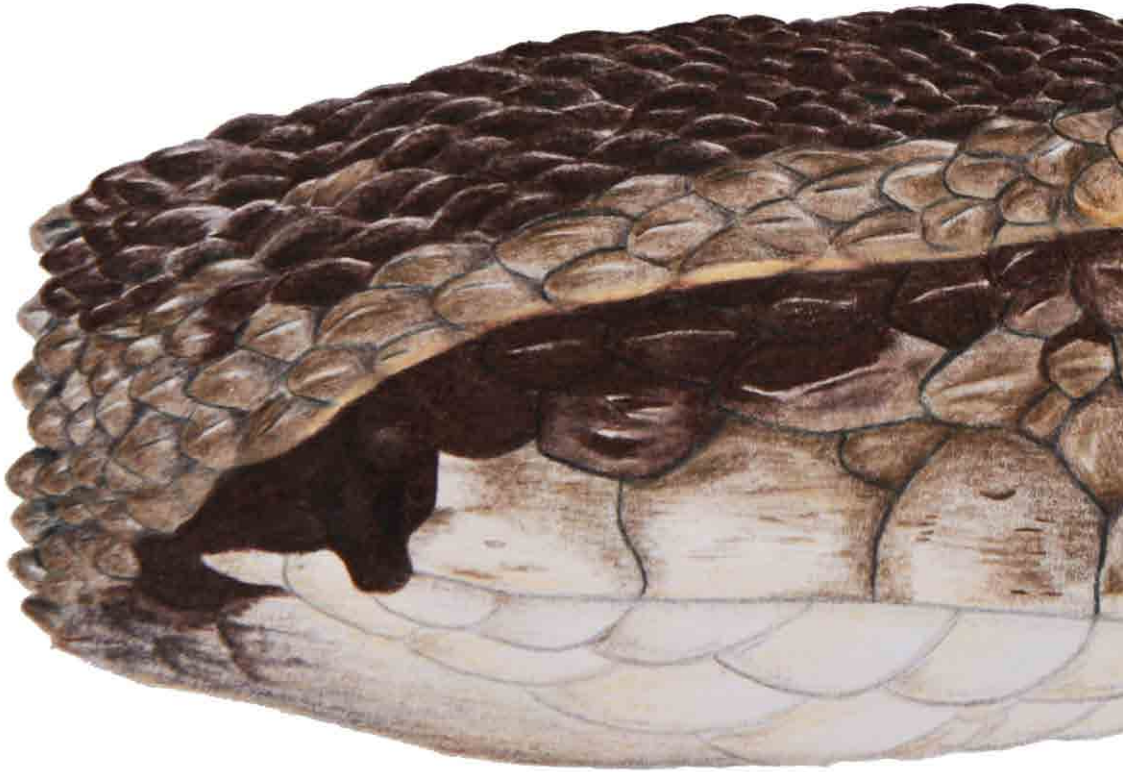


Wilmar Bolívar-García  
Andrés Gómez-Figueroa  
Argelina Blanco-Torres  
Alan Giraldo



***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
<b>Squamata (Saurios)</b>		
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		
<b>Squamata (Serpentes)</b>		
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>Pseudoboa newwiedii</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
<b>Crocodylia</b>		
Alligatoridae	<i>Caiman crocodilus</i>	Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015
<b>Testudines</b>		
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).

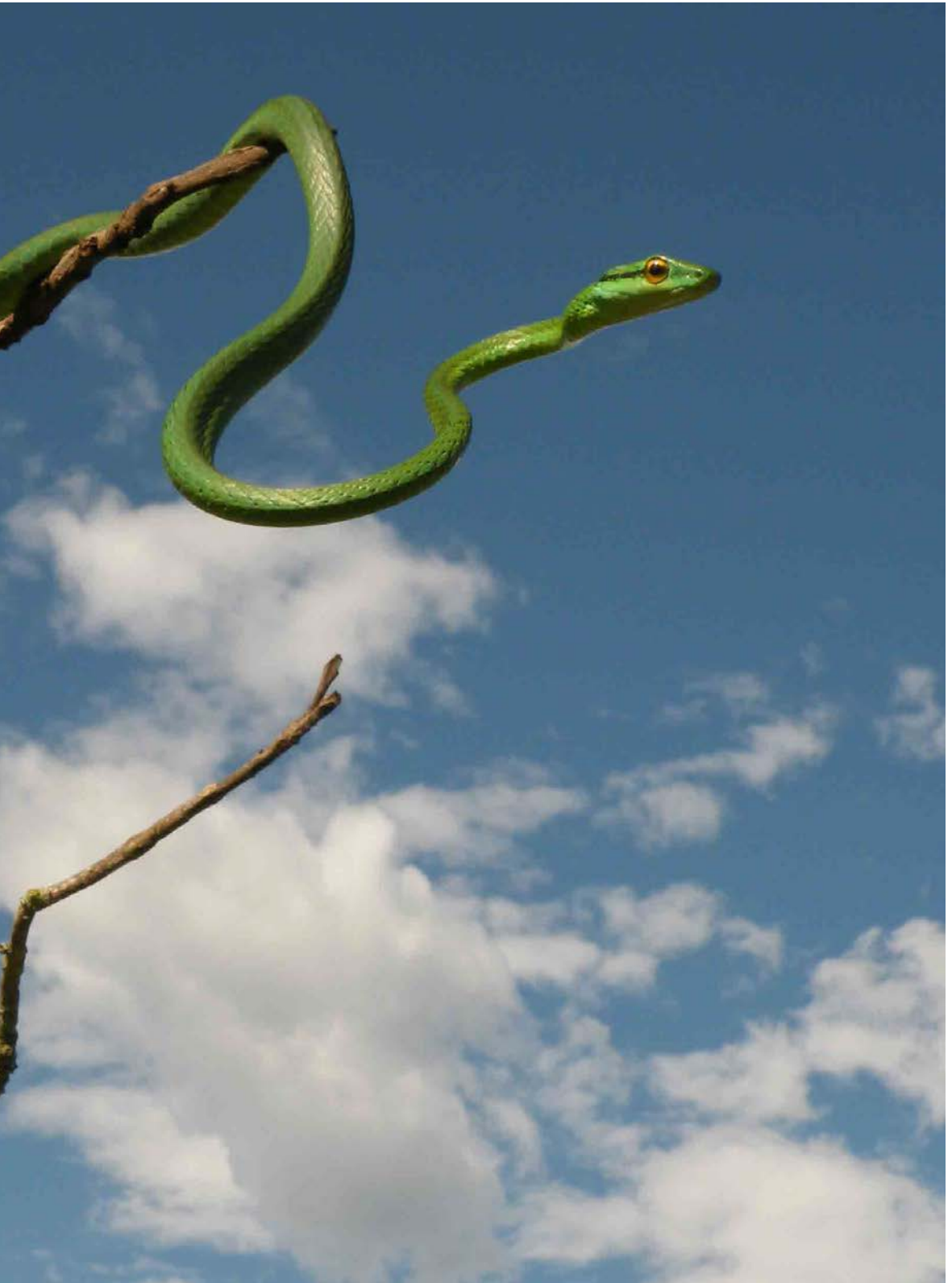
### **Serpientes**

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*

emíddos (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.
- Pfaller, 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.