogada como una especie portadora asintomática de enfermedades tanto virales como fúngicas (Schloegel et al. 2009; Mazzoni et al. 2009).

Con respecto a los reptiles invasores, las especies de geckos *Hemidactylus angulatus*, *H. frenatus* y *Lepidodactylus lugubris* son originarias de regiones tropicales de Asia y del Indo-Pacífico (Caicedo-Portilla & Dulcey-Cala 2011; Hoogmoed & Avila-Pires 2015) y han sido reportadas principalmente asociadas a casas, puentes y demás estructuras humanas; sin embargo, es frecuente encontrar a estas especies en inventarios realizados en el bs-T o en zonas de manglares (Rueda-Solano & Castellanos-Barliza 2010). Los geckos invasores podrían estar compitiendo por recursos con especies nativas como *Phyllodactylus ventralis* o *Thecadactylus rapicauda*, las cuales, son especies típicas en áreas conservadas de bs-T. Por otro lado, se ha sugerido que *Trachemys scripta elegans*, especie de tortuga introducida, puede potencialmente afectar las poblaciones de *T. venusta callirostris*, especie nativa; sin embargo, *T. s. elegans* aún no ha sido registrada en las áreas de ocupación de *T. v. callirostris*.



Clelia clelia

Contaminación

La contaminación ambiental en Colombia incluye el inadecuado desecho de residuos sólidos y líquidos, además de la utilización indiscriminada de agentes químicos para la ganadería, la agricultura, la urbanización y la minería ilegal (MINAMBIENTE 2016). De hecho, áreas del bs-T en el país han sido sometidas a actividades agropecuarias y mineras que generan desechos contaminantes como el cianuro, mercurio y ácido sulfúrico (MINMINAS 2017). En Colombia se han desarrollado ya varios estudios en torno a los efectos de la contaminación química en anfibios, pero no necesariamente en aquellos presentes en el bs-T (Brain & Solomon 2009; Relyea 2011). Entre los pocos estudios que abarcan especies en este ecosistema está el de Velásquez et al. (2013) quienes mencionan que el glifosato retrasa el desarrollo de embriones en especies tales como *Engystomops pustulosus*, *Rhinella horribilis* y *Rhinella humboldti*. Otros potenciales efectos de contaminación por agroquímicos que requieren estudiarse en especies de anfibios y reptiles en Colombia incluyen alteraciones de su sistema endocrino, lo cual puede conllevar al desarrollo anormal de gónadas, resultando en individuos intersexuales con reducida capacidad de éxito reproductivo (McCoy et al. 2008; Hayes et al. 2011).

Tráfico ilegal y sobreexplotación

La sobreexplotación afecta directamente tanto a anfibios como reptiles; sin embargo, son las tortugas las que principalmente son afectadas negativamente, por causa de la recolección indiscriminada y frecuentemente ilegal de carne y huevos para consumo humano y fines comerciales (Rueda-Almonacid et al. 2007; Páez 2012). Por ejemplo, se calcula que cada año más de un millón de tortugas hicoideas (*Trachemys venusta callirostris*) son capturadas para ser vendidas como mascotas (Bock et al. 2015). Para la tortuga del Magdalena (*Podocnemis lewyana*), la extracción de adultos para consumo humano, en especial durante la semana santa, es el principal factor de amenaza a sus poblaciones (Páez 2012). Con relación a la sobreexplotación de otros grupos de reptiles, se conoce que individuos de caimán aguja fueron cazados intensivamente en el siglo pasado, por los lugareños para su consumo y tráfico de su piel, llevando al declive de sus poblaciones. Las serpientes, que han sido históricamente estigmatizadas por creencias religiosas o por miedo, son algunas veces comercializadas para uso como mascotas (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008).

Cambio climático

El cambio climático es considerado una amenaza emergente para todas las especies de anfibios y reptiles. En el caso de los anfibios, modificaciones en patrones de precipitación a causa del cambio climático ha llevado a la extinción local y regional de algunas especies; esto puede ser atribuido a la alteración de patrones reproductivos (Carey et al. 2001; Carey & Alexander 2003; de Sá 2005; Nowakowski et al. 2016). Incrementos en temperatura han afectado directamente el tiempo para alcanzar la metamorfosis y la sobrevivencia de individuos en formas larvales de los anfibios, provocando un descenso considerable en las poblaciones (Nowakowski et al. 2016; Thurman & García 2017; Camacho-Rozo, *en revisión*). A pesar de lo anterior, aún existe un vacío de información sobre las afectaciones del cambio climático en anfibios del bs-T. Respecto a los reptiles, Ihlw et al. (2012), mediante el uso de

modelos de distribución de especies, encontraron que el rango de distribución de especies de quelonios depende de parámetros ambientales como la temperatura. Adicionalmente, fluctuaciones en los regímenes hidrológicos incrementan la tasa de mortalidad embrionaria. En general, los reptiles que presentan determinación sexual por temperatura podrían verse afectados por cambios en la temperatura del ambiente, si las proporciones sexuales naturales se ven alteradas.

Enfermedades infecciosas emergentes

Otra amenaza potencial, en especial para los anfibios, es la aparición de enfermedades emergentes. A nivel mundial, la quitridiomycosis causada por el hongo microscópico *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*, Longcore et al. 1999), ha afectado un gran número de especies pertenecientes a diversas familias y ha causado dramáticas disminuciones en por lo menos 200 especies (Stuart et al. 2004; Hoffman et al. 2010). El hongo *Bd* afecta la integridad de la piel de los anfibios, obstruyendo los procesos de intercambio gaseoso y el balance de electrolitos (Voyles et al. 2009; Rosenblum et al. 2012). Afortunadamente, para las especies de anfibios que ocurren en el bs-T del norte de Colombia no existen reportes de disminuciones poblacionales que puedan ser atribuidas al hongo *Bd*.

La presencia del patógeno en el Caribe colombiano ha sido reportada únicamente para la Sierra Nevada de Santa Marta (Flechas et al. 2017). Es probable que el hongo *Bd*, a pesar de que está ampliamente distribuido en el territorio nacional y que ha sido diagnosticado en un gran número de especies, no tenga un impacto sobre las especies que ocurren en el bs-T. Experimentos de laboratorio han demostrado que *Bd* crece mejor en temperaturas relativamente frías (entre 17–25 °C) y que no puede tolerar desecación en ningún estadio de su ciclo de vida (Piotrowski et al. 2004). A este respecto, se sabe que la temperatura promedio anual en los bosques secos tropicales es mayor o igual a 25 °C y el rango de precipitación anual varía entre 700 y 2000 mm (Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Por lo tanto, las condiciones ambientales que predominan en el bs-T están por fuera del rango óptimo para el crecimiento y el establecimiento de *Bd*.

Otras enfermedades que afectan anfibios en todo el planeta incluyen la quitridiomycosis causada por el hongo *Batrachochytrium salamandrivorans* (*Bsal*) y las enfermedades ranavirales (Daszak et al. 1999; Martel et al. 2013). El hongo *Bsal* solo afecta salamandras (Martel et al. 2013; 2014) y su rango óptimo de temperatura para crecimiento fluctúa entre los 10–15 °C (Martel et al. 2013). Dado que en el bs-T del Caribe colombiano no se han registrado salamandras y el hongo *Bsal* muere a temperaturas superiores a 25 °C, es de esperar que esta enfermedad emergente no sea un peligro actual para los anfibios en los bs-T en el norte de Colombia. Por otro lado, reportes de *Ranavirus* para Colombia son inexistentes; sin embargo, enfermedades ranavirales pueden ser consideradas como una potencial amenaza tanto para anfibios como para reptiles, principalmente tortugas, donde la enfermedad puede llegar a ser mortal (Allender et al. 2015). Se requieren estudios que evalúen el impacto de estas enfermedades poco estudiadas en el país y determinar si disminuciones poblacionales podrían estar asociadas con ellas.



Kinosternon scorpioides scorpioides

ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN *IN SITU*

La conservación *in situ* implica la protección, manejo e investigación de los objetos de conservación en su entorno natural. La declaratoria de áreas protegidas ha sido una de las principales estrategias *in situ* para promover la protección de las especies y sus hábitats, las cuales, podrían garantizar el mantenimiento de las poblaciones en su entorno, con un número reducido de amenazas que permita su conservación (Artículo 8, Convenio de las Naciones Unidas sobre Diversidad Biológica, Ley 165 de 1994).

En la región del Caribe colombiano existen 78 áreas bajo alguna categoría de protección, ya sea de ámbito regional o nacional, con una extensión alrededor de 287488 ha (Tabla 2; RUNAP 2019). La Guajira ocupa el primer lugar en áreas protegidas registradas (19), las cuales abarcan una extensión de 2875,22 km². En segundo lugar, se encuentra el departamento del Magdalena con 17 áreas protegidas que abarcan una extensión de 334370 ha. En tercer lugar están los departamentos de Córdoba y Cesar, cada uno con 14 áreas protegidas, que abarcan una extensión de 620644 ha y 77236 ha, respectivamente; aunque el departamento de Córdoba solo posee 14 áreas protegidas, estas alcanzan la mayor extensión en el Caribe colombiano. En cuarto lugar se encuentran los departamentos de Bolívar y Sucre con nueve áreas protegidas cada uno y que abarcan extensiones de 3399 ha y 16337 ha, respectivamente. Finalmente, el departamento del Atlántico ocupa el quinto lugar con cinco áreas protegidas que abarcan 3049 ha, constituyéndose como el departamento dentro de la región del Caribe colombiano con menor número y extensión de áreas protegidas.

Tabla 2. Áreas protegidas en la región del Caribe colombiano (Fuente RUNAP 2019).

DEPARTAMENTO	ÁREAS PROTEGIDAS	ÁREA (ha)
Atlántico	Bosque Seco el Ceibal Mono Tití	4.5
Atlántico	El Palomar	772.3
Atlántico	Los Charcones	43
Atlántico	Los Rosales	1393
Atlántico	Luriza	8371
Bolívar	Bosque Seco El Ceibal Mono Tití	411.8
Bolívar	Complejo de Humedales de Ayapel	2.6
Bolívar	El Corchal El Mono Hernández	1248
Bolívar	El Garcero	348.6
Bolívar	Los Colorados	1042
Bolívar	Los Corales del Rosario y de San Bernardo	256.1
Bolívar	Los Rosales	8.6
Bolívar	Los Titíes de San Juan	70
Bolívar	Pintura	11.4
Cesar	Catatumbo Barí	7303
Cesar	Cerro Pintao – Serranía del Perijá	16.8
Cesar	Cuenca Alta del Caño Alonso	467
Cesar	El Lucero	113.3
Cesar	La Helenita	96.1
Cesar	La Nacional	48.4
Cesar	Las Nubes	11.1
Cesar	Los Besotes	3109
Cesar	Los Ceibotes	303.7
Cesar	Los Tananeos	141.5
Cesar	Nueva Delhi	101.8
Cesar	Paraver	373.7
Cesar	Serranía del Perijá	23175
Cesar	Sierra Nevada de Santa Marta	41976
Córdoba	Campo Alegre	402.7
Córdoba	Ciénaga de Bañó	326.3
Córdoba	Ciénaga de Betancí	13.4
Córdoba	Ciénaga de Corralito	1.3
Córdoba	Ciénaga los Negros	712.7
Córdoba	Complejo Cenagoso del Bajo Sinú	79081
Córdoba	Complejo de Humedales de Ayapel	145247
Córdoba	El Paraíso De Los Deseos	177
Córdoba	Manglar de la Bahía de Cispatá y Sector Aledaño del Delta Estuarino del Río Sinú	26464
Córdoba	Paramillo	367344
Córdoba	Reserva Natural Horizontes	547.8
Córdoba	Sana Rosa	13.5
Córdoba	Santa Fe	182.8
Córdoba	Santa Isabel	290.3
La Guajira	Bahía Portete Kaurrele	2702
La Guajira	Bañaderos Cuenca Alta del Río Camarones	10820
La Guajira	Cerro Pintao – Serranía del Perijá	9207
La Guajira	Cuenca baja del Río Ranchería	32442
La Guajira	Delta del Río Ranchería	3573
La Guajira	Hacienda El Cequión	1688
La Guajira	La Esperanza	59.0
La Guajira	Los Flamencos	7010
La Guajira	Macuira	24050
La Guajira	Manantial de Cañaverales	1002
La Guajira	Montes de Oca	11985
La Guajira	Musichi	1470
La Guajira	Pastos Marinos Sawairu	8.2
La Guajira	Refugio Guajiro	13.7
La Guajira	Rivello	42.6
La Guajira	San Martín	12.9
La Guajira	Serranía de Perijá	23821
La Guajira	Sierra Nevada de Santa Marta	157538
La Guajira	Vigo	43.9
Magdalena	Ciénaga Grande de Santa Marta	27020
Magdalena	Complejo Cenagoso de Zárate Malibú y Veladero	63992
Magdalena	Cuenca Alta del Río Jirocasaca	358.6
Magdalena	De las Aves del Dorado Cincinati Lote 1	100.5
Magdalena	Edén de Oriente	2.2
Magdalena	El Garcero	25.9

DEPARTAMENTO	ÁREAS PROTEGIDAS	ÁREA (ha)
Magdalena	El Silencio	22.0
Magdalena	Isla de Salamanca	27451
Magdalena	La Iguana Verde	59
Magdalena	Las Aves del Dorado	582.6
Magdalena	Nuevo México	156.4
Magdalena	Pachamama	3.0
Magdalena	Parque Ambiental Palangana	13.4
Magdalena	Rancho Luna	6.631
Magdalena	Sierra Nevada de Santa Marta	201967
Magdalena	Tayrona	12600
Magdalena	Yumake	10.1
Sucre	Bosque de Santa Inés	27.8
Sucre	Del Complejo de Humedales de Ayapel	1.6
Sucre	Del Sistema Manglarico del Sector de la Boca de Guacamaya	2914
Sucre	Ecosistema de Manglar y Lagunar Ciénaga de la Caimanera	1596
Sucre	Ecosistema de Sabanas Abiertas y Arbustivas y Sistemas Asociados en el Municipio de Galeras	2608
Sucre	El Corchal El Mono Hernández	39.8
Sucre	Roca Madre	864.1
Sucre	Sanguare	864.1
Sucre	Serranía de Coraza y Montes de María	6653

Dentro de estas áreas protegidas, se encuentra la mayor representatividad de bs-T en Colombia y los fragmentos mejor conservados del país (Pizano & García 2014): El PNN Macuira en el departamento de la Guajira, el PNN Los Colorados en el departamento de Bolívar, el PNN Sierra Nevada de Santa Marta y el PNN Tayrona en el departamento del Magdalena. Sumado a estos Parques Nacionales Naturales, existen otras figuras de conservación que podrían estar interconectadas por medio de corredores biológicos a lo largo del Caribe colombiano, estableciendo una red de áreas protegidas con el propósito de darle continuidad al bs-T (RU-NAP 2019).

Para los anfibios, se estimó recientemente que los lugares de mayor riqueza de especies en el bs-T de Colombia no se sobreponen con áreas protegidas (Urbina-Cardona et al. 2014). Respecto a las tortugas, que representan el 60% de los reptiles amenazados del bosque seco, ninguna de las especies endémicas presenta poblaciones dentro del sistema de Parques Nacionales Naturales (Forero-Medina et al. 2014); se presume que este patrón puede ser similar en lagartos y serpientes, pero no hay una evaluación detallada para estos grupos. Por otra parte, las áreas con mayor concentración de quelonios amenazados de bosque seco se encuentran en el norte de los departamentos de Córdoba y Sucre, donde no existen grandes áreas protegidas de carácter nacional. De acuerdo con esto, las áreas protegidas de carácter regional y privado (RNSC), son de gran importancia para complementar la función

de los PNN en la conservación de la herpetofauna en el bs-T.

Las áreas norte de los departamentos de Córdoba, Sucre y Bolívar, junto con Magdalena y norte del Cesar, poseen la mayor concentración de especies de anfibios y reptiles amenazados (Fig. 3). En particular, el norte de Córdoba (Complejo de Humedales de Ayapel) representa un área prioritaria para la conservación de quelonios amenazados de bosque seco. De igual manera, la Serranía de la Macuira y la Sierra Nevada de Santa Marta son áreas prioritarias para conservación (Fig. 3). En estas localidades se encuentran la rana wayuu (*Allobates wayuu*) y la ranita dardo venenoso de Santa Marta (*Colostethus ruthveni*), que son endémicas para cada una de dichas localidades. Algunas especies adicionales de anfibios y reptiles que habitan el bs-T pueden ser adoptadas como objetos de conservación en algunas áreas protegidas en el Caribe colombiano, ya sea por su naturaleza endémica o por estar en alguna categoría de amenaza. Por ejemplo, está el camaleón del Perijá (*Anolis* sp.), una especie aún no descrita que fue empleada como objeto de conservación para la declaratoria de la Reserva Forestal Montes de Oca, en el departamento de la Guajira (Galvis-Peñuela et al. 2011). Otras especies con distribución restringida al bs-T pero que no son endémicas de Colombia, son el gecko *Thecadactylus rapicauda* o el lagarto *Stenocercus erythrogaster*. Se podría pensar que una especie que solo habita un ecosistema amenazado (como el bs-T) estaría tan amenazada en el país como el mismo ecosistema que la alberga.

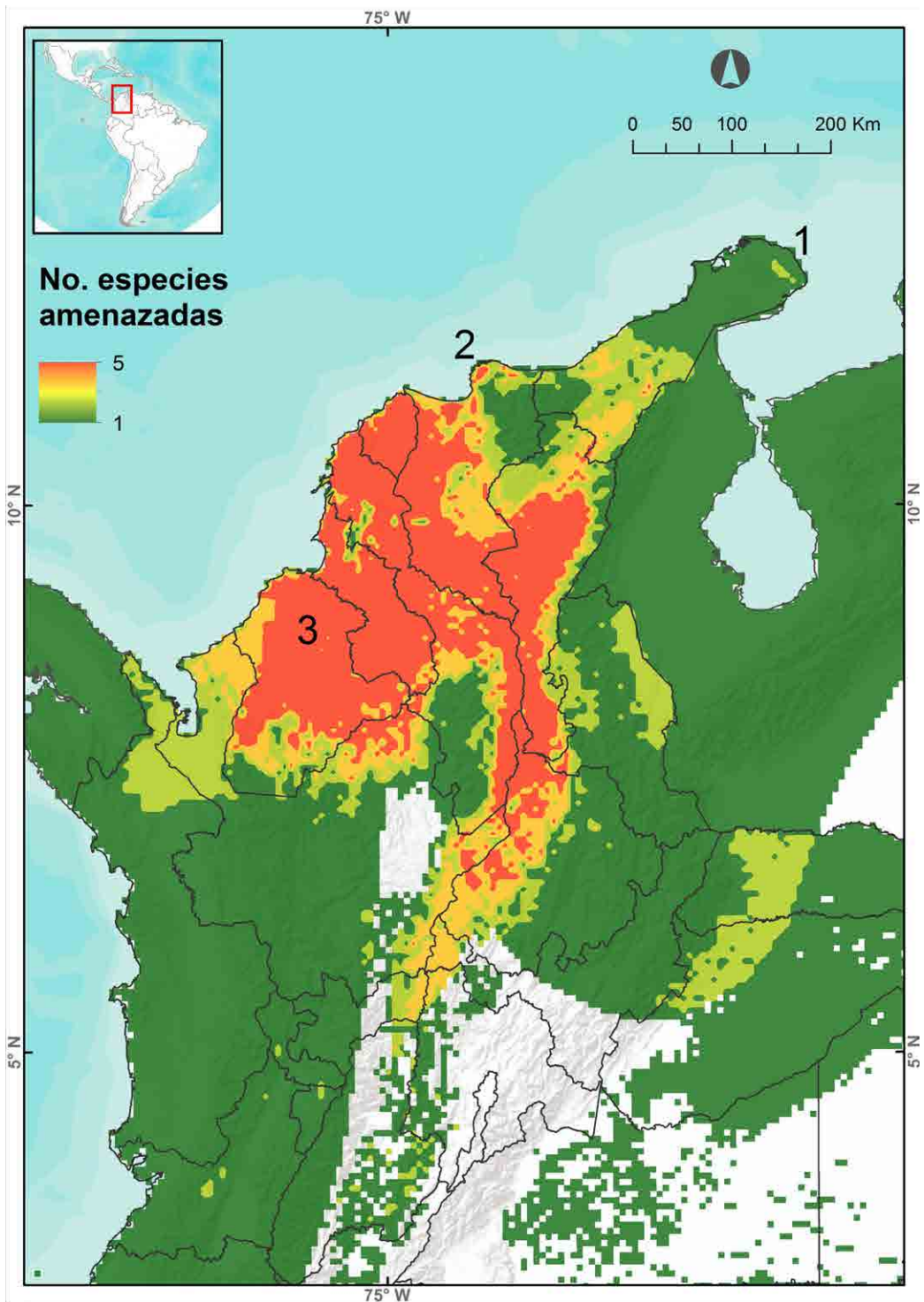


Figura 3. Mapa del norte de Colombia donde se muestra la distribución de especies amenazadas de anfibios y reptiles; se señalan tres áreas prioritarias para conservación: Serranía de la Macuira (1), Norte de la Sierra Nevada de Santa Marta (2), y Norte de Córdoba (3).



Tretioscincus bifasciatus

Un punto importante a tener en cuenta es que la declaratoria de áreas protegidas y la conectividad entre remanentes de bs-T no garantiza la persistencia de una especie en el hábitat natural. Por ejemplo, muchas de las disminuciones de anfibios en los bosques tropicales han ocurrido en áreas boscosas con buen estado de conservación, las cuales presentan una alta dificultad de accesibilidad, reduciéndose las amenazas de origen antropogénico (Crump et al. 1992; Lips 1999; Pounds et al. 2006; Crawford et al. 2010; Pfeifer et al. 2017). Declarar una zona geográfica protegida que contenga objetos de conservación herpetológicos, se considera solo el primer paso para la continuidad de las especies a largo plazo. Esto debido a que el establecimiento de un área protegida no cambia la naturaleza pasiva de esta acción *in situ* ante amenazas sinérgicas directas o indirectas en

poblaciones silvestres, como por ejemplo, las enfermedades emergentes, el cambio climático global o el arribo de una especie no nativa (Urbina-Cardona et al. 2011; Nori et al. 2011, Pfeifer et al. 2017).

De acuerdo con lo anterior, las acciones de conservación *in situ* por fuera de áreas protegidas son de gran importancia, en especial en regiones altamente pobladas o transformadas como lo es el Caribe colombiano. Se requiere de acciones *in situ* dinámicas, que complementen las declaratorias de áreas protegidas y conlleven a cumplir el propósito del mantenimiento e integridad de la diversidad biológica en el tiempo. En este sentido, son importantes las acciones enfocadas en la reducción de presiones y amenazas antrópicas, acompañadas del conocimiento de las tendencias poblacionales naturales de las especies



amenazadas o únicas y por último, la implementación de un programa de vigilancia epidemiológica (Rueda-Solano et al. 2016). Estas acciones deben ser interdisciplinarias y que involucren la cooperación de representantes locales, regionales y nacionales, es decir, comunidades rurales y el entorno social presente en las zonas circundantes a las áreas protegidas (ver Capítulo X).

Quizás los mejores ejemplos de iniciativas de conservación *in situ* con la herpetofauna del bs-T en el Caribe colombiano son aquellas iniciativas con quelonios continentales y con cocodrilos. En el 2014, la Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge (CVS) lideró el diseño e implementación del Plan de Manejo para la Tortuga de Río *Podocnemis lewyana*, sentando las bases para

conservar la especie en la cuenca del Sinú (Gallego-García & Forero-Medina 2014). Por otro lado, por más de diez años, comunidades de la cuenca baja del Sinú han desarrollado proyectos participativos de conservación de dicha especie, principalmente enfocados en reducir la amenaza que implica la inundación de nidos por alteraciones del caudal del río derivadas de la hidroeléctrica que opera en el Sinú. Para la tortuga carranchina (*Mesoclemmys dahlí*), especie endémica de Colombia y del bs-T, se han desarrollado campañas de educación ambiental y actividades puntuales de restauración de hábitat en poblaciones de los departamentos de Córdoba y Cesar (Forero-Medina 2013; ver capítulo 11): sin embargo, debido a la distribución restringida de esta especie y el alto nivel de degradación de su hábitat, es urgente establecer un área protegida de orden público o privado para su protección.

El Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, formuló en el 2010 el Plan de Manejo orientado al uso sostenible de la tortuga hicotea (*Trachemys venusta callirostris*) en Colombia, cuya implementación busca el aprovechamiento sostenible de la especie y su conservación. Finalmente, uno de los programas más exitosos de conservación de un reptil en Colombia es el caso del caimán del Magdalena (*Crocodylus acutus*). Las comunidades de Cispatá, en San Antero, departamento de Córdoba, con el apoyo de investigadores dedicados, han protegido poblaciones de la especie y desarrollado un programa de cría en cautiverio que ha permitido su recuperación, al punto de que recientemente la especie fue pasada del Apéndice I al II de CITES. Este logro permitirá el inicio de un aprovechamiento sostenible del caimán del Magdalena por parte de los habitantes de la región. Este proyecto muestra la viabilidad, para algunas especies, de recuperar poblaciones y hacer un aprovechamiento sostenible de ellas.

ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN EX SITU

Instituciones como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) a través de su Plan de Acción de Conservación de Anfibios, la Asociación Mundial de Zoológicos y Acuarios (WAZA), el Grupo de Especialistas en Conservación y Cría (CBSG) y el Grupo de Especialistas de Anfibios (ASG), han apoyado países como Colombia, Panamá, Ecuador, Costa Rica, Venezuela, Estados Unidos y Australia, para el traslado de algunos ejemplares de anfibios y reptiles a condiciones de confinamiento controlado (Fig. 4). Esto con el objetivo de generar estrategias que permitan reproducción y manejo en cautiverio y así contribuir a la recuperación y mantenimiento de las poblaciones silvestres como acciones paralelas a la conservación *in situ* (Waza 2005; Zippel et al. 2008; 2011; Molina et al. 2009). De esta manera, mediante la conservación *ex situ* se trataría de recuperar poblaciones en declive, reintroducir demos poblacionales en hábitats altamente fragmentados (Camacho-Rozo, *en revisión*) y establecer reservorios genéticos para especies que se encuentran en algún grado de amenaza. Además, la conservación *ex situ* es un mecanismo que promueve estrategias de conservación por medio de esquemas de educación ambiental (Waza 2005).



Crotalus durissus

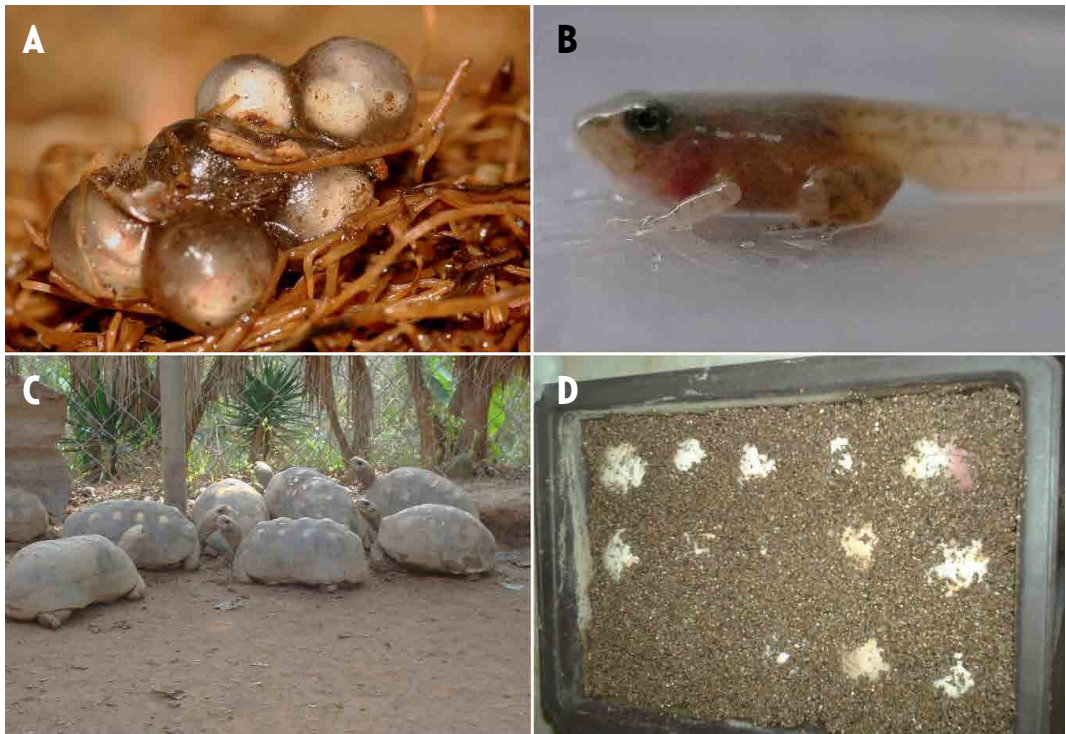


Figura 4. Imágenes de algunas especies de anfibios y reptiles utilizadas en proyectos de conservación *ex situ* en el Terrario de Caracas, Parque Generalísimo Francisco de Miranda, Estado Miranda, Venezuela. Postura de *Dendrobates leucomelas* (A), postmetamorfo de *Mannophryne vulcano* (B), despliegues de cortejo en *Chelonoidis carbonarius* (C), y posturas en incubación *ex situ* de *Chelonoidis carbonarius* (D).

La mayor parte de los estudios publicados sobre herpetofauna colombiana hacen hincapié en que las poblaciones y comunidades de anfibios y reptiles requieren una atención especial, con miras a incrementar el conocimiento sobre su historia natural, genética, aspectos tróficos, termorregulación, fisiología y comportamiento (Urbina-Cardona et al. 2014), así como la evaluación específica de su estatus de conservación. La investigación podría dirigirse principalmente a especies con algún grado de amenaza, de manera que todo nuevo conocimiento aporte información que permita optimizar la implementación de estrategias de conservación *ex situ* y la estandarización de protocolos de cría en cautiverio. Esto a futuro, complementaría las actividades desarrolladas en los programas de conservación *in situ* a través de la reintroducción o recuperación de poblaciones.

En Colombia, el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS) ha generado lineamientos de

Conservación *ex situ* en el documento "Directrices generales para la conservación *ex situ* de fauna silvestre en Parques Zoológicos y Acuarios de Colombia (MADS 2006)". En este documento se plantea que los zoológicos y los acuarios deben promover la investigación y estandarizar protocolos de cría y manejo, que permitan la recuperación y rehabilitación de especies en alguna categoría de amenaza. Lo anterior, representa una alternativa para la reintroducción de especies en el medio natural y debe ser complementado con un monitoreo post-liberación para verificar el desarrollo y éxito del programa (Beck et al. 1994; Seigel & Dodd 2002).

Si bien es cierto que la conservación *ex situ* no es una tarea fácil, se requiere unir esfuerzos y articular las diferentes líneas del conocimiento (biología, ecología, veterinaria y educación ambiental). Además, es indispensable el trabajo conjunto de diferentes tipos de instituciones, ya sean nacionales o internacionales.

les de índole gubernamental o no gubernamental (Zippel et al. 2011). En el Caribe colombiano existen instituciones como el Acuario Universidad Jorge Tadeo Lozano (Santa Marta), Acuario y Museo del Mar (Santa Marta), Fundación Zoológica de Barranquilla (Barranquilla) y Oceanario de Islas del Rosario (Cartagena). Estas instituciones tendrían la capacidad de servir en la integración de las comunidades conservacionistas y científicas, para que se realicen adecuadas estrategias de conciencia ambiental y comprensión pública de la ciencia, a través de la generación de programas de conservación *ex situ* (Gusset & Dick 2011). Especies de anfibios y reptiles presentes en el bs-T del norte de Colombia se beneficiarían enormemente de la experiencia adquirida por dichas instituciones a lo largo de décadas.

ELEMENTOS POLÍTICOS Y NORMATIVOS EN MATERIA DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD COLOMBIANA

Colombia es uno de los países latinoamericanos con políticas y normas vinculantes o no, que buscan la conservación de la biodiversidad basada en un uso sostenible. El Código Nacional de los Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente (Decreto 1608 de 1978) y la Constitución Política de 1991, mencionan que los recursos naturales del país son patrimonio nacional y de interés de la humanidad, los cuales, deben ser protegidos y aprovechados en forma sostenible, siendo investigados, vigilados y administrados por las Autoridades Competentes (Ley 99 de 1993). La protección a la biodiversidad colombiana se ve impulsada por las políticas de Gestión Ambiental del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS), las cuales se encuentran enmarcadas en la Ley 165 de 1994 y el Decreto 2372 de 2010. En esta ley, Colombia aprueba y reglamenta los lineamientos concretados en el convenio de las Naciones Unidas sobre diversidad biológica, los cuales incluyen la estrategia de conservar y generar un uso sostenible de los ecosistemas, las especies y los recursos genéticos *in situ*, incluyendo acciones *ex situ*. La misma Ley describe los principios rectores para la gestión de la Conservación de la Biodiversidad (artículos 8 y 9) y describe los alcances y estrategias generales de conservación *in situ* y conservación *ex situ* en Colombia. Estos principios fueron reforzados y especificados a través de la Política Nacional para la Gestión Ambiental en Fauna Silvestre (1996), dentro de la estrategia denominada "Uso Sostenible" y la Política Nacional de Biodiversidad de 1996.



Boa constrictor

Teniendo en cuenta el deterioro acelerado de los hábitats naturales y la pérdida de biodiversidad a causa de actividades antropogénicas, Colombia ha consolidado en el Decreto 2372 de 2010 la reglamentación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas y las categorías de manejo que lo conforman. Además, se dictan estrategias de conservación *in situ* y un Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP), conformado por Parques Nacionales Naturales (PNN) y áreas naturales protegidas de carácter local, regional y departamental (Institucional 1996). Con estas áreas protegidas se pretende garantizar que se representen los ecosistemas marinos y costeros en el país, el fortalecimiento de las instituciones en donde se conserven y se manejen adecuadamente los ecosistemas y hábitats naturales, se recuperen

las poblaciones silvestres en su hábitat natural, y la restauración, el uso sostenible y el conocimiento de la biodiversidad (Artículos 2.2.2.1.1.2. y 2.2.2.1.1.5 en el Decreto 1076 del 2015). Por otra parte, dentro de las directrices de Conservación *ex situ* adelantadas por el gobierno colombiano, se encuentra el documento "Directrices generales para la conservación *ex situ* de fauna silvestre en parques zoológicos y acuarios de Colombia (MADS 2006)", donde se plantea que las especies presentes en los zoológicos pueden ser usadas como una alternativa para la reintroducción de especies en el medio natural y así, reponer poblaciones extintas. De esta manera, los zoológicos y acuarios son sugeridos como una alternativa clara para apoyar procesos de investigación, recuperación y rehabilitación de especies silvestres.

CONTROL Y VIGILANCIA PARA LA REDUCCIÓN DEL COMERCIO ILEGAL

A nivel nacional, el comercio ilegal de especies es considerado un delito en la normatividad ambiental (Decreto 1608 de 1978) y penal (Ley 599 de 2000; Ley 1453 de 2011, Art. 29). Por esto, el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS) ha planteado la "Estrategia Nacional para la Prevención y Control del Tráfico Ilegal", donde se establecen las estrategias, lineamientos y actores involucrados en el control y vigilancia para la reducción del tráfico de especies, ya sea para su uso como mascotas, consumo humano o comercialización de subproductos (e.g. caparazones, huesos, pieles, plumas). Actualmente, la normativa ambiental colombiana le permite a las Corporaciones Autónomas Regionales dentro de sus competencias (Ley 99 de 1993), sancionar todo tipo de infracción ambiental que vincule los componentes agua, flora, fauna, suelo, paisaje y aire. De esta manera, dentro de la Ley 1333 del 2009 y el Decreto 1076 del 2015, se establecen los criterios de imposición de sanciones ambientales. A pesar de la normativa, el comercio ilegal de herpetofauna, en especial de reptiles, es común en el Caribe colombiano (Tabla 3).

Por otro lado, desde el MADS se ha establecido la Ley 611 de 2000 y la Resolución 1317 de 2000, por medio de las cuales se dictan normas para el manejo sostenible de especies de fauna silvestre y acuática, y el otorgamiento de licencias de caza con fines de fomento y establecimiento de zocriaderos comerciales. La Autoridad de Licencias Ambientales (ANLA) es la encargada del seguimiento y monitoreo de estas prácticas. Entre las especies de anfibios del bs-T que se pueden obtener para zocria se encuentran algunas especies como *Rhinella (marina) horribilis*, *Rhinella humboldti*, *Leptodactylus insularum*, *Dendrobates truncatus*, *Trachycephalus typhonius*, y algunos reptiles tales como *Iguana iguana*, *Boa constrictor*, *Tupinambis (teguixin) cf cryptus*, *Caiman crocodilus*, *Chelonoidis carbonarius* y *Trachemys venusta callirostris*; sin embargo, según reportes de la Corporación Autónoma Regional del Cesar, actualmente solo se encuentran registrados dos centros de zocria para la tortuga morrocoy (*C. carbonarius*) en dicho departamento.

Tabla 3. Número de individuos por especie de reptil decomisadas para el departamento del Cesar durante los años 2014, 2015 y 2016 (Fuente: Informes anuales de la Corporación Autónoma Regional del Cesar, Corpopesar).

ESPECIES DECOMISADAS POR CORPOCESAR	NOMBRE COMÚN	AÑO		
		2014	2015	2016
REPTILIA				
TESTUDINES				
<i>Chelonoidis carbonarius</i>	Morrocoy	69	15	8
<i>Trachemys scripta</i>	Hicotea	40	31	11
SQUAMATA				
<i>Iguana iguana</i>	Iguana	98	77	69
<i>Boa constrictor</i>	Boa	16	9	6
<i>Caiman crocodilus fuscus</i>	Babilla	28	15	7

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Teniendo en cuenta el grado de conocimiento que se tiene en Colombia sobre la herpetofauna del bs-T en el norte del país, se consideran como prioridad las siguientes acciones:

Incrementar el conocimiento de la diversidad de anfibios y reptiles

Incentivar la investigación sobre historia natural, genética de poblaciones, ecología, comportamiento y fisiología de los anfibios y reptiles en el bs-T de Colombia. Es necesario que se evalúen los estados de conservación de todas las especies con base en tendencias poblacionales, por medio de cambios en sus esquemas de distribución geográfica, presencia de enfermedades emergentes o nivel de susceptibilidad a factores antropogénicos particulares.

Promover la conservación *in situ* y *ex situ*

La conservación *in situ* debería iniciar con la declaración, por parte de las autoridades competentes o de la sociedad civil, de áreas específicas que contengan objetos de conservación herpetológicos y en donde se pretenda conservar la mayor variabilidad genética, evolutiva y adaptativa ante posibles escenarios de cambio climático. Lo anterior sería especialmente relevante para las especies raras, altamente endémicas y con algún grado de amenaza, permitiendo que se conserve el bs-T como un ecosistema y hábitat único, frágil y de alta riqueza de anfibios y reptiles. Articulado con esto, se debe crear una adecuada integración de las comunidades aledañas a las áreas naturales protegidas.

Dado que las estrategias de conservación *ex situ* son un complemento indispensable para la conservación *in situ*, se deben diseñar e implementar programas de reintroducción y repoblamiento, a través de la conformación de políticas claras. Por ejemplo, 1) identificar y priorizar aquellas especies que requieren un manejo *ex situ* como estrategia de conservación e identificar los mecanismos para llevar a cabo dichos programas, 2) generar estrategias de intercambio de saberes y tecnologías, y 3) la creación y fortalecimiento de los bancos de ADN de las especies de anfibios y reptiles en el bs-T y el país en general.

Divulgación de conocimiento sobre la conservación de la diversidad, los valores ambientales y culturales asociados a la herpetofauna del bs-T

Compartir la información sobre las amenazas que enfrenta la herpetofauna del bs-T en el norte de Colombia es de suma importancia, puesto que promovería que la sociedad se integre de manera participativa en su conservación. Lo anterior se debe realizar por medio de estrategias de educación, socialización, y publicación de información sobre la diversidad existente. Finalmente, es recomendable que se fomenten exposiciones, así como visitas guiadas a museos, centros educativos, instituciones dedicadas a la investigación, entre otros, para que así se realice una adecuada integración de la sociedad en este tipo de actividades.



Oxybelis aeneus



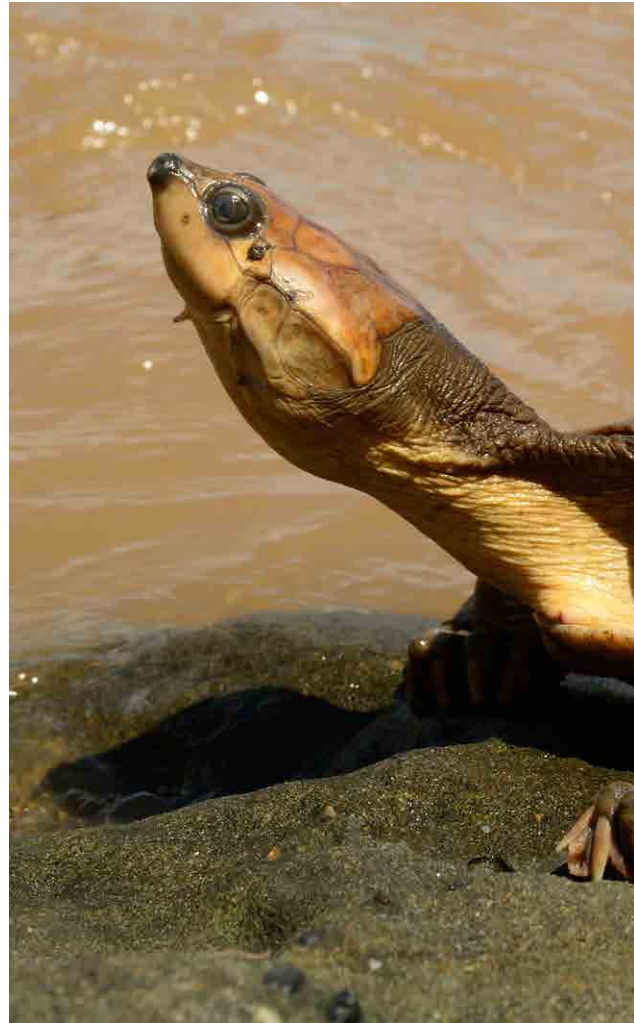
REFERENCIAS

- Acosta-Galvis, A.R. (2012): Anfibios de los enclaves secos del área de influencia de los Montes de María y la Ciénaga de La Caimanera, departamento de Sucre, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 1-21.
- Adams, M.J., Pearl, C.A. (2007): Problems and opportunities managing invasive bullfrogs: Is there any hope? Págs. 679-693. En: Gherardi, F. (Ed). *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*. Springer, Dordrecht.
- Alford, R.A., Richards, S.J. (1999): Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 133-165.
- Allender, M.C., Abd-Eldaim, M., Schumacher, J., McRuer, D., Christian, L.S., Kennedy, M. (2015): PCR prevalence of *Ranavirus* in free-ranging eastern box turtles (*Terrapene carolina carolina*) at rehabilitation centers in three southeastern US states. *Journal of Wildlife Diseases* 47: 759-764.
- Beck, B.B., Rappaport, L.G., Stanley-Price, M.R., Wilson, A.C. (1994): Reintroduction of captive-born animals. Págs. 265-284. En: Olney, P.J.S., Mace, G.M., Feistner, A.T.C. (Eds). *Creative Conservation*. Chapman and Hall, London.
- Bock, B., Páez, V.P., Cortés-Duque, J. (2015): *Trachemys callirostris* Gray 1856. Págs. 166-171. En: Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A. Páez, V.P. Bock. B.C. (Eds). *Libro Rojo de Reptiles de Colombia*. Universidad de Antioquia e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

- Brain, R.A., Solomon, K.R. (2009): Comparison of the hazards posed to amphibians by the glyphosate spray control program versus the chemical and physical activities of coca production in Colombia. *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A* 72: 937–948.
- Caicedo-Portilla, R., Dulcey-Cala, C.J. (2011): Distribución del gecko introducido *Hemidactylus frenatus* (Duméril & Bribon 1836) (Squamata: Gekkonidae) en Colombia. *Biota Colombiana* 12: 45–56.
- Carey, C., Alexander, M.A. (2003): Climate change and amphibian declines: Is there a link? *Diversity and Distribution* 9: 111–121.
- Carey, C., Heyer, W.R., Wilkinson, J., Alford, R.A., Arntzen, J.W., Halliday, T., Hungerford, L., Lips, K.R., Middleton, E.M., Orchard, S.A., Rand, A.S. (2001): Amphibian declines and environmental change: Use of remote-sensing data to identify environmental correlates. *Conservation Biology* 15: 903–913.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, N. (2008): Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397–416.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. (2015): Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: Reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation* 24: 1109–1130.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791–812. En: Rangel Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Crawford, A.J., Lips, K.R., Bermingham, E. (2010): Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama. *Proceedings of the National Academy of Science* 107: 13777–13782.
- Crump, M.L., Hensley, F.R., Clark, K.L. (1992): Apparent decline of the golden toad: Underground or extinct? *Copeia* 1992: 413–420.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D., Green, D.E., Speare, R. (1999): Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases* 5: 735–748.
- de Sá, R.O. (2005): Global de biodiversidad: Importancia de la diversidad genética y la extinción de anfibios. *Agrociencia* 1: 513–522.
- Flechas, S.V., Paz, A., Crawford, A.J., Sarmiento, C., Acevedo, A.A., Arboleda, A., Bolívar-García, W., Echeverry-Sandoval, C.L., Franco, R., Mojica, C., Muñoz, A., Palacios-Rodríguez, P., Posso-Terranova, A.M., Quintero-Marín, P., Rueda-Solano, L.A., Castro-Herrera, F., Amézquita, A. (2017): Current and predicted distribution of the pathogenic fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in Colombia, a hotspot of amphibian biodiversity. *Biotropica* 49: 685–694.
- Forero-Medina, G., Joppa, L. (2010): Representation of global and national conservation priorities by Colombia's protected area network. *PLoS ONE* 5: e13210.
- Forero-Medina, G., Yusti-Muñoz, A.P., Castaño-Mora, O.V. (2014): Distribución geográfica de las tortugas continentales de Colombia y su representación en áreas protegidas. *Acta Biológica Colombiana* 19: 415–426.
- Forero-Medina, G., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Medina-Rangel, G.F. (2013): *Mesoclemmys dahli* (Zangerl and Medem 1958) – Dahl's Toad-Headed Turtle, Carranchina, Tortuga Montañera. Págs. 069.1-069.8. En: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., Mittermeier, R.A. (Eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 5.
- Forero-Medina, G., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Medina-Rangel, G.F., De La Ossa, J., Vargas-Ramírez, M., Gallego-García, N. (2015): *Mesoclemmys dahli* Zangerl & Medem, 1958. Págs. 142–145. En: Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C. A., Páez, V.P., Bock, B.C. (Eds). *Libro Rojo de Reptiles de Colombia*. Universidad de Antioquia e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

- Gallego-García, N., Forero-Medina, G. (2014): Plan de manejo para la tortuga de río *Podocnemis lewyana* en la cuenca del río Sinú. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y del San Jorge, Empresa Urrá S.A. E.S.P., Wildlife Conservation Society, Turtle Survival Alliance y Conservación Internacional. Montería, Colombia.
- Galvis-Peñuela, P.A., Mejía-Tobón, A., Rueda-Almonacid, J.V. (2011): Fauna Silvestre de la Reserva Forestal Protectora Montes de Oca, La Guajira, Colombia. CorpoGuajira, Riohacha.
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Winne, C.T. (2000): The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*. 50: 653–666.
- Gusset, M., Dick, G. (2011): The global reach of zoos and aquariums in visitor numbers and conservation expenditures. *Zoo Biology* 30: 566–569.
- Hayes, T.B., Anderson, L.L., Beasley, V.R., de Solla, S.R., Iguchi, T., Ingraham, H., Kestemont, P., Kniewald, J., Kniewald, Z., Langlois, V.S. (2011): Demasculinization and feminization of male gonads by atrazine: Consistent effects across vertebrate classes. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 127: 64–73.
- Herazo, F., Mercado, J.D., Mendoza, H. (2017): Estructura y composición florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre-Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 8: 71–82.
- Hoffman, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Carpenter, K.E., Chanson, J., Collen, B., Cox, N.A. et al. (2010): The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330: 1503–1509.
- Hoogmoed, M.S., Avila-Pires, T.C.S. (2015): *Lepidodactylus lugubris* (Duméril & Bibron 1836) (Reptilia: Gekkonidae), an introduced lizard new for Brazil, with remarks on and correction of its distribution in the New World. *Zootaxa* 4000: 90–110.
- Ihlow, F., Dambach, J., Engler, J.O., Flecks, M., Hartmann, T., Nekum, S., Hossein, R., Rodder, D. (2012): On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian species richness and distribution. *Global Change Biology* 18: 1520–1530.
- Institucional (1996): Política Nacional de Biodiversidad. Proyecto Biopacífico. Ministerio de Medio Ambiente, Instituto Alexander von Humboldt, Departamento Nacional de Planeación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- IUCN (2018): The IUCN Red list of threatened species. Versión 2016.3. <http://support.iucnredlist.org/about>. (Consultado en marzo 2018).
- Linares, R.J., Fandiño, M.C. (2009): Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 33: 5–15.
- Lips, K.R. (1999): Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in Western Panama. *Conservation Biology* 13: 117–125.
- Longcore, J.E., Pessier, A.P., Nichols, D.K. (1999): *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* 91: 219–227.
- MADS (2006): Directrices generales para la conservación *ex situ* de fauna silvestre en parques zoológicos y acuarios de Colombia. Dirección de Ecosistemas, Bogotá.
- Martel, A., der Sluijs, A.S.V., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M.C., Woeltjes, A., Bosman, W., Chiers, K., Bossuyt, F., Pasmans, F. (2013): *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 15325–15329.
- Martel, A., Blooi, M., Adriaensen, C., Van Rooij, P., Beukema, W., Fisher, M.C., Farrer, R.A., Schmidt, B.R., Tobler, U., Goka, K., Lips, K.R., Muletz, C., Zamudio, K.R., Bosch, J., Lötters, S., Wombwell, E., Garner, T.W.J., Cunningham, A.A., der Sluijs, A.S.V., Salvidio, S., Ducatelle, R., Nishikawa, K., Nguyen, T.T., Kolby, J.E., Van Bocxlaer, I.,

- Bossuyt, F., Pasmans, F. (2014): Recent introduction of a chytrid fungus endangers western palearctic salamanders. *Science* 346: 630–631.
- Mazzoni, R., de Mesquita, A.J., Fleury, L.F.F., de Brito, W.M.E.D., Nunes, I.A., Robert, J., Morales, H., Coelho, A.S.G., Barthasson, D.L., Galli, L., Catroxo, M.H.B. (2009): Mass mortality associated with a frog virus 3-like *Ranavirus* infection in farmed tadpoles *Rana catesbeiana* from Brazil. *Diseases of Aquatic Organisms* 86: 181–191.
- McCoy, K.A., Bortnick, L.J., Campbell, C.M., Hamlin, H.J., Guillette Jr, L.J., Mary, C.M.S. (2008): Agriculture alters gonadal form and function in the toad *Bufo marinus*. *Environmental Health Perspectives* 116: 1526–1532.
- MINAMBIENTE (2016): Política para la Gestión Sostenible del Suelo. Grupo de Divulgación de Conocimiento y Cultura Ambiental – Centro de documentación, Bogotá, Colombia. http://www.minambiente.gov.co/images/AsuntosambientalesySectorialyUrbana/pdf/suelo/Pol%C3%ADtica_para_la_gesti%C3%B3n_sostenible_del_suelo_FINAL.pdf.
- MINMINAS (2017): Normatividad General para el Control a la Explotación Ilícita de Minerales. https://www.minminas.gov.co/documents/10192/23876760/120417_cartilla_norma_ctrl_explotacion_ilicita.pdf/3a88a8ce-8e17-415d-ac6b-87f474cc304d.
- Molina, C., Camacho, C., Hernández, J.V. (2013): Captive breeding of the frog *Mannophryne herminae* (Anura: Aromobatidae) and releases to the wild in Venezuela. *FrogLog* 21: 53–54.
- Molina, C., Señaris, J.C., Lampo, M., Rial, A. (Eds). (2009): Anfibios de Venezuela. Estado del Conocimiento y Recomendaciones para su Conservación. Conservación Internacional Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical UCV, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Gold Reserve Inc. Caracas.
- Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Páez, V.P., Bock, B.C. (2015): Libro Rojo de Reptiles de Colombia. Universidad de Antioquia e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Nori, J., Urbina-Cardona, J.N., Loyola, R.D., Lescano, J.N., Leynaud, G.C. (2011): Climate change and American bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE* 6: e25718.
- Noriega, J.A., Barranco, W., Hernández, J., Hernández, E., Castillo, S., Monroy, D., García, H. (2016): Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40: 75–83.





Podocnemis lewyana

Nowakowski, A.J., Watling, J.I., Whitfield, S.M., Todd, B.D., Kurz, D.J., Donnelly, M.A. (2016): Tropical amphibians in shifting thermal landscapes under land-use and climate change. *Conservation Biology* 31: 96–105.

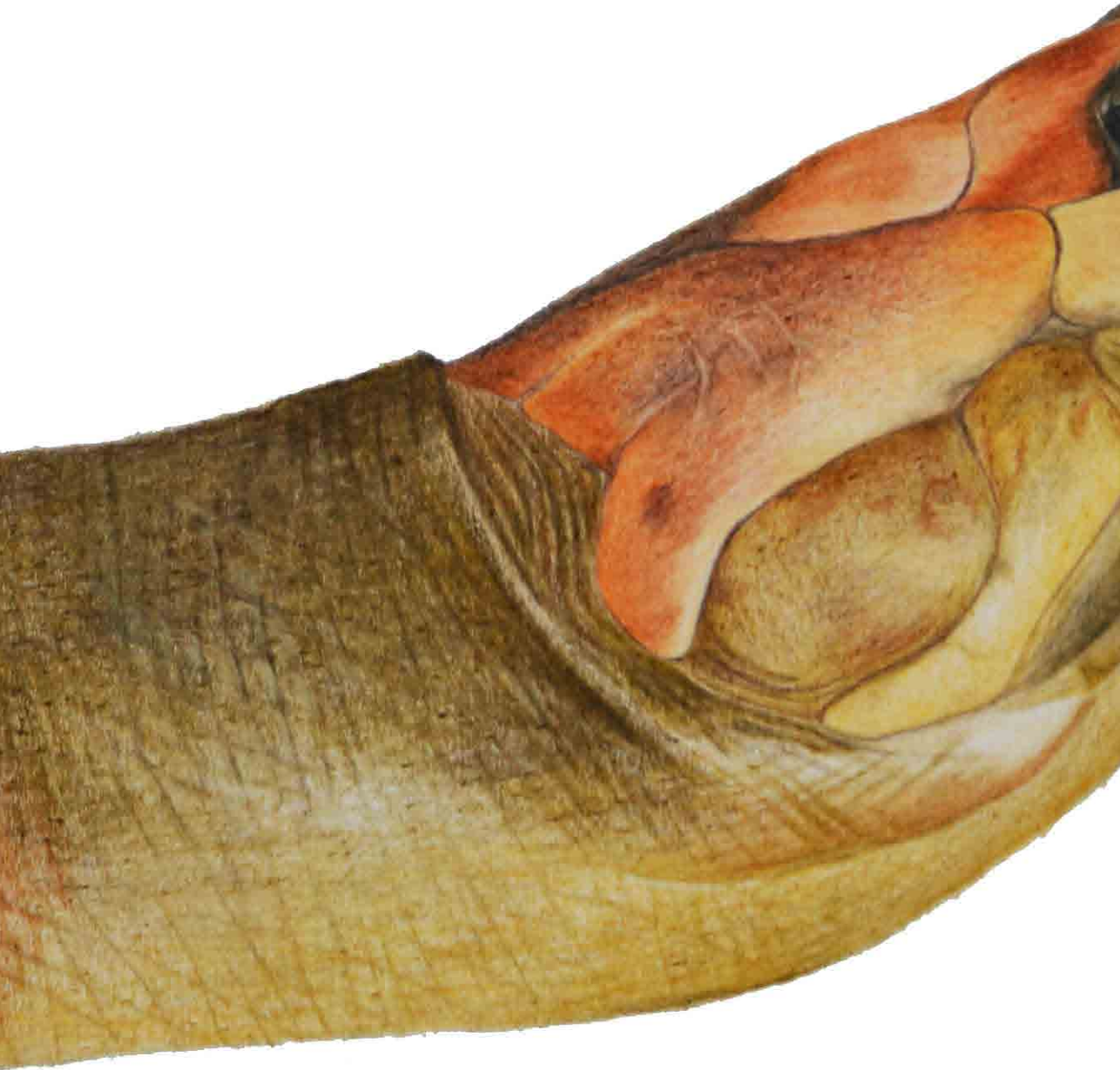
Páez, V.P. (2012): Historias de vida en Tortugas. Págs. 189–203. En Páez, V. P., Morales-Betancourt, M. A., Lasso, C.A., Castaño-Mora, O.V., Bock, B.C. (Eds). *Biología y Conservación de las Tortugas Continentales de Colombia*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C.A., Banks-Leite, C., Wearn, O.R., Marsh, C.J., Butchart, S.H.M., Arroyo-Rodríguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D’Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S.M., Klingbeil, B.T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G.F., Morante-Filho, J.C., Olivier, P., Peters, S.L., Pidgeon, A., Ribeiro, D.B., Scherber, C., Schneider-Maunoury, L., Struebig, M., Urbina-Cardona, J.N., Watling, J.I., Willig, M.R., Wood, E.M., Ewers, R.M. (2017): Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551: 187–191.

Piotrowski, J.S., Annis, S.L., Longcore, J.E. (2004): Physiology of *Batrachochytrium dendro-*

- batidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* 96: 9–15.
- Pizano, C., García, H. (2014): El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Pounds, J.A., Bustamante, M.R., Coloma, L.A., Consuegra, J.A., Fogden, M.P.L., Foster, P.N., La Marca, E., Masters, K.L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S.R., Sánchez-Azofeifa, G.A., Still, C.J., Young, B.E. (2006): Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439: 161–167.
- Relyea, R.A. (2011): Amphibians are not ready for Roundup®. Págs. 267–300. En: Elliott, J., Bishop, C., Morrissey, C. (Eds.), *Wildlife Ecotoxicology: Forensic Approaches. Emerging Topics in Ecotoxicology* 3. Springer, New York.
- Rosenblum, E.B., Poorten, T.J., Settles, M., Murdoch, G.K. (2012): Only skin deep: Shared genetic response to the deadly chytrid fungus in susceptible frog species. *Molecular Ecology* 21: 3110–3120.
- Rueda-Almonacid, J.V. (1999): Situación actual y problemática generada por la introducción de "Rana toro" a Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 367–393.
- Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D., Amézquita, A. (Eds.) (2004): Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- Rueda-Almonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vogt, R.C., Rhodin, A.G.J., de la Ossa-Velásquez, J., Rueda, J.N., Mittermeier, C.G. (2007): Las Tortugas y los Cocodrilianos de los Países Andinos del Trópico. Serie de guías tropicales de campo 6. Conservación Internacional y Editorial Panamericana, Bogotá.
- Rueda-Solano, L.A., Castellanos-Barliza, J. (2010): Herpetofauna de Nguanje, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 15: 195–206.
- Rueda-Solano, L.A., Flechas, S.V., Galvis-Aparicio, M., Rocha-Usuga, A.A., Rincón-Barón, E.J., Cuadrado-Peña, B., Franke-Ante, R. (2016): Epidemiological surveillance and amphibian assemblage status at the Estación Experimental de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Amphibia & Reptile Conservation* 10: 7–19.
- RUNAP. (2018): Registro Único de Áreas Protegidas de Colombia. <http://runap.parquesnacionales.gov.co/organizacion/40> [Revisado Octubre 2018].
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A., Cuevas-Reyes, P. (2005): Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477–485.
- Schloegel, L.M., Picco, A.M., Kilpatrick, A.M., Davies, A.J., Hyatt, A.D., Daszak, P. (2009): Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and *ranavirus* infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation* 142: 1420–1426.
- Seigel, R.A., Dodd, C.K. (2002): Translocations of amphibians: Proven management method or experimental technique? *Conservation Biology* 16: 552–554.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L., Waller, R.W. (2004): Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783–1786.
- Thurman, L.L., Garcia, T.S. (2017): Differential plasticity in response to simulated climate warming in a high-elevation amphibian assemblage. *Journal of Herpetology* 51: 232–239.
- Urbina-Cardona, J.N., Nori, J., Castro, F. (2011): Áreas vulnerables a la invasión actual y futura de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*: Ranidae) en Colombia: Estrategias propuestas para su manejo y control. *Biota Colombiana* 12: 23–34.
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco-Torres, A.

- (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 166-193. En: Pizano, C., García H. (Eds). El Bosque Seco Tropical de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Velásquez, T., Montes R.C., Bernal B.M. (2013): Efectos letales y subletales del glifosato (Roundup® Activo) en embriones de anuros colombianos. *Acta Biológica Colombiana* 18: 271-278.
- Voyles, J., Young, S., Berger, L., Campbell, C., Voyles, W.F., Dinodum, A., Cook, D., Webb, R., Alford, R.A., Skerratt, L.F., Speare, R. (2009): Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science* 326: 582-585.
- Waza (2005): Building a Future for Wildlife-The World Zoo and Aquarium Conservation Strategy. World Association of Zoos and Aquariums. Bern, Switzerland.
- Zippel, K., Buley, K., Gibson, R., Gillespie, G.R., Johnson, R., Lacy, R.C., Marantelli, G., Mendelson, J.R. (2008): On the role of *ex situ* management in the conservation of amphibians. Págs. 128-129. En: Stuart, S.N., Hoffman, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., and Young, B.E. (Eds). *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Zippel, K., Johnson, K., Gagliardo, R., Gibson, R., Mcfadden, M., Browne, R., Martinez, C., Townsend, E. (2011): The amphibian ark: A global community for *ex situ* conservation of amphibians. *Herpetology Conservation and Biology* 6: 340-352.



Podocnemis lewyana



CAPÍTULO X
**EDUCACIÓN
AMBIENTAL
COMUNITARIA**



Drymarchon melanurus



Daniel R. Castillo-Velandia

Grupo de Investigación de Biología (GRIB),
Programa de Biología, Universidad El Bosque,
Bogotá, Colombia.
Email: castillodanielricardo@gmail.com

Leonardo A. Padilla-Moreno

Grupo de Investigación de Biología (GRIB)
Universidad El Bosque, Maestría en Educación ambiental
Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales,
Bogotá, Colombia.
Email: padillaleonardom@gmail.co

Fernando Dueñas-Valderrama

Grupo de Investigación de Biología (GRIB),
Programa de Biología, Universidad El Bosque,
Bogotá, Colombia.
Email: duenasfernando@unbosque.edu.co

Clara Santafé-Millán

Grupo de Investigación de Biología (GRIB),
Programa de Biología, Universidad El Bosque,
Bogotá, Colombia.
Email: santafeclara@unbosque.edu.co

Víctor H. Rodríguez-Saavedra

Grupo de Investigación de Biología (GRIB),
Programa de Biología, Universidad El Bosque,
Bogotá, Colombia.
Email: vhrodriguez@unbosque.edu.co

Javier A. Muñoz-Avila

Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia,
Tunja, Colombia.
Email: javierandres.munoz@uptc.edu.co



RESUMEN

El presente capítulo integra la educación ambiental comunitaria como una estrategia de conservación de los anfibios y reptiles en el bosque seco tropical (bs-T) del norte de Colombia, partiendo de las problemáticas ambientales asociadas al desarrollo humano. Se evidencia la necesidad de enfocar los esfuerzos en desarrollar modelos que articulen y conlleven a acciones concretas de conocimiento y conservación. Es así, como a partir del contexto histórico legal y conceptual de la educación ambiental, se dan a conocer referentes y modelos pedagógicos, propuestas de investigación y estrategias a partir de experiencias vividas. El desarrollo de este capítulo se enfoca en mostrar las acciones de conservación que pueden replicarse en el contexto de los territorios de los departamentos del Cesar y Magdalena, en los cuales aún existen relictos de bs-T.

Palabras clave: Conservación, Desarrollo humano, Modelo pedagógico, Problemática ambiental.

Kinosternon scorpioides scorpioides



Oxybelis fulgidus



INTRODUCCIÓN

El continuo “desarrollo” de las comunidades humanas y la consecuente manifestación de desequilibrios ecológicos se han traducido en la pérdida de servicios ecosistémicos. Esta realidad invita a proponer estrategias, que desde la educación ambiental comunitaria (EAC), permitan fortalecer un puente entre el desarrollo humano y la conservación de los recursos naturales. De acuerdo a lo anterior, para alcanzar este objetivo, es pertinente involucrar estrategias innovadoras de transferencia de información y construcción de conocimiento social y comunitario. El modelo “Ciencia participativa”, aporta significativamente a la comprensión colectiva de los fenómenos que ocurren derivados de la interacción entre la dinámica de la comunidad y la dinámica de los ecosistemas en territorios particulares, posibilitando espacios importantes de reflexión, pensamiento crítico y finalmente, el diálogo con la naturaleza a partir de una visión prospectiva. Esto supone un impacto positivo en la posibilidad de que las comunidades puedan tomar decisiones que apalancen la sostenibilidad de los recursos naturales, en ecosistemas tan sensibles como el bosque seco tropical (bs-T) del norte de Colombia.

En este capítulo se recopila la información de lo que se conoce y se debe tener presente en la EAC, el aporte de la ciencia en la EAC, experiencias exitosas y fundamentos sugeridos para consolidar programas de EAC, y bases metodológicas para la divulgación de la diversidad presente en el bs-T. Finalmente, se dan algunas recomendaciones para una experiencia productiva de educación ambiental en el manejo de la herpetofauna en el bs-T del norte de Colombia.

LO QUE SE SABE Y SE DEBE RECORDAR DE LA EDUCACIÓN AMBIENTAL

A finales de los años sesenta en el siglo pasado, entidades y gobiernos de distintos países se preocuparon por el deterioro del ambiente y la destrucción de los recursos naturales. De esta preocupación surgen algunas medidas para mitigar dicho deterioro y destrucción, entre ellas el enfoque de la educación ambiental dentro de un concepto dinámico y totalizador. Durante esa misma década surge una propuesta educativa: "La educación ambiental", definida como un proceso mediante el cual, las personas deberían conocer y comprender las formas de interacción entre la cultura y la naturaleza, sus causas, consecuencias, y el porqué deberían actuar de manera armónica con el ambiente (Acuña & Gallego 1997). El Programa Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) define la educación ambiental, como una educación que prepara individuos de todas las edades y en todos los niveles en organización formal e informal, para que tomen conciencia y se interesen por el medio ambiente y sus problemáticas, a la vez que, trabajen a favor de la solución y prevención de problemas que surjan (Eschenhagen 2009).

En Colombia, se generan los primeros aportes hacia la educación ambiental con la creación y ejecución del Código Nacional de los Recursos Naturales en 1974 (posteriormente inmersa en la Constitución de Colombia de 1991), donde se establecen artículos basados en el derecho fundamental a un ambiente sano, destacando la gestión, la educación y los recursos naturales como ejes transversales para la sostenibilidad del territorio nacional. A partir de dicho soporte, se consolida el Sistema Nacional Ambiental con la Ley 99 de 1993 y finalmente, se fortalece la institucionalización de la Política

Nacional de Educación Ambiental y su incorporación efectiva en el desarrollo territorial mediante la Ley 1549 del 5 de julio de 2012.

Aunque es claro que la educación ambiental puede ser dirigida a cualquier tipo de población, según la Secretaría de Educación, los objetivos de la educación ambiental deben ser parte de los procesos de desarrollo y construcción de los proyectos ambientales escolares PRAE (Fig. 1). Según Acuña & Gallego (1997) es necesario que esos proyectos cumplan con ciertos objetivos y funcionen bajo fundamentos pedagógicos que favorecen el proceso de aprendizaje (Fig. 2). Por lo tanto, se debe comprender que, si se pretende generar planes de conservación de la herpetofauna en el bs-T del norte de Colombia, no se debe trabajar solamente en determinaciones taxonómicas, monitoreo y estudios ecológicos que amplíen el conocimiento de dichos organismos, sino que, es necesario complementar con la integración de las instituciones educativas presentes en la localidad o región y se oriente el diseño, ejecución y evaluación de los proyectos ambientales escolares, para así adecuar los recursos pedagógicos y didácticos al quehacer de la institución.

Teniendo en cuenta lo anterior, se daría transcendencia al trabajo de las instituciones educativas, sus proyectos ambientales escolares y a los realizados por investigadores. Si los proyectos escolares parten de proyectos que la comunidad y los investigadores vienen desarrollando para buscar solución a una problemática común, la institución educativa puede contribuir a formar personas conscientes, las cuáles incidan en un cambio de actitudes con referentes valorativos frente al entorno (Carrasco 1996).

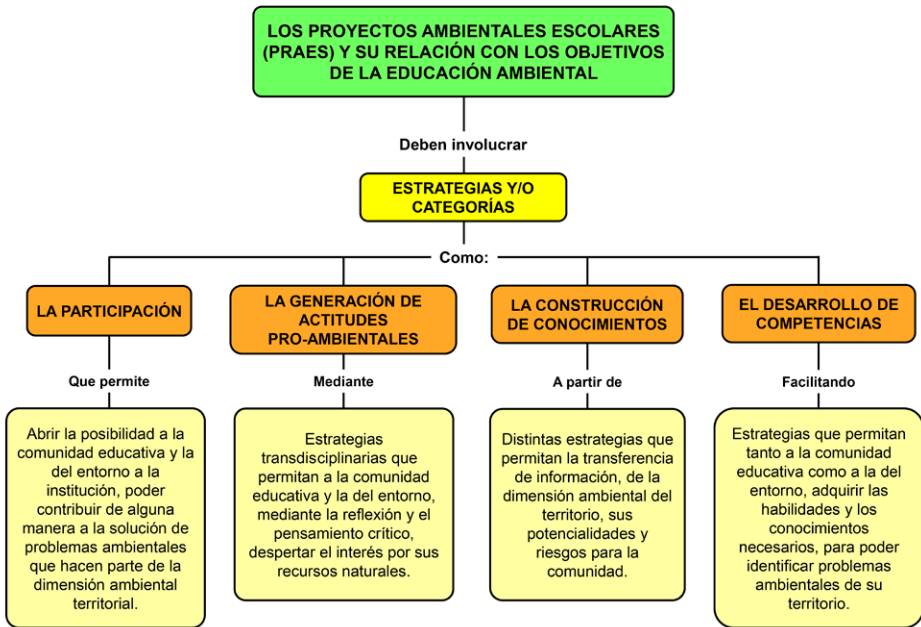


Figura 1. Categorías de los objetivos de la educación ambiental en los PRAES (modificado de Carrasco 1996).



Figura 2. Fundamentos pedagógicos de la educación ambiental impartida en los PRAE (modificado de Acuña & Gallego 1997).



Juvenil de *Basiliscus*



EL APOORTE DE LA CIENCIA EN LA EDUCACIÓN AMBIENTAL

Las ciencias naturales son un hito histórico invaluable para la humanidad, gracias a sus aportes al conocimiento de un entorno sistémico y por su papel determinante en la vida política, económica y social de las personas. Por estas razones, se han escrito varios referentes que describen desde la perspectiva histórica, el nacimiento de la conciencia científica, las academias que fomentaron el surgimiento de las ciencias y las sociedades dedicadas exclusivamente a su promoción. Por ejemplo, Navarro (1980), presenta testimonio de la revolución científica que se dio desde el siglo XVI y esboza que pese al fuerte fortalecimiento de las ciencias, estas tuvieron que luchar con dos frentes, el ejercicio de constituirse como disciplina y el de incluirse entre las enseñanzas de los programas escolares. Hoy en día, en pleno siglo XXI, disciplinas como la biología aún mantienen esta divergencia; esto debido al mismo rigor científico y la consolidación excesiva de los gremios, que han dejado de lado la divulgación del conocimiento hacia la comunidad "No Científica", es decir, no se fortalece el proceso de escolaridad.

Teniendo en cuenta el anterior planteamiento, ¿De qué sirve tener listados completos de las especies presentes en áreas determinadas, estudios filogenéticos asociados a cambios geográficos, estimaciones de la diversidad biológica para grupos taxonómicos y zonas puntuales, numerosos reportes de nuevas especies o análisis de variaciones moleculares de algún taxón, entre otros, si toda esta información



Boana pugnax

queda atrapada al interior de un gremio científico, el cual, solo representa el 0,1% del total de la población humana? ¿Realmente se está haciendo difusión del conocimiento ante los aproximadamente más de 6992 millones de seres humanos "no científicos"? (ONU 2015). Como científico se tiene la responsabilidad de ofrecer el conocimiento a través de estrategias que permitan que cada persona reconozca la importancia de la ciencia y la investigación, y trabaje en pro de la conservación y uso sostenible de los recursos biológicos. En otras palabras, ¡Hay que hacer educación ambiental!

FUNDAMENTOS PARA CONSOLIDAR PROGRAMAS DE EDUCACIÓN AMBIENTAL CON ÉNFASIS EN LO TERRITORIAL

Existen fundamentos metodológicos y pedagógicos para la construcción de herramientas que permiten la implementación de programas de educación ambiental en un contexto determinado. La evaluación y análisis de resultados se sugiere a partir de tres fases aplicables a estudios exploratorios de carácter cualitativo (Huberman 1994), con la correspondiente categorización y organización de los datos en representaciones gráficas que revelen indicadores de estado real (Fig. 3). Un ejemplo de este último punto son las gráficas tipo radar (Fig. 4), que funcionan como una herramienta útil para mostrar visualmente los espacios entre el estado actual y el estado ideal, o los cambios entre fortalezas y debilidades.

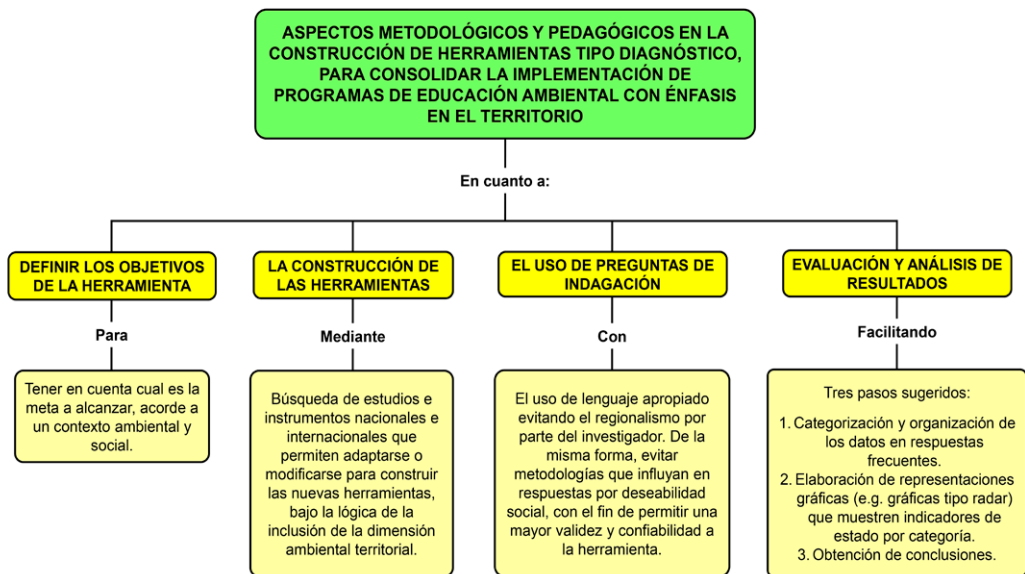


Figura 3. Metodología para la construcción de herramientas diagnósticas, para la consolidación de programas de educación ambiental con énfasis en lo territorial.

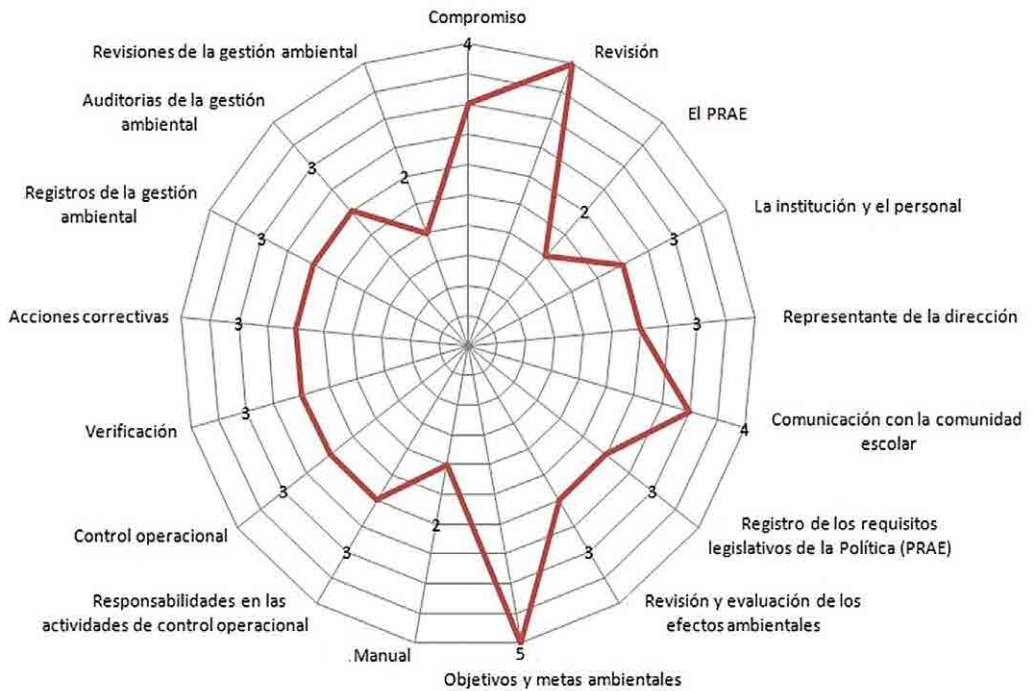


Figura 4. Gráfica radar donde se observa el estado real de cada categoría obtenida a partir de un instrumento que diagnóstica los procesos de gestión que aportan a la inclusión de la dimensión ambiental en los Proyectos Educativos Institucionales (PEI) de colegios rurales. Su sistema de medición se basa en la escala de cero a cinco, entre más cercano a cinco mayor claridad hay respecto a la categoría evaluada (Padilla 2010).

En el ámbito educativo ha surgido la imperiosa necesidad de abarcar temas que antes no formaban parte del currículum, ni transversal ni longitudinalmente. Dentro de este contexto, la educación ambiental está asentada en una posición privilegiada, a la vista de todo el mundo y esperan que ese mundo, ponga los medios para desarrollarla de una manera seria y profesional (Martínez 2002). La educación ambiental implica la consideración de una nueva visión para sustituir y revisar las concepciones humanas en relación con el ambiente, así como también, las creencias que han influido sobre ellas. Es así que, la educación ambiental se sitúa en el marco de una nueva visión denominada ambientalista y que se basa en lo ético y lo científico. La educación ambiental debe orientarse en el proceso de enseñanza-aprendizaje para alcanzar una visión completa y comprometida de la realidad, es decir, "Educar para una nueva forma operativa entre la realidad y el medio ambiente" (Novo 1995).

Parte de las más recientes estrategias que se han planteado desde la perspectiva que une la investigación con la educación, se consolidaron en el primer encuentro de "Ciencia Participativa sobre biodiversidad" realizado en noviembre de 2016 en Bogotá, Colombia (Soacha-Godoy & Gómez 2016). Este evento permitió abrir el diálogo y generar sinergias entre las iniciativas que involucran activamente a la

comunidad en la construcción de conocimiento. De ahí, surgió un nuevo concepto que se relaciona con la educación ambiental y en donde se definen una serie de planteamientos que motivan a reconocer, conectar y actuar en un ejercicio abierto y dinámico, que permite que los procesos científicos se transformen en prácticas que involucran a la comunidad (entiéndase como los no científicos) y la orientan hacia la comprensión de la biodiversidad, aportando a la solución de problemas sociales.

Se habla de la educación ambiental como dinamizadora en la búsqueda de soluciones a los problemas de desarrollo y sostenibilidad, y surge la ciencia participativa como base de inclusión de la sociedad civil en los procesos de investigación sobre biodiversidad. La ciencia participativa hace posible la construcción de conocimiento a través del encuentro de saberes científicos, empíricos y ancestrales, para la solución de problemas que permitan el bienestar de las comunidades y su territorio. Además, la ciencia participativa abre canales para dialogar y resolver problemas integrando varias perspectivas, construye una ciencia socialmente válida que incide en la toma de decisiones para la gestión sostenible de la biodiversidad, crea puentes entre actores y aumenta la capacidad de colaboración para resolver preocupaciones comunes (Soacha-Godoy & Gómez 2016).

Se sugiere diversificar abierta y dinámicamente la ciencia participativa y acogerla dentro de toda clase de proyectos que involucren la biodiversidad, especialmente aquella que aún persiste en remanentes de hábitat nativo, por ejemplo, los anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia; sin embargo, para que este ejercicio se cumpla e impacte, es importante implementar una estrategia de participación que: 1) se base en el diálogo de saberes entre diversos intereses, miradas, conocimientos, cultura y formas de vida; 2) reconozca que los involucrados (científicos, comunidad, organizaciones) son conocedores del bs-T y participan en la construcción de la realidad (i.e. aportan y aprenden continuamente); 3) promueva procesos de gestión justos, sostenibles y concertados para el beneficio del ecosistema y la comunidad que lo habita; 4) transforme las prácticas de investigación y consolide procesos que contribuyan a la vida digna; 5) se oriente a solucionar problemas socio-ecológicos que se den en el bs-T y se trabaje por el bienestar de las comunidades y los territorios del norte de Colombia; 6) reúna los esfuerzos de colaboración y los traduzca en beneficios como la recolección de datos e información disponible de los anfibios y reptiles, como un medio y no un fin; 7) haga posible el fortalecimiento de las capacidades de planificación y manejo de las organizaciones; 8) contribuya a consolidar modelos de gobernanza comunitaria de territorios biodiversos; y 9) haga un llamado a la apertura de la ciencia, a través de canales de comunicación que valoren la experiencia y generen puentes de colaboración.



Phyllomedusa venusta

HACIENDO SINERGIA ENTRE LA CIENCIA Y LA EDUCACIÓN AMBIENTAL, RESUMEN DE EXPERIENCIAS EXITOSAS

Es importante la generación e implementación de espacios destinados para la pedagogía ambiental que permitan un alto grado de comprensión para cualquier tipo de persona y que brinden la oportunidad de conocer y proteger los recursos naturales de la nación, enfocándose en la utilización del recurso cultural y biológico de cada región. También es necesario crear espacios que aporten a procesos de investigación productiva, gestión ambiental, mejoramiento de la calidad de vida, entre otros. Todo lo anterior, enmarcado dentro del desarrollo sostenible y que

simultáneamente permita la difusión del valor de la conservación y una asertiva sensibilización ambiental, bajo la premisa de las experiencias educativas en los ejercicios que involucran la biodiversidad. A continuación, se presentan algunas experiencias exitosas con la herpetofauna del país.

Divulgación de información

Como una de las estrategias para mantener, expresar y divulgar el conocimiento de los proyectos de investigación llevados a cabo en áreas con bs-T de

los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia, existe la cartilla de educación ambiental "Tortugas Tapaculo y Morrocoy: Amigas para conocer y conservar" (Fig. 5). La cartilla recopila de manera práctica y dinámica el aprendizaje a

partir de la participación de escolares, baquianos y personas del común. Su objetivo principal es resaltar la importancia de la conservación de dos especies de tortugas: Tapaculo (*Kinosternon scorpioides*) y Morrocoy (*Chelonoidis carbonarius*).



Figura 5. Imágenes de cartilla de educación ambiental desarrollada con las experiencias, socializaciones y capacitaciones impartidas a comunidades en los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia, en el marco del proyecto desarrollado por la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y Ecopetrol (Convenio 5211740)

La historia es narrada por dos tortugas (Tapaculín y Morrocoyito) que representan a las especies *Kinosternon scorpioides* y *Chelonoidis carbonaria*, respectivamente. Ellas enseñan sobre sus principales

características morfológicas y la importancia de ayudar en su conservación. De igual manera, Tapaculín y Morrocoyito nos hablan de su distribución, hábitats para su reproducción y alimentación, potenciales

amenazas naturales (i.e. el zorro *Cerdocyon thous*, el gavilán Caracara *Caracara cheriway*) y generadas por el hombre (e.g. comercio y uso como mascota); además, nos mencionan otras especies de animales que indirectamente son protegidas a través de programas implementados para su conservación. Finalmente, en la cartilla se motiva a consultar bibliografía especializada para aquellas personas inquietas en el conocimiento, generando curiosidad en el aprendizaje en la comunidad local.

Bioramas para investigación y sensibilización

Algunos proyectos de investigación requieren del uso y manejo de colecciones vivas, en donde se requiere la simulación de hábitats naturales denominados "Bioramas" y que albergan diferentes especies (Dueñas & Dueñas 2017).

Estos espacios no solo han permitido desarrollar investigaciones *ex situ* (e.g. reproducción, seguimiento nutricional y análisis etológico de boas y tortugas), sino que han promovido exitosos procesos educativos de sensibilización a comunidades escolarizadas y no escolarizadas (Fig. 6). Además, estos procesos educativos se han logrado partiendo de experiencias que siguen los planteamientos teóricos descritos desde finales del siglo pasado (Tarín 1982; Wallon & Palacios 1987; Jiménez & Aragonés 1991; Katz 2004; Padilla 2012), promoviendo cambios en actitudes y valores de los participantes frente al manejo del entorno, resaltando la diversidad biológica colombiana y comprendiendo los problemas asociados al tráfico ilegal de las especies silvestres.

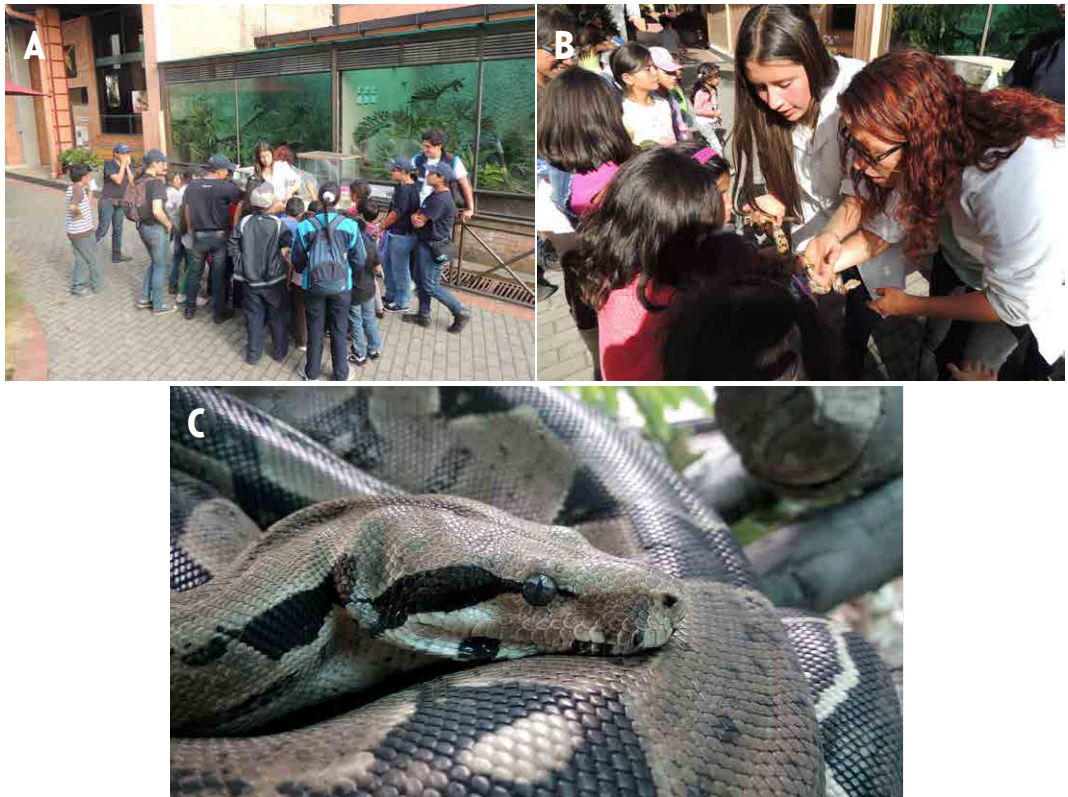


Figura 6. Actividades de sensibilización ambiental con anfibios y reptiles presentes en áreas de simulación ambiental (Bioramas) del programa de Biología de la Universidad El Bosque, Bogotá, Colombia (A, B). *Boa constrictor* adulta en un ambiente *ex situ* (C). Como resultado de estas actividades, los miembros de las comunidades locales identifican características morfológicas y etológicas básicas de las especies, ensamblándolas con las funciones de cada una dentro de un ecosistema y la importancia de su conservación.

Pequeños científicos

Este programa promueve una relación directa entre el estudiante universitario y los niños que se proyectan como el futuro de nuestra sociedad (Padilla 2014). Para esto, se han generado espacios de pedagogía ambiental en donde los estudiantes universitarios difunden el valor de la conservación de los recursos naturales de la nación y así, trabajan por generar una conciencia colectiva de lo importante que es conservar la biodiversidad colombiana. El proyecto está diseñado para integrar el previo conocimiento escolar y realizar actividades con una conveniencia académica, es por esta razón, que el orden de las temáticas y de cada una

de las actividades se realiza en común acuerdo. Este programa ha atendido hasta la fecha más de 9000 niños provenientes de diferentes regiones de Colombia (Andina, Pacífico, Caribe y Orinoquía), mediante enlaces con cajas de compensación, fundaciones, organizaciones o entidades universitarias. A través de esta experiencia, los participantes adquieren un grado de sensibilidad frente a colecciones herpetológicas provenientes de los bosques secos del Magdalena y otras zonas del país. De esta forma, se fortalece el conocimiento de los participantes en términos de características e importancia de los anfibios y reptiles en el ecosistema (Fig. 7).



Figura 7. Participantes de la región Andina en el programa "Pequeños Científicos" de la Universidad El Bosque, aprendiendo sobre el ciclo de vida de anuros con colecciones provenientes de la región Caribe (A). Participantes del programa "Pequeños Científicos" haciendo una práctica en técnicas de campo (B). Modelos artificiales en tres dimensiones, para la identificación de la anatomía y fisiología de iguanas del Caribe colombiano (C).



Craugastor metriosistus

Guardianes de anuros

Este es un programa pedagógico, diseñado para niños de preescolar hasta quinto elemental, en el que, a través de juegos y actividades lúdicas, se enseña a reconocer, identificar y cuidar a las ranas y sapos (Anuros) que se encuentran en el ecosistema de bs-T (Fig. 8). La metodología consiste en visitar colegios y escuelas presentes en los lugares donde los científicos realizan sus investigaciones y posteriormente, socializan sus trabajos, perspectivas y resultados.



Figura 8. Fotografías correspondientes al programa pedagógico "Guardianes de anuros" en el Cabo de la Vela, La Guajira, Colombia (A) y en la vereda "El Trompito", zona de amortiguación al PNN Tayrona, Caribe de Colombia (B).

Un bosque para la escuela

Programa basado en la adopción de escuelas como centros piloto para planes de educación ambiental, gestión ambiental, salud preventiva y mejoras de la calidad educativa. A través de este programa se ha hecho un acercamiento y reconocimiento conjunto de los aspectos potenciales del recurso biológico y humano del bs-T en el norte de Colombia, permitiendo el desarrollo de actividades de investigación conjunta, divulgación y sensibilización. Lo anterior, se ha apoyado en cursos de capacitación y de intercambio de conocimiento dirigido a estudiantes escolares, jóvenes y líderes comunitarios. A partir de este programa se gestan cartillas, plegables y cuadernillos de educación ambiental producto de los resultados obtenidos en investigaciones articuladas (Fig. 9); además, se aporta con un producto tangible que permite anclar la investigación a elementos de utilidad para la comunidad. Este material se sugiere sea trabajado en conjunto con la comunidad antes de divulgarlo.



Figura 9. Material educativo para divulgar el conocimiento en anfibios y reptiles dentro del programa "Un bosque para la escuela" desarrollado por el programa de Biología de la Universidad El Bosque en la región de Caribe de Colombia.

Museo en tu colegio

Cuando a los estudiantes no les es posible asistir a instituciones o museos de ciencias, se propone que el museo lo hace por ellos; "Si la montaña no viene a Mahoma, Mahoma va a la montaña". A través de este programa se ha desarrollado educación ambiental que se perfila hacia diferentes casos o temáticas que son simuladas según los Proyectos Educativos Institucionales (PEI) de cada colegio. Al respecto, se han realizado eventos (Fig. 10) donde la herpetofauna es la protagonista y por medio de las colecciones de museos de ciencias, los estudiantes viven una experiencia llena de "sangre fría". Los escenarios se adecúan de acuerdo las instalaciones de los colegios y de esta forma, se educa y ayuda a perder el miedo que muchos tienen a sapos, lagartos, serpientes y cocodrilos. Con este tipo de actividad también se enseña la importancia de no patrocinar el tráfico de especies silvestres, problemática que ha generado fuertes impactos en la diversidad herpetológica del bs-T en el norte de Colombia.



Figura 10. Programa "Museo en tu colegio" realizado por el Museo de Ciencias de la Universidad El Bosque bajo la temática "Reptiles y Anfibios"

Títeres ecológicos: el cazador de serpientes

El tráfico de especies silvestres y otra serie de problemáticas ambientales son abordadas por un excelente reparto de títeres, quienes han recorrido el país cautivando a grandes y chicos con sus historias de perfil ambiental. Es así como, entre sus diversas obras, sobresale la del cazador de serpientes, donde varios personajes de nuestra diversidad biológica y cultural, intervienen junto con el público espectador, para evitar que “El Cazador” siga atrapando serpientes y las mate para vender su piel (Fig. 11). Estos títeres, que cuentan con la validación del Instituto Amazónico de Investigaciones científicas (SINCHI) y el Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (PNNC), han superado los 25.000 espectadores durante sus más de 10 años de constante espectáculo. Luego de cada obra de títeres, debe ser medido el impacto y el alcance a través de herramientas cualitativas de evaluación (Huberman 1994), que demuestren los cambios logrados en el pensamiento de los niños y su incremento de conocimiento en el cuidado de la diversidad colombiana. Con base en dichas mediciones se reconoce que esta estrategia de educación ambiental ha tenido un fuerte impacto social.

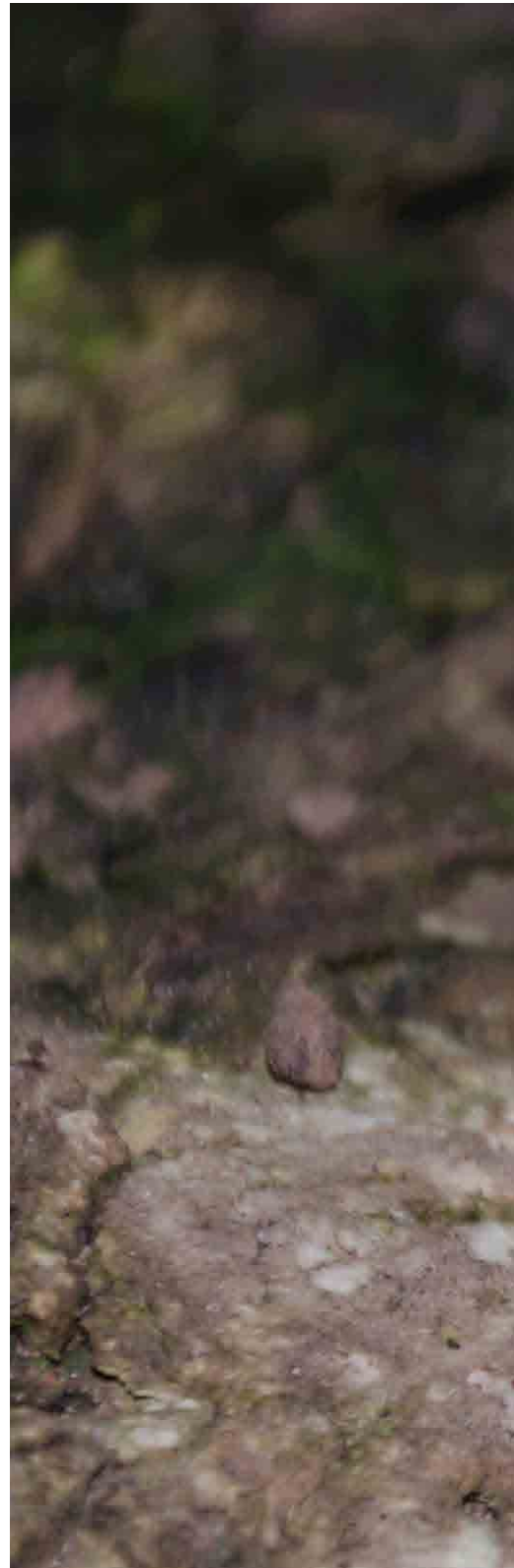


Figura 11. Títeres ecológicos presentados en el Centro de documentación del PNNC de la localidad de Usaquén, Bogotá (A); Municipio de Leticia, departamento del Amazonas (evento liderado por el SINCHI) (B, C, D); municipio de San José del Guaviare, departamento del Guaviare, Colombia.

CORRIENTES DE EDUCACIÓN AMBIENTAL: BASE METODOLÓGICA PARA LA DIVULGACIÓN DE LA HERPETOFAUNA

En Colombia, a razón de las problemáticas ambientales de tendencia global, se han incrementado estrategias de educación ambiental ejecutadas en diferentes contextos sociales y económicos; sin embargo, no todas tienen el impacto y alcance que se espera. Por tal motivo, es importante que se involucren estrategias educativas que hagan parte de las investigaciones que se adelantan, por ejemplo, con herpetofauna de bs-T en el norte de Colombia, y que incorporen corrientes de educación ambiental, acordes a una matriz de necesidades de contexto socioambiental. Esto es particularmente importante si se tiene en cuenta que gran parte de las áreas rurales, por ejemplo en los departamentos del Magdalena y Cesar, se encuentran habitadas por población campesina e indígena (Arhuaco, Kogui, Wiwa, Yoko, Chimila y Kankuamo; DANE 2010), lo que precisa la necesidad de hacer un análisis de contexto, previo a la ejecución de cualquier tipo de programa de educación ambiental.

Una de las estrategias de aprehensión de las diversas posibilidades teóricas y prácticas en el campo de la educación ambiental consiste en elaborar un mapa de este "territorio pedagógico". Se trata de reagrupar proposiciones semejantes en categorías, de caracterizar cada una de estas y de distinguirlas entre ellas, poniéndolas al mismo tiempo en relación, ya sea por sus divergencias, puntos comunes, oposición y/o complementariedad (Sauvé 2004). A continuación se propone un marco orientador para la construcción de un programa de Educación Ambiental Comunitaria (EAC) teniendo en cuenta los aportes de Sauvé (2004). Dentro de este marco orientador se describen varias de las corrientes que deben ser tenidas en cuenta como referente para la construcción y puesta en marcha de programas de EAC tras un análisis de contexto socioambiental (Tabla 1). Cada corriente es presentada en función de la concepción dominante del ambiente, la intención central de la educación ambiental y los enfoques privilegiados.





Pleurodema brachyops

Tabla 1. Descripción general de las corrientes de la educación ambiental (modificado de Sauvé 2004)

CORRIENTES	CONCEPCIÓN DOMINANTE DEL MEDIO AMBIENTE (DEL GRUPO FOCAL)	¿CUÁL DEBE SER LA INTENCIÓN CENTRAL DE LA EDUCACIÓN AMBIENTAL?	EL ENFOQUE "IDEAS PARA APLICAR"
NATURALISTA	Reconocen el valor intrínseco de la naturaleza.	Centrada en la relación Hombre Naturaleza.	Cognitivo: aprender de las cosas sobre la naturaleza. Experiencial: vivir en la naturaleza y aprender de ella. Relacionada con la creatividad humana.
CONSERVACIONISTA (RECURSISTA)	Reconocen el valor de la naturaleza como patrimonio genético.	Centrada en la "conservación" de los recursos en calidad y cantidad.	Educación para la conservación y el consumo: educación comunitaria donde los recursos son escasos.
RESOLUTIVA	Reconocen el medio ambiente como un conjunto de problemas.	Informar a la gente sobre los problemas y desarrollar habilidades para solucionarlos.	Se asocia a la conservación, en términos de modificación de comportamientos involucrando proyectos colectivos.
CIENTÍFICA	Reconocen el ambiente como objeto de conocimiento.	Asociada al desarrollo de conocimientos y habilidades relativas a las ciencias del medio ambiente. Este es un campo de investigación interdisciplinario y transdisciplinario.	Enfoque cognitivo: el medio ambiente es objeto de conocimiento para generar acciones apropiadas.
HUMANISTA	Reconocen el ambiente como un medio de vida con sus dimensiones culturales, políticas, económicas y estéticas. Cruce entre naturaleza y cultura.	Articular el ambiente con la cultura.	Enfoque cognitivo que articule lo sensorial, la sensibilidad afectiva y la creatividad.
MORAL /ÉTICO	El fundamento de la relación con el ambiente es de orden ético.	Desarrollo de valores ambientales y de una "moral" ambiental, desarrollo de competencias "éticas", construcción de un propio sistema de valores.	Análisis de corrientes éticas como: antropocentrismo, biocentrismo, sociocentrismo, ecocentrismo etc.

CORRIENTES	CONCEPCIÓN DOMINANTE DEL MEDIO AMBIENTE (DEL GRUPO FOCAL)	¿CUÁL DEBE SER LA INTENCIÓN CENTRAL DE LA EDUCACIÓN AMBIENTAL?	EL ENFOQUE "IDEAS PARA APLICAR"
HOLÍSTICA	Reconocen el ambiente desde múltiples dimensiones de realidades socioambientales junto con las dimensiones de la persona (globalidad y complejidad).	Desarrollo global de la persona en relación a su medio ambiente (psicopedagógico).	Enfoque exclusivo, analítico y racional de realidades ambientales.
BIOREGIONALISTA	Reconoce el ambiente como espacio geográfico definido más por sus características naturales que por sus fronteras políticas. Ambiente como un sistema natural y social.	Desarrollo de una relación preferente con el medio local o regional, desarrollar el sentido de pertenencia por la región con un fin de valorización del medio.	Enfoque participativo comunitario.
CRÍTICA SOCIAL	Ambiente integrador de dinámicas sociales que se encuentran en la base de las realidades y problemáticas ambientales.	Invitar a los participantes a entrar en un proceso de investigación con respecto a sus propias actividades de educación ambiental, realizando análisis de situaciones, posiciones argumentos y acciones de protagonistas ante una situación.	Enfoque participativo.
ETNOGRÁFICA	Tiene en cuenta el carácter cultural de la relación con el medio ambiente.	Toma como referencia la cultura de las poblaciones o comunidades implicadas. Inspiración en las pedagogías de diferentes culturas que tienen relación con el medio ambiente.	Adopta diversos enfoques y estrategias de educación de poblaciones autóctonas.
SOSTENIBILIDAD/ SUSTENTABILIDAD	Importancia de la conservación y uso racional de los recursos debido a que son la fuente para el desarrollo económico y humano. "Los recursos deben ser suficientes para todos y para el mañana".	El servicio hacia el desarrollo sostenible. Educación para el consumo sustentable con el objetivo de transformar modos de producción y consumo.	Algunos afirman que está limitada a un enfoque naturalista. Corriente desarrollista enfocada a la sustentabilidad.

RECOMENDACIONES PARA UNA PRODUCTIVA EXPERIENCIA DE EDUCACIÓN AMBIENTAL EN ANFIBIOS Y REPTILES



Thamnodynastes paraguanae



Las siguientes recomendaciones se perfilan como un elemento de apoyo y orientación a los interesados en hacer educación ambiental, transfiriendo a comunidades escolarizadas y no escolarizadas el conocimiento de la diversidad de anfibios y reptiles en bs-T.

1. Es importante dirigir acciones que involucren procesos de sensibilización ambiental; es decir, que se orienten específicamente a que las personas tomen conciencia de los problemas ambientales y modifiquen sus comportamientos. Esto promoverá también en ellos una responsabilidad ambiental y motivación a participar activamente en la protección de los recursos naturales de una manera práctica, sencilla y accesible a la vida diaria (Echagüe et al. 2009).

2. Ser buenos comunicadores a partir de la expresión oral. Desde la perspectiva de emisores o de receptores, consiste en desarrollar una competencia que suponga un dominio de las habilidades comunicativas de lenguaje integrado oral.

3. La calidez en la interacción y la simpatía, son condiciones muy positivas para el éxito comunicativo (Ramírez 2002). Resulta relevante la puesta en escena, la distancia entre los interlocutores, la vestimenta, los movimientos, posturas, miradas, gestos y todas las iniciativas comunicativas que favorezcan el intercambio mediante la generación de un clima de interacción comunicativa grata y eficaz.

4. La expresión corporal como encuentro de la persona con su propio cuerpo, utilizando múltiples recursos a su alcance para lograr una mayor conciencia. Todo se basa en el movimiento visible o interior, el gesto y la actitud que nace de sensaciones, sentimientos e ideas colectivas o individuales. La expresión corporal está apoyada en estímulos sonoros o en el silencio, que facilitan la comunicación y la creatividad humana; es una actividad artística, educativa, grupal y metodológica (Katz 2004).

5. A través de escenarios naturales simulados y actividades conexas para la generación de impactos



Mastigodryas pleii

perceptivos, se puede dar paso a la interpretación y apropiación del saber (Sauvé 2004). Esto se logra a través de la utilización del espacio (e.g. transformación del aula en un ambiente relacionado con los bosques secos), la ubicación de objetos (e.g. animales disecados, fotografías, mudas de piel, fragmentos óseos, o cualquier otro elemento de apoyo), el uso de herramientas visuales y estímulos sensoriales que cautiven la atención de los participantes (e.g. oscurecer el área de trabajo, garantizar que tengan contacto con hojarasca, manejo de luces, aromas y sonidos relacionados con el bs-T y la herpetofauna) y la información suministrada acerca de todo el conjunto (Dueñas 2004).

6. La presentación no debe ser mayor de tres minutos y en ella se deja clara la razón del encuentro y experiencia. Posteriormente, se dejan claros los objetivos y la importancia para su formación.

7. Se hace un reconocimiento previo de los participantes; de no hacerlo, en el momento del ejercicio se debe distinguir a los participantes. Siempre se pregunta su identidad y procedencia.

Lo anterior, permite un acercamiento que abre las puertas para expresar ampliamente el tema de interés.

8. El factor sorpresa es importante. Si en la experiencia se planea con la ayuda de colecciones biológicas y/o elementos relacionados con la herpetofauna del bs-T, dichos elementos se mantienen cubiertos, lo cual, despierta la curiosidad de los participantes. Otra alternativa es formar parejas y vendar los ojos a una de las personas que la conforman.

9. La estrategia de educación ambiental se basa en la interacción de los participantes con el material, las colecciones y los modelos alusivos a la diversidad del área geográfica recreada; sin embargo, es solo el investigador quien tendrá la capacidad y creatividad para usar el escenario con el ánimo de sensibilizar y lograr que sus participantes tengan una experiencia positiva e impactante.

10. No quedarse en el "activismo", la experiencia debe medirse a través de indicadores que permitan valorar la efectividad, impacto y alcances del ejercicio educativo cumpliendo los modelos presentados en las figuras 12 y 13.

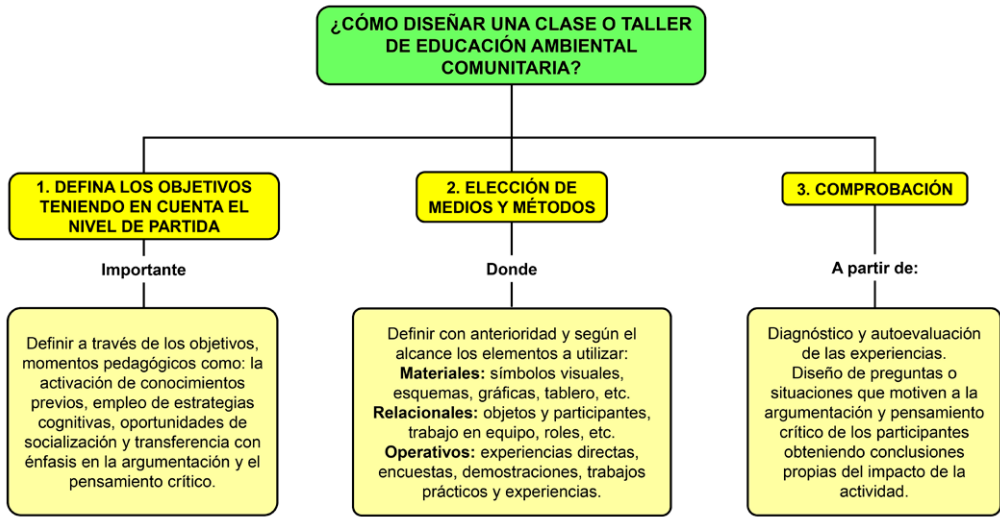


Figura 12. Modelo para el diseño y preparación de un taller (modificado de Tarín 1982; Padilla 2012).

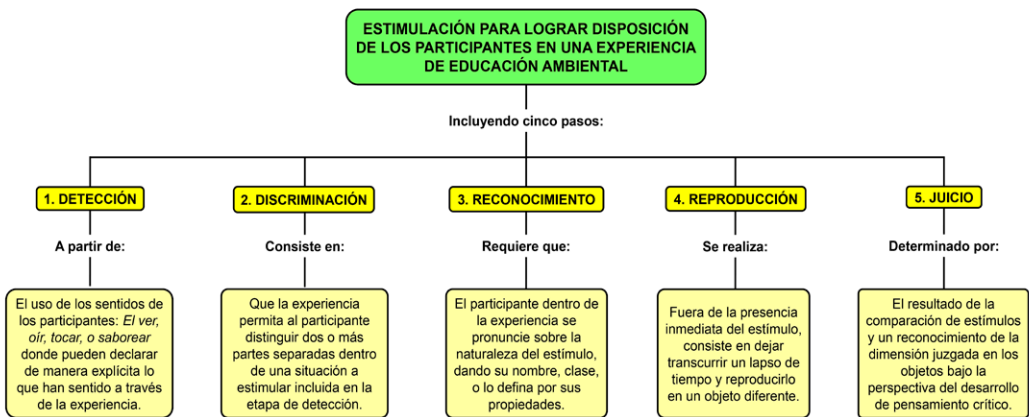


Figura 13. Estimulación para lograr la disposición de los participantes en experiencias de EAC (modificado de Jiménez & Aragonés 1991).



Thecadactylus rapicauda

REFERENCIAS

- Acuña, I.T., Gallego, L.E. (1997): Proyectos Ambientales Escolares: Estrategia para la Formación Ambiental. Magisterio de Colombia, Bogotá.
- Carrasco, M. (1996): La dimensión ambiental: Un reto para la educación de la nueva sociedad. Ministerio de Educación Nacional. Bogotá:17-20.
- DANE (2010): La Visibilización Estadística de los Grupos Étnicos Colombianos. Departamento Administrativo Nacional de Estadística. Imprenta Nacional, Bogotá.
- Dueñas, F.V. (2004): Análisis de una experiencia pedagógica de sensibilización y divulgación de la Biodiversidad Colombiana. Tesis de Pregrado Programa de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Dueñas, D.S., Dueñas, F.V. (2017): Ciclo de Vida de *Boa constrictor* en condiciones controladas. Reproducción, Nacimiento y Desarrollo. Editorial Academia Española, España.
- Echagüe, G., Torrego, A., Seoane, M. (2009): Informe CONAMA 9, el reto es actuar. IX Congreso nacional del medio ambiente. Cumbre del desarrollo sostenible, Madrid.
- Eschenhagen, M.L. (2009): La Educación Ambiental Superior en América Latina: Retos Epistemológicos y Curriculares. Bogotá: ECODE, U.D.C.A, Red Colombiana de Formación Ambiental. Ediciones Ltda., Digiprint Editores E.U.
- Huberman, M. (1994): Metodología Cualitativa y Técnicas de Recogida y Análisis de Información. Ediciones Aljibes, España.
- Jiménez, B.F., Aragonés, J.I. (1991): Introducción a la Psicología Ambiental. 3a. edición. Alianza Editorial.
- Katz, R. (2004): Crecer Jugando. PAD (Programa de apoyo a docente): Quito, Ecuador: Santillana.
- Martínez, E. (2002): Interpelación Ambiental: una herramienta para la educación. Padres y Maestros/Journal of Parents and Teachers 268: 10-13.
- Navarro, V.B. (1983): La historia de las ciencias y la enseñanza. Enseñanza de las Ciencias 1: 50-54.
- Novo, M. (1995): La Educación Ambiental: Bases Éticas, Conceptuales y Metodológicas. Madrid Universitaria S.A., España.
- ONU. (2015): Informe de la UNESCO sobre la ciencia: hacia 2030 hechos y cifras. Unesco Science Report.
- Padilla-Moreno, L. (2010): Inclusión de la dimensión ambiental en los currículos escolares y su relación con la construcción y desarrollo de los PRAES. Tesis de Pregrado Programa de Biología, Universidad El Bosque, Bogotá, Colombia.
- Padilla-Moreno, L. (2014): ¿Por qué somos privilegiados? Estrategias de Divulgación de la Diversidad Colombiana. Bioikos. 2 tha edición. Universidad El Bosque, Bogotá, Colombia.
- Padilla-Moreno, L., Castillo-Velandia, D. (2012): Consolidación de estrategias pedagógicas de sensibilización en un taller de educación ambiental articulado al programa "Colombia y sus recursos" del Museo de Ciencias de la Universidad El Bosque. Tesis de Especialización en Docencia Universitaria, Universidad El Bosque, Bogotá, Colombia.
- Ramírez, J.M. (2002): La expresión oral. Contextos educativos 5: 57- 72.

Sauvé, L. (2004): Una cartografía de corrientes en educación ambiental. Cátedra de Investigación de Canadá en Educación Ambiental. En: Sato, M., Carvalho, I. (Eds). La investigación en Educación Ambiental. Université du Québec à Montréal.

Soacha-Godoy, K., Gómez, N. (2016): Reconocer, conectar y actuar: porque la ciencia la

hacemos todos. Memorias del primer encuentro de ciencia participativa sobre biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Tarín, L. (1982): NTP 16: Modelo para el diseño y preparación de una clase. Ministerio



Gymnophthalmus speciosus

de trabajo y asuntos sociales de España:
Consultado el 11 de marzo de 2018 [http://
www.insht.es/InshtWeb/Contenidos/
Documentacion/FichasTecnicas/NTP/
Ficheros/001a100/ntp_016.pdf](http://www.insht.es/InshtWeb/Contenidos/Documentacion/FichasTecnicas/NTP/Ficheros/001a100/ntp_016.pdf)

Wallon, H., Palacios, J.G. (1987): *Psicología y Educación del Niño. Una Comprensión Dialéctica del Desarrollo y la Educación Infantil*. Visor Libros, Madrid, España.





Tretioscincus bifasciatus



CAPÍTULO XI
CASO DE ESTUDIO:
RESTAURACIÓN DEL HÁBITAT
DE LA TORTUGA MONTAÑERA
Mesoclemmys dahli



Mesoclemmys dahli



Luis Fernando Prado-Castillo

Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, UPTC
Wildlife Conservation Society, WCS Colombia
Email: luisfernandopradoCastillo@gmail.com

Germán Forero-Medina

Wildlife Conservation Society, WCS Colombia,
Turtle Survival Alliance
Email: gforero@wcs.org

Rubén Darío Palacio

Fundación Ecotonos.
Email: rubend46@gmail.com

Alex Sabogal-González

Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio),
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, UPTC
Wildlife Conservation Society, WCS Colombia
Email: asabogalg@unal.edu.co





Mesoclemmys dahli

RESUMEN

La tortuga montañera *Mesoclemmys dahli* es endémica del bosque seco tropical (bs-T) al norte de Colombia y está considerada como una especie en peligro crítico de extinción según la UICN, debido principalmente a la transformación antropogénica de su hábitat. Es así que, entre 2014 y 2017, se promovieron iniciativas locales para la conservación de poblaciones de esta especie en cañadas que drenan hacia el complejo cenagoso de la Zapatosa, municipio de Chimichagua, departamento del Cesar, norte de Colombia. En síntesis, los acuerdos de conservación logrados con las comunidades locales incentivaron avanzar en la restauración ecológica de 45 hectáreas de bosque ripario, principal fuente de agua de las comunidades y hábitat de la tortuga. Esto se logró mediante, el control de factores tensionantes en rondas hídricas, el establecimiento de más de 3700 propágulos de especies nativas forestales y amenazadas, la rehabilitación de áreas productivas degradadas, la transferencia de conocimientos en sistemas productivos sostenibles, el registro del conocimiento local sobre la ecología de la especie *M. dahli*, y finalmente, el fomento de la gobernanza para la conservación.

Palabras clave: Bosque ripario, Conservación, Hábitat, Peligro crítico, Tortuga montañera.

INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical (bs-T) es considerado uno de los ecosistemas más amenazados del neotrópico (Janzen 1988). Diversos impulsores de transformación, principalmente la ampliación de la frontera agropecuaria, son citados como causantes de su degradación (Miles et al. 2006; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008). Además, el bs-T en Colombia es uno de los ecosistemas que menos se conoce y con menor representatividad en el sistema de áreas naturales protegidas (Álvarez et al. 1997; Forero-Medina et al. 2010; Pizano & García 2014).

En el municipio de Chimichagua, departamento del Cesar, norte de Colombia, las prácticas culturales asociadas a la ganadería, por ejemplo, la falta de rotación sin renovación de pastizales, ausencia de forrajes alternativos y con acceso directo del ganado a las cañadas, han dado como resultado extensas áreas de terreno degradado y la pérdida de seguridad hídrica (*sensu* Sadoff & Muller 2010). La búsqueda de alternativas para garantizar agua para el ganado, ha conllevado a que la comunidad lo traslade históricamente hacia la ciénaga de Zapatosa. Este escenario de degradación y la falta de diversificación de los ingresos económicos familiares, se traduce en conflictos socio-ambientales que alteran patrones de diversidad y distribución de fauna silvestre (Gascon et al. 1999). Un ejemplo particularmente preocupante entre los reptiles se da con la Tortuga Montañera o Carranchina (*Mesoclemmys dahli*), especie considerada en peligro a escala global (TFTSG 1996) y nacional (Morales-Betancourt et al. 2015; Forero-Medina et al. 2014); poblaciones silvestres de esta especie son vulnerables a extinción como resultado de la pérdida de la cubierta forestal ribereña en el bs-T (Medem 1966; Rueda-Almonacid et al. 2007; Forero-Medina et al. 2012).

La restauración ecológica de hábitats y el establecimiento de áreas protegidas, han sido consideradas



acciones clave para mitigar los impactos de la transformación del bs-T en las poblaciones de la tortuga *M. dahli* (Forero-Medina et al. 2013). Aspectos relacionados al establecimiento de áreas protegidas en el bs-T del norte de Colombia y a la conservación de anfibios y reptiles allí presentes, son revisados en los capítulos IX y X de este libro. Respecto a la restauración de hábitats para las tortugas dulceacuícolas, existen diversas técnicas que comprenden acciones directas sobre el espacio físico (e.g. creación de humedales artificiales o estanques), la restauración de cuerpos de agua, el mejoramiento de la oferta



de alimento y la cubierta vegetal (refugio), el control y erradicación de especies exóticas invasoras, y la gestión del paisaje mediante la rehabilitación de sistemas productivos (e.g. incremento de la complejidad estructural) que mitiguen los impactos sobre hábitats relictuales (Baker et al. 2011; Bailey et al. 2006).

En el periodo comprendido entre los años 2014 y 2017, actores sociales del municipio de Chimichagua participaron en la concertación, diseño y ejecución de acciones puntuales para la restaura-

ción ecológica del hábitat de la tortuga *M. dahl* en cañadas que drenan hacia la ciénaga de Zapatosa. Para ello, se diseñó un modelo de gestión de conservación del paisaje que incluyó el mejoramiento de las condiciones productivas (uso sostenible), la valoración del conocimiento local, la sensibilización hacia la importancia de la especie (educación, conocimiento) y la restauración ecológica. En este capítulo se presenta una aproximación al marco conceptual aplicado para la ejecución de este proyecto y los logros obtenidos en su primera etapa comprendida entre 2014 y 2017.

MARCO CONCEPTUAL

Las actividades humanas con frecuencia generan cambios en los ecosistemas naturales a tal grado de impacto que, por sí mismos, requerirían de mucho tiempo y condiciones ambientales complejas para retornar a una trayectoria natural. Es aquí, donde surge la restauración ecológica como una práctica que busca "asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido" (SER 2004; McDonald et al. 2016). La restauración ecológica se fundamenta en el aprendizaje sobre los ecosistemas de referencia nativos en un marco de cambio ambiental, la identificación de atributos clave del ecosistema objeto, la asistencia a los procesos naturales de recuperación y la realización del "mejor y mayor esfuerzo" encaminados hacia una recuperación total (McDonald et al. 2016). En particular, la restauración ecológica de hábitats mejora o mantiene la capacidad del medio ambiente en el suministro de condiciones apropiadas para la persistencia de individuos y poblaciones (e.g. calidad y cantidad de hábitat) y el mantenimiento de los procesos de conectividad a diversas escalas espaciales (Morrison 2013).

Para emprender procesos de restauración de hábitats, Miller & Hobbs (2007) establecieron una serie de consideraciones que incluyen determinar las especies objetivo de la restauración, los elementos clave a restaurar en el hábitat y la evaluación del contexto del paisaje (Fig. 1). Además, a estas consideraciones se debe integrar la generación de beneficios sociales (Aronson et al. 2006; Clewell & Aronson 2006) tales como el mejoramiento de sistemas productivos y la generación de empleo, que a su vez, irían articulados al mantenimiento de servicios ecosistémicos estratégicos para las comunidades, por ejemplo, la gestión de las especies maderables, la preservación de rondas hídricas y el control de la contaminación. Con el objetivo de mejorar la disponibilidad de refugio y de recursos alimenticios para la tortuga *M. dahlí*, se aplicó la técnica de *nucleación asistida* que favoreciera el incremento en la densidad y diversidad de especies vegetales colonizadoras (Corbin & Holl 2012); esto a través de plantaciones de especies nativas en sitios focales de cañadas, reconocidas como parte del hábitat de esta especie.

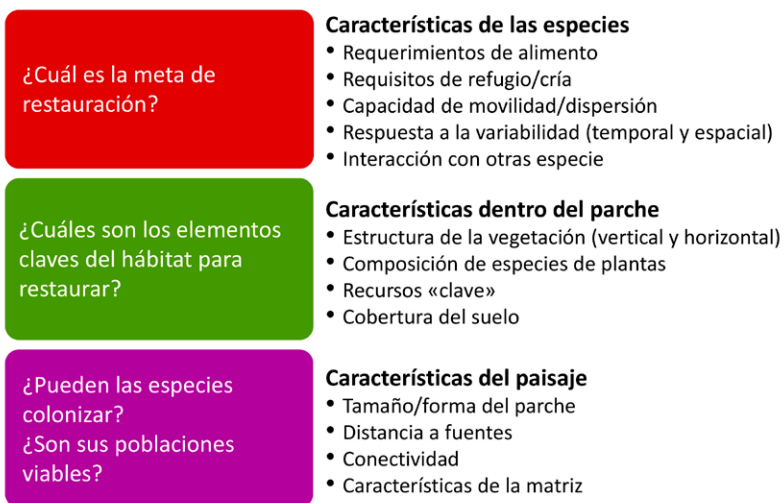


Figura 1. Consideraciones clave para establecer metas en proyectos de restauración de hábitat (adaptado de Miller & Hobbs 2007).

ÁREA DE ESTUDIO Y HÁBITAT DE *MESOCLEMMYS DAHLI*

El proyecto se desarrolló en la zona rural del municipio de Chimichagua (9.28°N; 73.79°W), departamento del Cesar, Colombia; particularmente, sobre las cañadas Caracolí y Guaraguau, las cuales drenan sus aguas hacia la ciénaga de Zapatosa (Fig. 2). En la primera cañada, se han registrado poblaciones de *M. dahlí* (Forero-Medina et al. 2011), en la segunda cañada fue la comunidad local quien registró su presencia.

En la descripción bioecológica de la tortuga montañera, Forero-Medina et al. (2012) brindan detalles claves para identificar sistemas de referencia que permitieron orientar la restauración ecológica en este proyecto. Por ejemplo, *M. dahlí* es una especie propia del ecosistema de bs-T entre los 100 y 250 metros de altitud, frecuente áreas con altos porcentajes de cobertura de vegetación ribereña (>82%) sobre cañadas de entre 1 y 10 metros de ancho y pozos hondos (profundidad superior a 78 cm) y un caudal de flujo bajo (< 0.2 m/s).



Figura 2. Imágenes satelitales del área de estudio en el departamento del Cesar, Colombia. Ubicación del área de influencia del proyecto respecto al municipio de Chimichagua y la ciénaga de Zapatosa (A). Acercamiento que muestra las cañadas Caracolí y Guaraguau que drenan hacia la ciénaga de Zapatosa, y el Corredor de intervención del proyecto (B). Los polígonos en tono verde oscuro señalan las áreas de acuerdos de conservación y los polígonos verde claro señalan las áreas donde se realizaron acciones de restauración (imágenes de Google Earth 2018).

MÉTODOS

El proyecto se desarrolló entre 2014 y 2017 a través de una estrategia de participación con un enfoque de Investigación Acción Participativa (Fals-Borda 1980). Esta estrategia arrojó inicialmente la identificación de aspectos considerados críticos para la sostenibilidad del territorio como fueron el acceso al agua, el mejoramiento de los sistemas silvopastoriles y la conservación de las cañadas. El proyecto se fundamenta en la gestión integral de la biodiversidad (MADS 2015), enfocado en una estrategia de restauración ecológica de bosques riparios y la rehabilitación de áreas agropecuarias degradadas. Se adaptaron los cuatro subsistemas propuestos por MADS (2015) de la siguiente manera: la *preservación* en función de acuerdos de conservación; la *restauración* a través de la regeneración natural asistida para mejorar la oferta de servicios ecosistémicos y el hábitat de *M. dahli* (Aronson et al. 2006, 2007); el *uso sostenible* a través de la rehabilitación de áreas productivas degradadas por sobrepastoreo y déficit hídrico; y por último, la *construcción de conocimiento e información* con la recuperación de la memoria local sobre la ecología de la tortuga, la transferencia de conocimiento y la aproximación a la gobernanza para la conservación.

Las cañadas Caracolí y Guaraguau fueron consideradas en un estado de "resiliencia intermedia" (Tambosi et al. 2014), lo que implicó la necesidad de integrar técnicas de restauración y de manejo del paisaje (Clewell et al. 2000; Morrison et al. 2006; Lozano-Zambrano 2009; Morrison 2009, 2013), a través de cuatro fases. La *fase I* comprendió la

identificación de los principales conflictos socio-ambientales de la comunidad y la descripción de los regímenes de disturbio (Fig. 3). En esta fase también se identificaron los filtros ecológicos y las alternativas para la obtención del material vegetal. La *fase II* inició con el acercamiento al conocimiento local sobre la tortuga *M. dahli* y su hábitat, así como la identificación conjunta de herramientas para la rehabilitación de áreas productivas degradadas y los atributos del ecosistema a ser considerados en la restauración ecológica. Se describieron los ecosistemas de referencia (McDonald et al. 2016) y las referencias intermedias (Clewell & Aronson 2013). Como *ecosistemas de referencia* se consideraron los bosques riparios mejor conservados en las cañadas Caracolí y Guaraguau; su flora fue descrita con la comunidad. Se plantearon posibles expresiones de la sucesión ecológica (referencias intermedias), un modelo muy elemental de desarrollo del bosque ripario y una ruta para su restauración (Fig. 4). En esta fase, se generaron espacios de capacitación e intercambio y se compartió información sobre agroforestería, seguridad agroalimentaria y modelos silvopastoriles. En la *fase III* se definieron las acciones específicas (e.g. restauración, rehabilitación) para cada predio y sus especificaciones. Finalmente, en la *fase IV*, se generaron los acuerdos de conservación y la formulación del monitoreo participativo. En esta última fase, además se realizaron entrevistas semiestructuradas (Brancalion et al. 2014) para conocer los beneficios generados por el proyecto e identificados por la comunidad, así como, elementos que permitieran orientar nuevos ciclos del proceso de restauración.



Figura 3. Ejemplo de tipos de áreas degradadas en la zona rural del municipio de Chimichagua, departamento del Cesar, Colombia. Zona inundable de cañada transformada para pastoreo (A). Bosque ripario degradado y transformado para pastoreo (B). Pastizales de gramíneas exóticas degradados en zonas de tierra firme (C). Bosque ripario afectado por la tala selectiva (D).

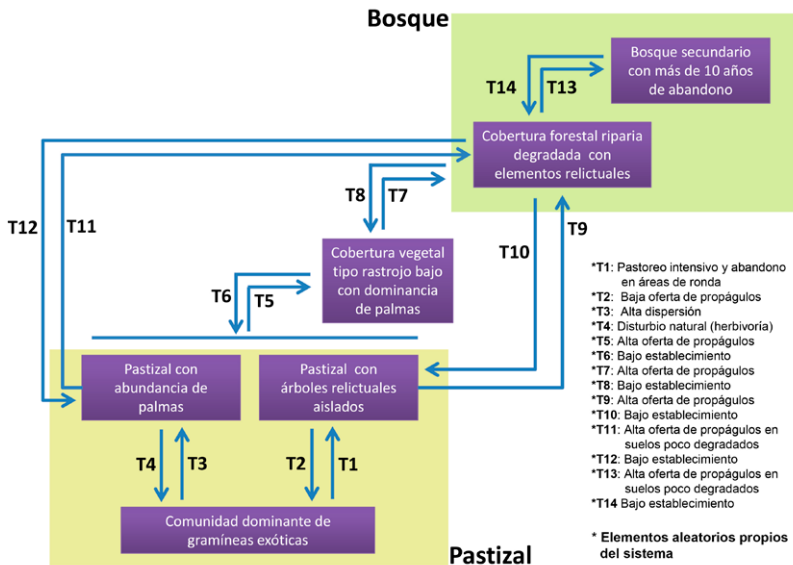


Figura 4. Propuesta de trayectorias ecológicas en áreas de interés para la restauración de hábitat de la tortuga montañera *M. dahl* en las cañadas Caracolí y Guaraguau, municipio de Chimichagua, departamento del Cesar, Colombia.



Mesoclemmys dahli

Atributos del ecosistema considerados en la restauración ecológica

La comunidad identificó como atributos claves para mejorar el hábitat de la tortuga montañera: el incremento de la diversidad de árboles, proteger las playas y ampliar los corredores riparios a través de plantaciones protegidas por cercas. Asimismo, identificaron la trayectoria ecológica a seguir (T1-T5-T7-T14; Fig. 4), lo que implicó ampliar los bordes de avance del bosque ripario sobre pastizales para a mediano plazo generar una mayor cubierta forestal. El proyecto abordó procesos de restauración espontánea y de regeneración natural asistida. La primera consistió en el aislamiento con cercas de alambre de rondas hídricas de las cañadas intervenidas y la conservación de pequeños playones. La segunda, comprendió la plantación de especies nativas amenazadas localmente para favorecer el avance de bosques riparios sobre pastizales.

Selección de las especies vegetales para la restauración

Las especies fueron seleccionadas a partir de cuatro criterios: 1) especies nativas con distribución local,

2) especies prioritarias para la conservación local por consenso social, 3) rasgos de historia de vida de las especies (agente de dispersión, vector de polinización, banco de semillas y tipo de planta), y 4) disponibilidad de propágulos. Para la aplicación de los criterios de selección se realizaron recorridos en campo y se revisó información secundaria (e.g. Vargas 2015; Mendoza-C 1999). Con la comunidad local, se identificaron preliminarmente 52 especies nativas de las cuales 24 fueron consideradas como prioritarias (22 árboles y 2 palmas) para su gestión debido a su condición de amenazadas localmente por sobreexplotación. Entre las especies arborescentes, la palma *Elaeis oleifera* (Calderón et al. 2005) fue identificada por la comunidad local como alimento de la tortuga *M. dahli*.

En general, se propagaron y rescataron 3745 plántulas correspondientes a 24 especies (21 especies forestales y tres palmas). La propagación se realizó en un vivero familiar y en la Institución Educativa Técnica "Cerveleón Padilla Lascarro". Las plántulas de rescate se consiguieron con el apoyo de la comunidad (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de especies nativas con sus respectivas cantidades y origen de propágulos utilizados en el proceso de restauración ecológica del hábitat de la tortuga *M. dahl*. En la columna de "año de plantación" se presentan los dos periodos durante los cuales se realizaron las plantaciones: 2014 y 2017. Las especies forestales que tuvieron plantaciones en los dos periodos (2014 y 2017), indican específicamente en la columna "origen de propágulos" la cantidad de plántulas y el año al que correspondió su plantación.

ESPECIES FORESTALES	AÑO DE PLANTACIÓN	ORIGEN DE PROPÁGULOS		TOTAL
		VIVERO	RESCATE	
Anacardiaceae				
<i>Anacardium excelsum</i> (Bertero ex Kunth) Skeels	2014	0	274	274
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	2014/2017	23 (2014)	41 (2017)	64
Apocynaceae				
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	2017	20	0	20
<i>Tabernaemontana cymosa</i> Jacq.	2014	0	11	11
Arecaceae				
<i>Astrocaryum malybo</i> H.Karst.	2014	24	20	44
<i>Elaeis oleifera</i> (Kunth) Cortés	2014/2017	0	90 (2014) 400 (2017)	490
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	2014	0	41	41
Bignoniaceae				
<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O.Grose	2017	0	25	25
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	2017	0	30	30
<i>Jacaranda caucana</i> Pittier	2014/2017	10 (2017)	165 (2014) 40 (2017)	215
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	2014/2017	73 (2014) 80 (2014)	338 (2018) 33 (2017)	524
Boraginaceae				
<i>Cordia gerascanthus</i> L.	2014	0	60	60
Capparaceae				
<i>Crateva tapia</i> L.	2014/2017	18 (2014)	17 (2014) 68 (2017)	103
Euphorbiaceae				
<i>Hura crepitans</i> L.	2014/2017	162 (2014) 362 (2017)	0	524
Lauraceae				
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees & Mart.	2014	0	8	8
<i>Nectandra turbacensis</i> (Kunth) Nees	2014	0	21	21
Leguminosae				
<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand	2017	689	0	689
<i>Albizia niopoides</i> (Benth.) Burkart	2017	150	0	150
<i>Albizia saman</i> (Jacq.) Merr.	2014/2017	16 (2014) 60 (2017)	0	76
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	2014/2017	50 (2017)	11 (2014)	61
<i>Pseudosamanea guachapele</i> (Kunth) Harms	2014	0	262	262
Malvaceae				
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H.Karst.	2017	49	4	53
TOTAL		1786	1959	3745

Diseño y establecimiento de plantaciones para la restauración

Se acordó con la comunidad un total de 45.23 ha para restauración, 34.83 ha en restauración espontánea y 10.4 ha intervenidas mediante regeneración natural asistida. En este último caso, se establecieron plantaciones de especies forestales y arborescentes en dos periodos (2014 y 2017). Las especies fueron agrupadas en tipos de plantas funcionales (Díaz et al. 2007) sobre la base de rasgos de atributos de vida y su distribución espacial, que respondía a las características de micrositio en cada predio (Fig. 5a). Se establecieron 144 bloques de hasta 375 m², con un máximo de 6 especies y 22 individuos por bloque. Las palmas se plantaron en forma lineal (Fig. 5b-c). Todas las plantaciones (de restauración y rehabilitación) se realizaron durante el periodo de altas lluvias (Abril) para reducir el riesgo de pérdida de plántulas por sequía y/o herbivoría, y con las siguientes especificaciones: ahoyado de 40 x 40 x 40 cm y sustrato resultado de mezclar suelo original con 200 gr de abono ABIMGRA fosforado® (abono orgánico mineralizado), 150 gr de micorrizas y 2 gr de hidroretenedor.

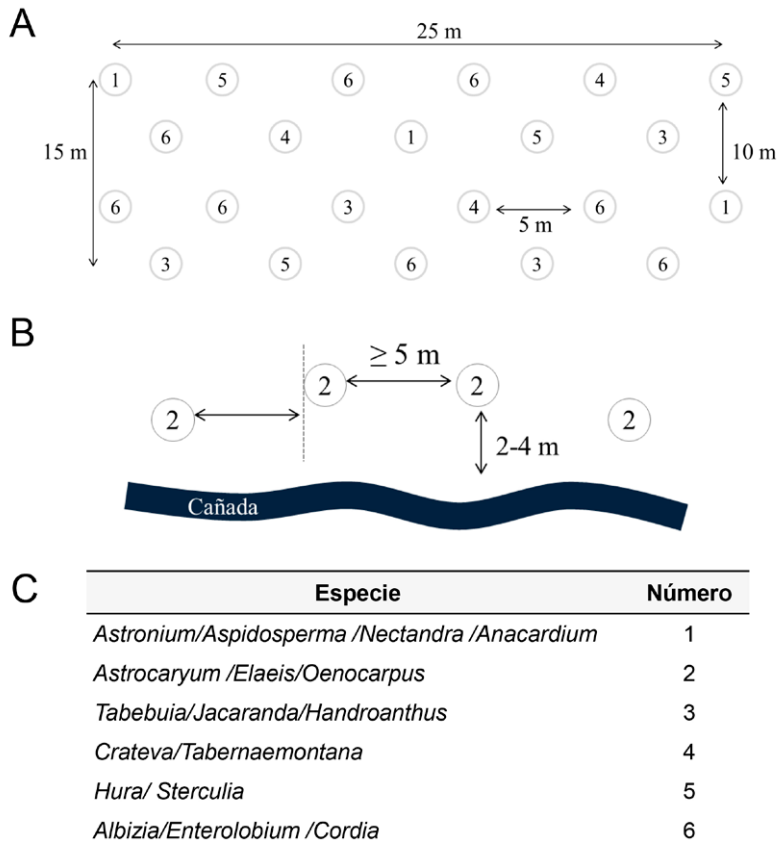


Figura 5. Diseño y establecimiento de plantaciones para la restauración ecológica del hábitat de la tortuga montañera *M. dahl*. Arreglo de plantación para especies forestales (A) y especies de palmas (B). Listado de especies plantadas en ambos arreglos (C). Los números identifican la ubicación espacial de las especies.

El monitoreo participativo se ejecutó como un evento anual para la plantación de 2014 y dos trimestrales para la plantación de 2017. Se realizó el compromiso de que la comunidad mantendrá el mismo proceso durante un año más, tiempo a partir del cual ellos consideraron se lograría evidenciar el éxito de establecimiento del material vegetal (Tabla 2).

Tabla 2. Indicadores a corto plazo del proyecto de restauración de hábitat de la tortuga montañera *M. dahlí*.

COMPONENTE DEL PROYECTO	INDICADOR	CUANTIFICADOR	CRITERIO DE CUMPLIMIENTO
Restauración ecológica	Material vegetal establecido	Proporción de material vegetal establecido	Aceptable: a 50 % de individuos alcanza la etapa de latizal* al segundo semestre de 2019. Óptimo: a 75 % de individuos alcanza la etapa de latizal* al segundo semestre de 2019.
	Estado de la cobertura vegetal	Cambio en la complejidad estructural de la vegetación (ΔEv)	Aceptable: a 30 % de cobertura vegetal en núcleos está comprendida por especies nativas, al segundo semestre de 2019. Óptimo: a 60 % de cobertura vegetal en núcleos está comprendida por especies nativas, al segundo semestre de 2019.
Conservación	Observación de tortuga <i>M. dahlí</i>	Presencia de la tortuga <i>M. dahlí</i> en sector en restauración	Aceptable: Presencia de la tortuga en el Caño Caracolí. Óptimo: Presencia de la tortuga en los Caños Caracolí y Guaraguau.
Participación	Mantenimiento de acuerdos de conservación	Mantenimiento de los acuerdos de conservación	Aceptable: 100 % de las familias beneficiarias respetan los acuerdos de conservación.

*modificado de Pinelo (2004)

RESULTADOS

Diagnóstico para la restauración ecológica

En los espacios comunitarios se identificaron como principales filtros ecológicos internos para las primeras etapas de la sucesión ecológica: 1) la oferta de propágulos de especies nativas, 2) las condiciones de micrositio, y 3) la competencia entre especies nativas y gramíneas exóticas en las áreas a restaurar. La comunidad concluyó que la escasez de recursos para la tortuga *M. dahlí* es principalmente el resultado de la pérdida de la cobertura vegetal sobre las cañadas. Finalmente, se identificaron como aspectos relevantes para la restauración del hábitat de la tortuga, a la existencia de fragmentos de bs-T sobre las cañadas a intervenir y el interés de la comunidad rural en la restauración de sus cañadas para garantizar el acceso al agua.

Descripción de la flora de las cañadas Caracolí y Guaraguau

El estudio de la vegetación en los relictos de bs-T permitió identificar especies

tales como *Randia aculeata*, *Lonchocarpus* sp., *Tabebuia ochracea*, *T. chrysantha*, *T. rosea*, *Ficus citrifolia*, *Albizia saman*, *A. niopoides*, *Caesalpinia corearia*, *Matayba elegans*, *Jacaranda caucana*, *Inga* sp., *Chrysobalanus icaco*, *Citharexylum kunthianum*, *Sapindus saponaria*, *S. apetala*, *Quassia amara*, *Hirtella americana*, *Pseudosamanea guachapele*, *A. excelsum*, *A. graveolens*, *A. spruceanum*, *Brosimum alicastrum*, *H. crepitans*, *Coccoloba caracasana*, *Cydista diversifolia*, *Dialium guianense*, *Licania apetala*, *Talisia olivaeformis*, *Bursera simaruba* y *C. tapia*. Estas son especies consideradas propias de los bosques ribereños de la región Caribe (Olascuaga-Vargas et al. 2016; Berdugo-Lattke & Rangel-Ch 2015; Mendoza-C 1999) y que ofrecen un importante potencial biótico, como fuente de propágulos, para la restauración del hábitat de la tortuga *M. dahl*. Igualmente, se observaron especies asociadas a la familia *Arecaceae*, entre las especies halladas: *Bactris brongniartii*; *B. guineensis*, *Attalea butyracea*, *Oenocarpus minor*, *Sabal mauritiiiformis*, *Elaeis oleifera* y *Astrocaryum malybo*. En las referencias ecológicas intermedias (i.e. pastizales con diversos periodos de abandono), dominaron especies de gramíneas exóticas: *Panicum maximum*, *Dichanthium aristatum*, *Brachiaria brizantha* y *Pennisetum clandestinum*, y en menor proporción, *Attalea butyracea* (palma de vino) y algunos individuos adultos de *Enterolobium cyclocarpum*, *P. guachapele* y *A. saman*.

Identificación de oportunidades de rehabilitación y restauración

Entre las acciones acordadas con las familias beneficiarias del proyecto, estuvieron la implementación de cercas vivas, abrevaderos para el ganado, huertos caseros, plantaciones de especies nativas maderables para uso doméstico, acceso al agua para el consumo humano, rotación del ganado, aislamiento de rondas hídricas mediante cercado con alambre, plantación de especies nativas para la restauración, control de quemas, tala selectiva y conservación de playones de cañadas. Cada acción fue adaptada a las necesidades de la familia y las características propias de su predio.

Las cercas vivas se realizaron en los predios con mayor extensión de pastizales degradados y correspondientes a cuatro familias. Después de la instalación de cercas de alambre, se establecieron 400 estacas de *Gliricidia sepium* y más de 225 plántulas de siete especies vegetales (*Inga* sp., *T. rosea*, *J. caucana*, *T. ochracea*, *A. guachapele*, *A. saman* y *A. niopoides*). El matarratón (*G. sepium*) fue una de las alternativas de forraje para el ganado (Figura 6a). Se construyeron tres abrevaderos para controlar el acceso del ganado a las cañadas (Figura 6b); adicionalmente, se implementaron cuatro infraestructuras y sus equipamientos para extracción y conducción del agua para consumo doméstico (Figura 6c-e).

Para promover la diversificación de huertos, seis familias recibieron semillas de especies frutales (e.g. *Cucumis melo*, *Tamarindus indica* y *Melicococcus bijugatus*), hortalizas (e.g. tomate, cebolla larga, cilantro, perejil, ají y pimentón), especies medicinales (e.g. manzanilla, limoncillo y salvia) y algunas ornamentales (e.g. Vio-

la *tricolor* y crasuláceas). Se distribuyeron especies diferentes entre familias para motivar el intercambio; como casos especiales, una familia estableció 25 guamos (*Inga* sp.) mientras que otra familia estableció una pequeña plantación de naranja injertada, cultivo propio de la economía local, que procura de diversificar ingresos y beneficia la rehabilitación de tierras degradadas.



Figura 6. Implementación de cercas vivas, abrevaderos para el ganado y mejoramiento de pozos artesianos. Ejemplo de plantación de *Gliricidia sepium* por estacas, la plantación se realizó a 70 cm de distancia hacia el interior de las cercas de alambre establecidas por el proyecto (A). Ejemplo de abrevadero “tipo anillo” para controlar factores tensionantes (e.g. pisoteo y/o ramoneo del ganado) sobre la regeneración natural en ronda hídrica (B). Estado inicial de algunos puntos de captación de agua, obsérvese la inexistencia de infraestructuras para facilitar la recolección del agua (C). Proceso de construcción de la base del pozo a través de anillos de concreto (D). Parte superior del pozo aún sin acabados finales (E).

Siete de las familias beneficiarias adoptaron la rotación del ganado en su gestión, para lo cual, se realizaron mantenimientos a antiguas cercas, se establecieron nuevas cercas y portones (Fig. 7a,b), y se establecieron pastos adecuados a las condiciones ambientales y de degradación de cada predio (Fig. 7c,d). Para no fomentar la tala de especies nativas, la construcción y mantenimiento de cercas se realizó a partir de árboles con permiso de aprovechamiento forestal generado por CORPOCESAR, ya sea porque, se encontraban muertos por causas naturales o por razones de orden sanitario, ubicación o daños mecánicos.

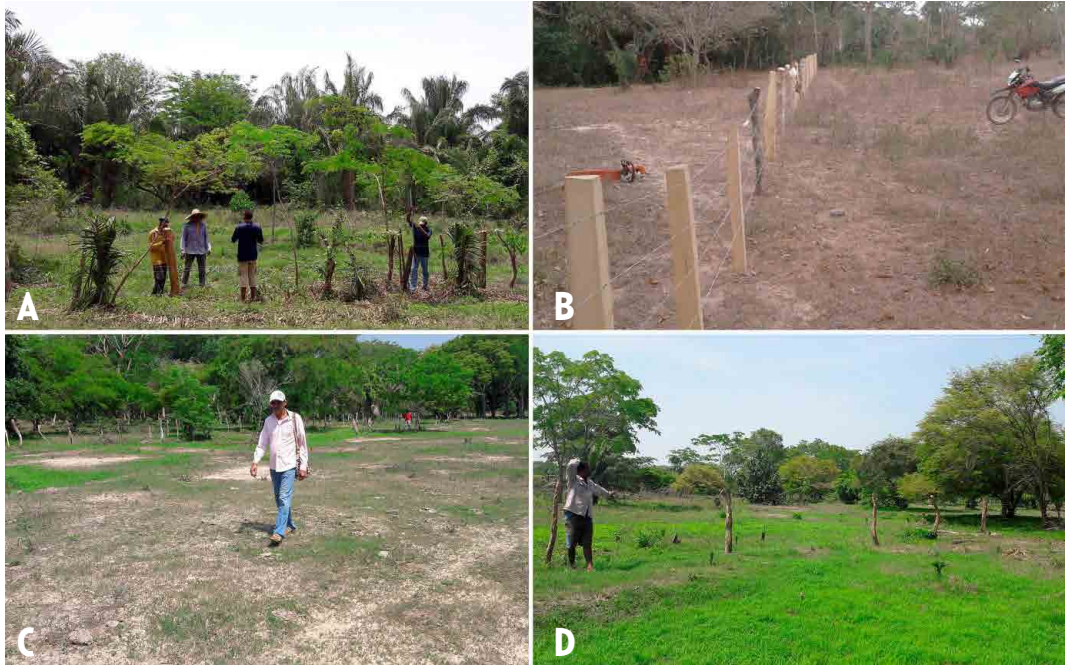


Figura 7. Aislamiento de áreas para rotación de potreros y mejoramiento de pasturas. Ejemplo de potreros divididos mediante nuevas cercas (A). Jornada comunitaria para establecimiento de cercas (B). Área erosionada en proceso de rehabilitación para la producción agropecuaria (C) y la misma área después de un mes en rehabilitación (D). Nótese el establecimiento exitoso de las gramíneas, una vez se han realizado algunas técnicas de manejo del suelo.

Participación en la rehabilitación y restauración

Un total de siete familias participaron en el proyecto y adoptaron casi todas las estrategias planeadas (Fig. 8). La mayor prevención estuvo en la adopción de plantaciones forestales productoras (4 familias); esto debido a que en el imaginario colectivo aún subsiste la idea de una "oferta permanente de árboles". Esto se dio pese a que ellos mismos concluyeron que hay especies en extinción local por sobreexplotación. Más de 30 personas participaron en las capacitaciones en sistemas silvopastoriles, seguridad agroalimentaria y restauración ecológica. Surgió la idea de la creación de un grupo de mujeres por la soberanía agroalimentaria (Fig. 9).

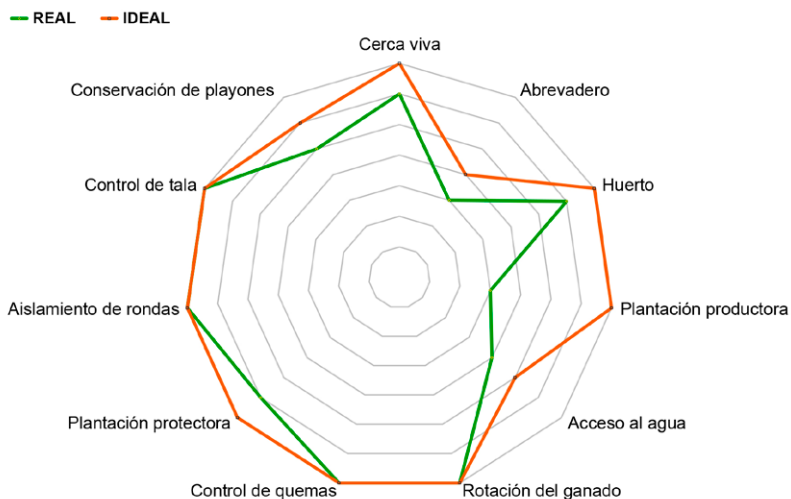


Figura 8. Gráfico radial que refleja la tendencia lograda en siete familias participantes en el proyecto de restauración ecológica del hábitat de la tortuga *M. dahlí*.



Figura 9. Proceso de capacitación de sistemas productivos sostenibles y restauración ecológica. Portada de la cartilla educativa entregada a las comunidades locales (A). Imagen de uno de los beneficiarios del proyecto practicando las técnicas de restauración ecológica (B).

Establecimiento de las especies

En el primer periodo de plantación (2014), a un año de haber sido implementada, la tasa de sobrevivencia fue de 43%. En la plantación del segundo periodo (2017) se incrementó el porcentaje hasta 89%. Especies tales como: *A. graveolens*, *C. tapia*, *E. oleifera*, *E. cyclocarpum* y *C. gerascanthus* presentaron las tasas de sobrevivencia más altas (a 78%) para ambos periodos de plantación, lo que ratifica su potencial para la ampliación de la cubierta forestal del bs-T desde las primeras fases del proceso, bajo condiciones semejantes de micrositio observadas en Chimichagua.

Al comparar el éxito de establecimiento entre los dos periodos de plantación (2014 y 2017) a partir del origen de los propágulos, no se observó un

resultado claramente diferenciado entre propagación en vivero y el rescate. Un porcentaje alto de establecimiento es resultante de especies que provienen de vivero; sin embargo, algunas especies procedentes de rescate presentaron valores de establecimiento superiores a 85% (*C. tapia*, *J. caucana* y *T. rosea*). Lo anterior permite plantear preliminarmente que ambos métodos pueden ser útiles para la obtención de propágulos. Entre las plantaciones realizadas en 2014 y 2017, se observaron siete especies en común (Fig. 10), de las cuales *H. crepitans*, *J. caucana* y *T. rosea* presentaron una sobrevivencia muy variable, con rangos entre 35% y 47% para 2014 y superiores al 90% para 2017. En las restantes cuatro especies, el comportamiento en ambos periodos fue similar, con un porcentaje de sobrevivencia superior al 70%.

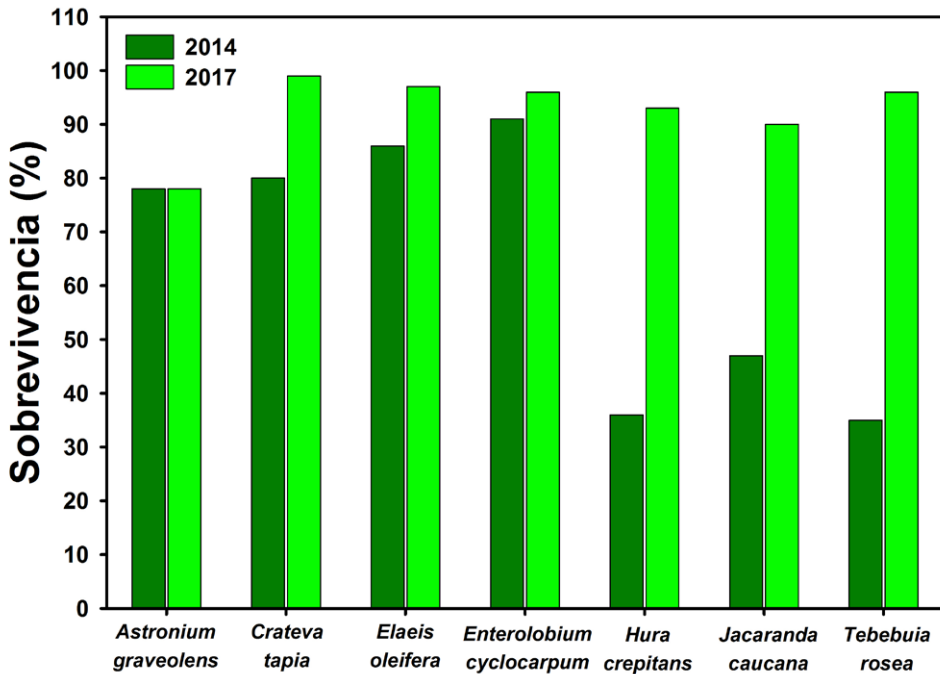


Figura 10. Porcentaje de sobrevivencia de especies plantadas tanto en 2014 como en 2017.

La sobrevivencia de las especies plantadas en 2017 presentó diferencias entre los dos periodos de monitoreo. Las mayores tasas de mortalidad estuvieron representadas en las especies *A. spruceanum* (15%), *A. saman* (13%), *J. caucana* (10%) y *H. ochraceus* (10%). Para las demás especies,

la mortalidad no superó el 10%. Las especies *A. graveolens* y *E. cyclocarpum* presentaron comportamientos semejantes entre periodos de plantación pese a que para el primer periodo (2014) provenían de rescate y para el segundo periodo (2017) del vivero.



Mesoclemmys dahlí

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

La restauración ecológica del bs-T en Colombia no ha avanzado como en otros ecosistemas o como ha sucedido en otros países (Murcia & Guariguata 2014). Esta realidad se refleja al momento de planear iniciativas de restauración de hábitat para la fauna asociada al bs-T, como es el caso de la tortuga *M. dahlí*.

El proyecto de restauración ecológica presentado en este capítulo de libro se sustentó en una estrategia más amplia de conservación orientada desde la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos (MADS 2015), donde se modificaron

algunos patrones de uso en predios de siete familias participantes y con beneficios hacia la comunidad en general.

La restauración del hábitat de la tortuga montañera fue un concepto innovador para las familias beneficiarias y contribuyó a cohesionar a los actores sociales e integrar sus acciones alrededor de las cañadas. Se logró que la comunidad enfocara su atención en esta especie de tortuga. El resultado del diálogo entre los actores sociales generó los acuerdos de conservación y evidencia del empoderamiento local hacia la conservación de la tortuga.

Entre los elementos para continuar con la conservación de *M. dahli*, está una comunidad propiciadora y constructora de ideas a la vez que ejecutora de acciones. La aceptación social de las acciones propuestas fue fundamental para vincular la praxis de una disciplina científica (ecología de la restauración) con el tejido social. La conjunción de formas de conocimiento resultó en la toma de decisiones para la restauración ecológica y contribuyó a trascender y gozar de credibilidad, de aceptabilidad, de sentido práctico, de utilidad y de accesibilidad. Solo así, se construyó confianza entre los actores del proyecto y se reflejó en actividades más eficientes para la conservación de *M. dahli*.

No se identificaron antecedentes de restauración de hábitat de *M. dahli* en la localidad. El proyecto avanzó en el aprendizaje sobre cómo los diversos factores de índole antropogénico afectan a poblaciones, comunidades y al ecosistema en general (Bond & Lake 2003). Para la conservación de la tortuga *M. dahli* será fundamental continuar la profundización en el conocimiento de su nicho ecológico, los regímenes de disturbio en su hábitat y su efecto sobre las poblaciones silvestres, así resolver las consideraciones propuestas por Miller & Hobbs (2007) para establecer metas de restauración de hábitats.

Favorecer la conectividad entre relictos de bosque, como un proceso necesario para mejorar el hábitat de la tortuga montañera implica rehabilitar las áreas productivas para evitar la ampliación de su frontera sobre los bosques riparios. El déficit hídrico y la variabilidad climática en la región, acrecientan la complejidad para el logro de los objetivos de restauración. Este proyecto es un primer esfuerzo por

acompañar a la comunidad de Chimichagua en la construcción de una *ética ambiental comunitaria* con la intención de avanzar hacia una restauración holística del paisaje, en donde uno de los primeros resultados fue el mejoramiento del hábitat de *M. dahli*.

La cañada Guaraguau se identificó como nueva área con ocurrencia de *M. dahli*. Se logró el establecimiento de plantaciones locales para la ampliación de bordes de avance de bosque ripario y acuerdos de conservación de bosques y playones que suman un total de 45 ha de bs-T a lo largo de casi 4 km de las cañadas Caracolí y Guaraguau y una red de familias interesadas en continuar el proceso de restauración. Todo ello, se traduce en oportunidades para la conservación de hábitat de *M. dahli*.

La tortuga montañera es omnívora, pero solo ocasionalmente ha sido observada alimentándose de material vegetal. La comunidad informó haberla observado consumiendo frutos de la palma *E. oleifera*. Si esta observación es confirmada, la inclusión de dicha palma en la restauración del hábitat de *M. dahli* sería importante. Una tasa de sobrevivencia de 85.6% en 2014 y de 97.3% en 2017, evidencia la aparente facilidad de *E. oleifera* para ser establecida. De otra parte, individuos de *M. dahli* se han observado en comportamiento de estivación en la hojarasca de bosques riparios. Si la hojarasca puede llegar a cumplir una función relevante como refugio de tortugas ante los cambios de temperatura y de humedad locales, al momento de fomentar el desarrollo de la cubierta forestal se deben incorporar especies vegetales que aporten alta cantidad de hojarasca, tal sería el caso de *Anacardium excelsum* y *Astronium* sp. (Bonilla et al. 2008).

AGRADECIMIENTOS

Este capítulo de libro presenta resultados parciales de un proyecto apoyado por WCS Colombia, TSA y la Fundación Mario Santo Domingo. Un especial agradecimiento a las familias participantes y firmantes de los acuerdos de conservación: Inés Fragoso y familia, Andrés y Otoniel Layva, Félix Mena y Renulfo Mena, Clotilde Palomino y familia, Edith y Fabio Morales, Augusto Gutiérrez y familia, Orlando Palomino y familia, Rubén Darío Palacio

Arce; a los viveristas Diomedes y Andrés Arias. Igualmente, a la Institución Educativa Técnica "Cerveleón Padilla Lascarro" y a la familia Mejía, en particular a Tomás "Tomasito" Mejía y a Jair "Yaco" Mejía. Finalmente agradecemos a todas las personas que nos compartieron su conocimiento a través del diálogo, gracias por su dedicación y convicción para proteger a la tortuga montañera del olvido y la extinción local.



Mesoclemmys dahli

REFERENCIAS

- Álvarez, M., Escobar, F., Gast, F., Mendoza, H., Repizzo, A., Villareal, H. (1997): Bosque Seco Tropical. Págs. 56-72. En: Chaves M.E., Arango N. (Eds). 1998. Informe Nacional sobre el estado de la Biodiversidad en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- Aronson, J., Blignaut, J.N., Milton, S.J., Clewell, A.F. (2006): Natural capital: the limiting factor. *Ecological Engineering* 28: 1-5.
- Aronson, J., Renison, D., Rangel-Ch, J.O., Levy-Tacher, S., Ovalle, C., Del Pozo, A. (2007): Restauración del Capital Natural: sin reservas no hay bienes ni servicios. *Ecosistemas* 16: 15-24.
- Bailey, M.A., Holmes, J.N., Buhlmann, K.A., Mitchell, J.C. (2006): Habitat Management Guidelines for Amphibians and Reptiles of the Southeastern United States. Partners in Amphibian and Reptile Conservation Technical Publication HMG-2, Montgomery, Alabama.
- Baker, J., Beebee, T., Buckley, J., Gent, T., Orchard, D. (2011): Amphibian Habitat Management Handbook. Amphibian and Reptile Conservation. Bournemouth, UK.
- Berdugo-Lattke, M.L., Rangel-Ch, J.O. (2015): Composición florística del bosque tropical seco del santuario "Los Besotes" y fenología de especies arbóreas dominantes (Valledupar, Cesar, Colombia). *Colombia Forestal* 18: 87-103.
- Bond, N.R., Lake, P.S. (2003): Local habitat restoration in streams: Constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management & Restoration* 4: 193-198.
- Bonilla, R., Roncallo, B., Jimeno, J., García, T. (2008): Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 9: 5-11.

- Brancalion, P.H., Cardozo, I.V., Camatta, A., Aronson, J., Rodrigues, R.R. (2014): Cultural ecosystem services and popular perceptions of the benefits of an ecological restoration project in the Brazilian Atlantic forest. *Restoration Ecology* 22: 65–71.
- Calderón, E., Galeano, G., Néstor, G. (2005): Libro Rojo de Plantas de Colombia. Palmas, Frailejones y Zamias. Instituto Alexander von Humboldt, Instituto Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. (2008): Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397–416.
- Clewell, A., Rieger, J., Munro, J. (2000): Guidelines for Developing and Managing Ecological Restoration Projects. Society for Ecological Restoration International. Tucson, Arizona.
- Clewell, A.F., Aronson, J. (2006): Motivations for the restoration of ecosystems. *Conservation Biology* 20: 420–428.
- Clewell, A.F., Aronson, J. (2013): *Ecological Restoration: Principles, Values, and Structure of an Emerging*. Island Press, Washington, DC.
- Corbin, J.D., Holl, K.D. (2012): Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265: 37–46.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K. (2007): Functional diversity—at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. Págs. 81–91. En: Canadell, J.G., Pataki, D., Pitelka, L. (Eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Fals-Borda, O. (1980): La ciencia y el pueblo: nuevas reflexiones sobre la investigación-acción. Págs. 149–174. En: Vio Grossi, F., Gianotten, V., Wit, T.D. (Eds). *Investigación Participativa y Praxis Rural: Nuevos Conceptos en Educación y Desarrollo Comunal*. Mosca Azul Ediciones, Lima.
- Forero-Medina, G., Joppa, L., Pimm, S.L. (2010): Constraints to species' elevational range shifts as climate changes. *Conservation Biology* 25: 163–171.
- Forero-Medina, G., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. (2011): Abundance, home range, and movement patterns of the endemic species Dahl's toad-headed Turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Cesar, Colombia. *Chelonian Conservation and Biology* 10: 228–236.
- Forero-Medina, G., Cardenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O. V. (2012): Habitat modeling of Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*) in Colombia. *Herpetological Conservation and Biology* 7: 313–322.
- Forero-Medina, G., Yusti-Muñoz, A.P., Castaño-Mora, O.V. (2014): Distribución geográfica de las tortugas continentales de Colombia y su representación en áreas protegidas. *Acta Biológica Colombiana* 19: 415–426.
- Forero-Medina, G., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arévalo, G., Medina-Rangel, G.F. (2013): *Mesoclemmys dahli* (Zangerl & Medem 1958). Dahl's toad-headed turtle, Carranchina, Tortuga Montañera. En: Rhodin, A.G.J., Iverson, J.B., van Dijk, P.P., Stanford, C.B., Goode, E.V., Buhlmann, K.A., Pritchard, P.C.H., Mittermeier, R.A. (Eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 5: 069.1–069.8.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S. (1999): Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223–229.
- Janzen, D. (1988): Tropical Dry Forest: The most threatened major tropical ecosystem. Págs. 130–137. En: Wilson, E.O., Peters, F.M. (Eds). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- Lozano-Zambrano, F.H. (2009): Herramientas de manejo para la conservación de biodiversidad en paisajes rurales. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR), Bogotá.
- MADS (2015): Política nacional para la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios eco-

- sistémicos. Ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible, República de Colombia.
- McDonald, T., Gann, G. D., Jonson, J., Dixon, K.W. (2016): International standards for the practice of ecological restoration—including principles and key concepts. Society for Ecological Restoration, Washington.
- Medem, F. (1966): Contribuciones al conocimiento sobre la ecología y distribución geográfica de *Phrynops (Batrachemys) dahli*; (Testudinata, Pleurodira, Chelidae). *Caldasia* 9: 467-489.
- Mendoza-C, H. (1999): Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21: 70-94.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J. E. (2006): A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Miller, J. R., Hobbs, R. J. (2007): Habitat restoration – Do we know what we’re doing? *Restoration Ecology* 15: 382-390.
- Morales-Betancourt, M.A., Lasso, C.A., Páez, V.P., Bock, B.C. (2015): Libro rojo de reptiles de Colombia. Universidad de Antioquia e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Morrison, M.L. (2009): *Restoring Wildlife: Ecological Concepts and Practical Applications*. 2th edition. Island Press, Washington.
- Morrison, M.L. (2013): *Wildlife Restoration: Techniques for Habitat Analysis and Animal Monitoring*. Island Press, Washington.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G., Mannan, R.W. (2006): *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. 3th edition. Island Press, Washington.
- Murcia, C., Guariguata, M.R. (2014): *La Restauración Ecológica en Colombia: Tendencias, Necesidades y Oportunidades*. Center for International Forestry Research (CIFOR), Occasional paper 107. Bogor, Indonesia.
- Olascuaga-Vargas, D., Mercado-Gómez, J., Sánchez-Montaño, L.R. (2016): Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Tolúviejo-Sucre (Colombia). *Colombia Forestal* 19: 23-40.
- Pinelo, G.I. (2004): *Manual de inventario forestal integrado para unidades de manejo*. Reserva de la Biósfera Maya, Petén Guatemala. WWF-PROARCA. Serie Técnica.
- Pizano, C., García, H. (2014): *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Rueda-Almonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vogt, R.C., Rhodin, A.G.J., de la Ossa-Velázquez, J., Rueda, J.N., Mittermeier, C.G. (2007): *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Conservación Internacional. Serie de Guías Tropicales de Campo.
- Sadoff, C., Muller, M. (2010): *La gestión del agua, la seguridad hídrica y la adaptación al cambio climático: efectos anticipados y respuestas esenciales*. Global Water Partnership, The Background Papers.
- SER (2004): *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org y Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Tambosi, L.R., Martensen, A.C., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P. (2014): A framework to optimize biodiversity restoration efforts based on habitat amount and landscape connectivity. *Restoration Ecology* 22: 169-177.
- TFTSG (1996): *Mesoclemmys dahli*. Tortoise & Freshwater Turtle Specialist Group. The IUCN Red List of Threatened Species: e. T17080A97269302.
- Vargas, W. (2015): Una breve descripción de la vegetación, con especial énfasis en las pioneras intermedias de los bosques secos de La Jagua, en la cuenca alta del río Magdalena en el Huila. *Colombia Forestal* 18: 47-70.

CONCLUSIONES FINALES

La destrucción de hábitats naturales sigue siendo la causa más preocupante de pérdida de diversidad biológica en Colombia. A la par, el crecimiento de la población humana y la consecuente necesidad de una mayor cantidad de recursos, crean y promueven el establecimiento de actividades que directa o indirectamente afectan de forma negativa, la dinámica poblacional de muchas especies de fauna y flora. Tales efectos inciden fuertemente, sobre el bosque seco tropical (bs-T) en el norte de Colombia, y los anfibios y reptiles ahí presentes.

Además de los cambios microclimáticos y de estructura vegetal que conlleva a la deforestación del bs-T, se esperaría que las condiciones climáticas propias de este tipo de ecosistema, restrinjan el establecimiento de anfibios y reptiles en él (Capítulos I, VII y VIII). No obstante, a través de este libro se hace evidente una alta diversidad taxonómica de estos vertebrados en las tierras bajas del norte de Colombia, con más de 30 especies de anfibios y más de 100 especies de reptiles. Dicha diversidad podría incluso aumentar con el descubrimiento de poblaciones que expandan los rangos de distribución de especies que previamente no han sido reportadas para la región, o incluso debido al descubrimiento de nuevas especies para la ciencia (Capítulos II y III). Precisamente, y con respecto a entender como las especies de anfibios y reptiles pueden establecerse en ecosistemas extremos como el bs-T, se resalta la importancia de hacer énfasis en estudios de ecofisiología (Capítulo IV). En otras palabras, es importante conocer en detalle las adaptaciones de tipo morfológico, conductual y fisiológico que han permitido la sobrevivencia de



individuos a pesar del estrés térmico e hídrico que les genera vivir en un ecosistema caracterizado por altas temperaturas y una marcada estacionalidad en precipitación.

La diversidad de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia no debe visualizarse solo desde una perspectiva taxonómica, también puede y debe verse en términos de la variedad en características de historia de vida y de comportamientos que ellas exhiben. Por ejemplo, en el contexto de la interacción depredador-presa, son muy interesantes los



correlatos entre estrategias de forrajeo y las características morfológicas de los anfibios y reptiles, el tipo de presa que ingieren, su movilidad y los sistemas de defensa que desarrollan contra potenciales depredadores (Capítulo V). Además, la diversidad conductual de los anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia, se hace evidente en torno a su comunicación y reproducción (ver Capítulo VI). Además, muchas especies en la región utilizan sonidos en sus interacciones sociales, u otras modalidades sensoriales que pueden predominar según el contexto y la especie o grupo de especies; por ejemplo,

la utilización de señales visuales, químicas y táctiles. La reproducción es igualmente diversa, en los anfibios de bs-T predominan modos reproductivos con ovoposiciones asociadas a cuerpos de agua (e.g. familias Bufonidae, Ranidae, Hylidae); también hay modos reproductivos con ovoposiciones en ambientes terrestres (ranas Dendrobatidae), e incluso tan especializados como el de la rana *Cryptobatrachus boulengeri* (Hemiphractidae), donde las hembras transportan los huevos y crías en su dorso. En los reptiles, hay representación de especies con reproducción ovípara y vivípara; y aunque la mayoría se

reproducen a través de huevos, dentro de esta categoría hay una alta variedad de aspectos que difieren entre especies; por ejemplo, algunas tienen cuidado parental, mientras que otras no, o en algunas el sexo de las crías es determinado por la temperatura de incubación de los huevos, mientras que en otras es por genética.

Todo lo abarcado en ecofisiología, ecología trófica, comunicación y reproducción en los Capítulos IV, V y VI, se refleja de una u otra manera en la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles presentes en el bs-T del norte de Colombia; y es precisamente este tema, el que se aborda en el Capítulo VII. Interacciones bióticas tales como, competencia y depredación, así como, filtros ambientales impuestos por las características abióticas del hábitat (e.g. humedad y temperatura ambiental, exposición a radiación solar y corrientes de viento), determinan las especies que coexisten en un sitio dado. Dicha coexistencia de especies se ha estudiado tradicionalmente desde una perspectiva taxonómica, pero es necesario empezar a hacerlo desde una perspectiva de diversidad funcional y filogenética. Por otro lado, el Capítulo VIII corresponde a la importancia de incluir procesos históricos en estudios que busquen determinar los procesos que han moldeado la presencia de anfibios y reptiles en el bs-T en el país. La filogeografía y biogeografía histórica son líneas de investigación que ofrecen perspectivas interesantes en torno a comprender la alta diversidad de anfibios y reptiles en diversas regiones y ecosistemas del país. En el caso de los anfibios y reptiles en el bs-T de Colombia, los resultados señalan carencia de estructura genética entre poblaciones aparentemente aisladas, y el posible rol del bs-T como barrera ambiental para especies de ambientes húmedos.

Los últimos tres capítulos de este libro se centran en la problemática que enfrentan los anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia, e incluso en diferentes ecosistemas presentes en el planeta. En estos capítulos también se revisan con el marco legal y las iniciativas gubernamentales y no gubernamentales

en pro de conservar la diversidad de estos y otros vertebrados en la región (Capítulo IX). De hecho, en los dos capítulos subsiguientes se presentan iniciativas concretas que buscan crear conciencia ambiental en torno al uso y conservación del componente biótico del bs-T en el norte de Colombia. Por un lado, la educación ambiental surge como una estrategia con aproximación participativa que busca concientizar e interesar a las comunidades hacia el medio ambiente y sus problemáticas, a la vez que, les hace parte de la solución (Capítulo X); por otro lado, en el Capítulo XI se presenta la restauración ecológica como una práctica que ayuda en la recuperación de ecosistemas degradados o destruidos. Ambos capítulos dan ejemplos concretos de educación ambiental y restauración ecológica realizados en localidades del norte de Colombia donde los anfibios y reptiles son protagonistas de primer orden (e.g. las tortugas *Chelonoidis carbonarius*, *Kinosternon scorpioides scorpioides* y *Mesoclemmys dahli*). En estos ejemplos, es claro que se involucra el conocimiento generado a partir de investigaciones, pero igualmente se trabaja de la mano con las personas de la comunidad, a través de capacitaciones, exposiciones, conferencias y actividades participativas.

En conclusión, **BIOLOGÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA** es un libro texto que permite visualizar a estos vertebrados como animales increíbles desde muchos aspectos de su biología; la diversidad en su morfología, comportamiento y ecología son prueba viviente de su expresión en el mundo natural, siendo moldeado por intrincados procesos evolutivos. Que aún falta mucho por conocer. Además, es claro que se requiere desarrollar estrategias de conservación de los anfibios y reptiles debido a su gran importancia en el flujo de nutrientes, y por lo tanto, en los bienes y servicios ambientales que se obtienen del buen funcionamiento de un ecosistema; por ejemplo, producción de oxígeno, calidad y cantidad de agua y patrimonio paisajístico. En este sentido, es importante conocer para valorar y conservar.



GLOSARIO

El presente glosario está basado en el conocimiento propio de los autores de este libro o es basado en los textos publicados por Wrihgt (1995), Whitters (1998), Díaz et al. (2007), Wells (2007), Lynch & Suárez (2011); Clewell & Aronson (2013); Vitt & Caldwell (2014) y MADS (2015).

Adaptación: cualquier característica o conjunto de caracteres funcionales cuyo origen o mantenimiento está explicado por selección natural, y favorece la probabilidad de que los individuos que la poseen dejen más descendencia que los individuos que no poseen dicha característica.

Amoniotelismo: es la forma más primitiva de excreción de nitrógeno a través de la orina.

Áreas protegidas: son áreas que han sido asignadas y administradas para establecer objetivos de conservación, por parte de las autoridades competentes.

Comercio ilegal de especies: extracción, comercio y tenencia ilegal de vida silvestre sin ningún tipo de permiso de la autoridad competente, con el objeto de conseguir beneficios o ventajas económicas en el ámbito nacional e internacional.

Conservación: método de la biología que estudia el mantenimiento en el tiempo, utilización razonable de los recursos ambientales de un ecosistema, paisajes, comunidades, poblaciones, especies, subespecies y variedades, todo ello en interacción con la realidad social y económica de la sociedad humana.

Conservación *in situ*: tipo de conservación que se desarrolla dentro de los hábitats naturales y busca el mantenimiento y recuperación de poblaciones viables de las especies en su entorno natural. En el caso de especies domesticadas o cultivadas, se busca que se desarrollen en propiedades con constante monitoreo.

Conservación *ex situ*: tipo de conservación que se desarrolla fuera del hábitat natural de las especies, en espacios que se encuentran debidamente acondicionados para la reproducción, cría, mantenimiento y manejo de la flora y fauna amenazadas. Dichos programas de reproducción, recuperación y rehabilitación de especies complementan las actividades desarrolladas dentro de la conservación *in situ*, al permitir translocar especies nuevamente en sus hábitats naturales.

Denudación: procesos que determinan la degradación del suelo o de la superficie de un terreno.

Disco oral: estructura carnosa que rodea la boca de los renacuajos. En el disco oral se encuentran las estructuras queratinizadas o picos, las hileras de dientes, y los labios que soportan las hileras.

Diversidad biológica: se conoce como la variabilidad de organismos, tanto animales como vegetales, en donde se incluyen los hábitats terrestres y acuáticos y la diversidad de cada especie.

Ectotermia: proceso por el cual los organismos regulan su temperatura corporal a través del intercambio de energía con el ambiente externo.

Endémico: término usado en biología que indica que la distribución de un taxón de flora o fauna está limitada a un área geográfica específica y no se encuentra en ninguna otra parte.

Enfermedades infecciosas emergentes: son enfermedades actuales que han aparecido o han aumentado su frecuencia, alcance geográfico, o ambos, y cuya incidencia aumenta debido a diferentes factores bióticos y abióticos y amenazan con aumentar en el futuro.

Especie introducida: especie no nativa o foránea, que ha sido transportada a una zona fuera de distribución natural por actividades humanas.

Especie nativa: especie que se encuentra dentro de su rango de distribución original.

Espiráculos: orificio que conecta al exterior el saco branquial de los renacuajos. Por este orificio sale el agua luego de atravesar el saco branquial.

Filogenia: se enfoca en encontrar las relaciones genéticas entre las especies. La idea básica es comparar caracteres específicos (características) de la especie bajo el supuesto de que especies son similares genéticamente.

Flujo genético: desplazamiento de alelos de una población a otra población.

Grupo monofilético (clado): grupo formado por un ancestro en común y todos sus descendientes.

Grupo parafilético: grupo de taxa que comparte un ancestro en común, pero no a todos los descendientes de este.

Hábitos fragmóticos: comportamiento en el cual algunas especies de anuros usan su cuerpo, especialmente la cabeza para la oclusión de una cavidad y así evitar la depredación y especialmente la pérdida de agua.

Heliotermita: captación de energía por parte de los organismos a partir de la transferencia de la radiación solar.

Hipernatremia: trastorno metabólico causado por un desequilibrio hidroelectrolítico que lleva a una concentración alta anormal de sodio en la sangre como consecuencia de bajos niveles de hidratación.

Histéresis térmica: mecanismo para reducción del punto de congelamiento de los fluidos sin cambiar el punto de fusión para evitar el congelamiento por parte de algunas especies.

Homeóstasis: manutención de los procesos coordinados por la estabilidad de los ajustes fisiológicos para regular el medio interno independiente de los cambios presentes en el medio externo a través del tiempo.

Lissamphibia: subclase de Amphibia en la cual se incluyen las formas modernas de los tres órdenes de anfibios: Anura, Caudata y Gymnophiona.

Metamorfos: último estadio de la metamorfosis de un anfibio.

Microclima: clima en una escala individual compatible con el tamaño corporal de los organismos.

Narinas: orificios nasales de un organismo por donde entra el aire, y lo conduce al interior de la boca.

Órgano de Bidder: órgano capaz de producir células germinales femeninas en machos y hembras. En machos, se encuentra en la parte anterior de los testículos, y es considerado un ovario rudimentario.

Pérdida de hábitat: proceso por el cual un ecosistema es transformado por diferentes actividades de índole antrópogenico. Las especies allí presentes, son obligadas a dejar su hábitat y ocasiona reducción en la biodiversidad.

Recuperación (*reclamation*): proceso que permite retornar la utilidad del ecosistema respecto a la prestación de servicios ecosistémicos diferentes a los del ecosistema de referencia, lo que permite su integración ecológica y paisajística al entorno.

Referencias intermedias: expresiones bióticas existentes entre el estado actual del área degradada y el sistema natural de referencia deseado.

Rehabilitación ecológica (*rehabilitation*): proceso que lleva el sistema degradado a un sistema semejante al ecosistema de referencia, este debe ser autosostenible para poder preservar algunas especies y prestar servicios ecosistémicos.

Restauración ecológica: proceso para el restablecimiento del ecosistema degradado a una condición semejante al ecosistema de referencia respecto a los atributos de la biodiversidad: composición, estructura y funcionamiento; el ecosistema resultante debe ser un sistema autosostenible y debe garantizar la conservación de especies, del ecosistema en general así como de la mayoría de sus servicios.

Selección natural: es un proceso donde los individuos que compiten por un recurso generan variaciones en sus características fenotípicas, las cuales si son exitosas incrementarán su frecuencia en generaciones futuras.

Selección sexual: proceso que ocurre en las poblaciones, donde individuos con ciertas características ganan ventajas reproductivas sobre con específicos.

Sinapomorfía: carácter compartido y derivado de un grupo monofilético.

Sinonimia: más de un nombre científico asignado a un mismo taxón que no se considera válido, debido a un concepto nomenclatural o taxonómico.

Termoconformación: capacidad de organismos para tener su temperatura corporal equivalente a las temperaturas ambientales disponibles.

Termorregulación: es la manutención invariable de la temperatura corporal de los organismos dentro de los límites fisiológicos sobre una franja de temperaturas ambientales.

Temperatura: magnitud escalar de la función creciente del grado de agitación de las partículas presentes en los sistemas. A mayor agitación de las partículas mayor será la temperatura.

Tigmotermia: transferencia de energía entre el sustrato y los organismos por contacto directo.

Tipo funcional de planta (TFP): se consideran ensamblajes de plantas parecidas ecológicamente que difieren en su taxonomía y que han sido propuestos a partir de conjuntos de rasgos de vida considerados útiles para abordar, en este caso, la restauración ecológica.

Tubo cloacal: orificio de la cloaca ubicado en un pequeño tubo, por donde excretan los renacuajos.

Ureotelismos: eliminación de ácido úrico como excreta nitrogenada.

Vegetación: conjunto de individuos de plantas que se establecen en un área determinada de manera diferencial en composición, estructura y distribución.

