

Fernando Vargas-Salinas
Teddy Angarita-Sierra
Ana María Ospina-L.
Andrés A. Rocha-Úsuga
Luis Alberto Rueda-Solano



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*

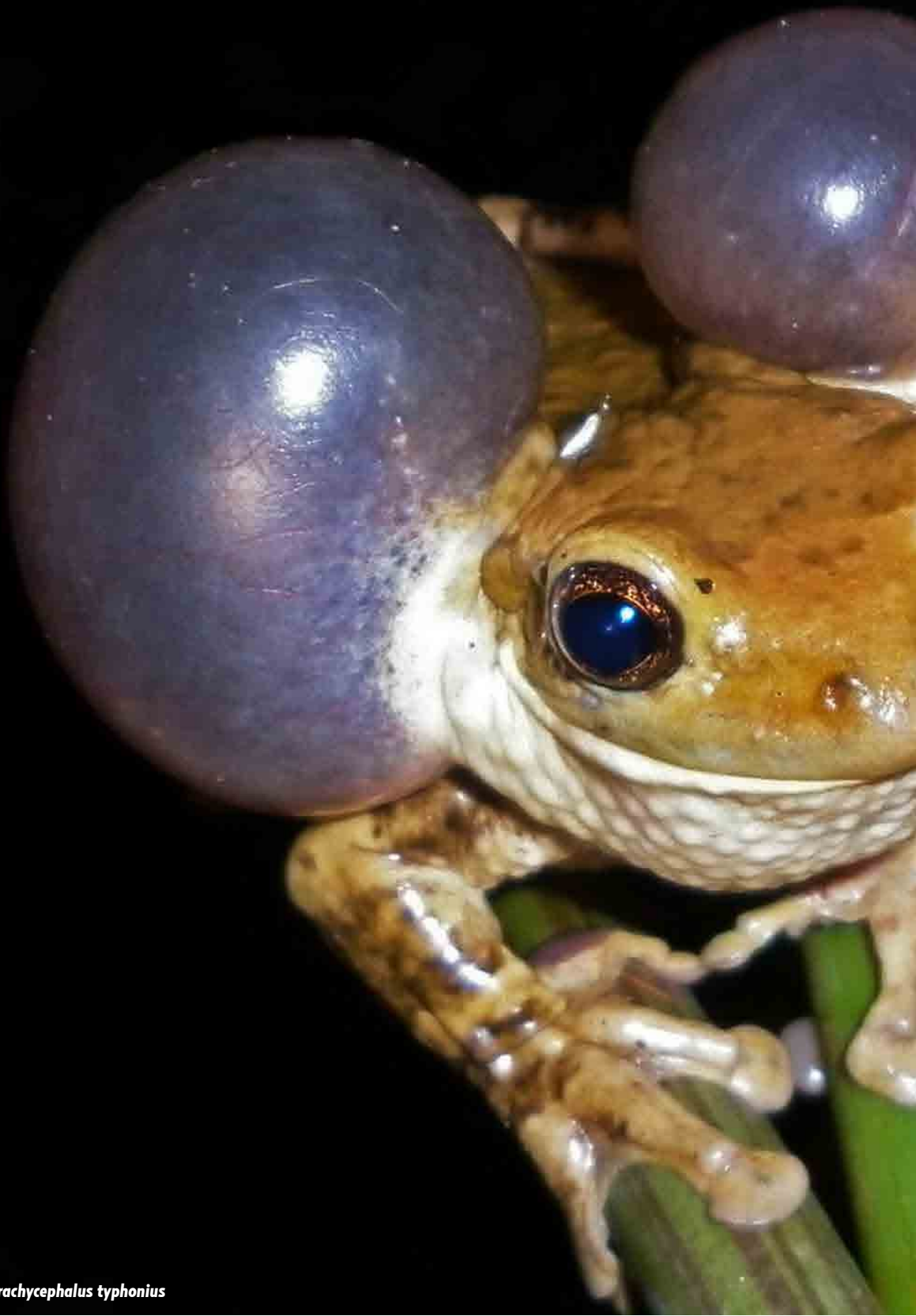
Andrés A. Rocha-Úsuga

*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).

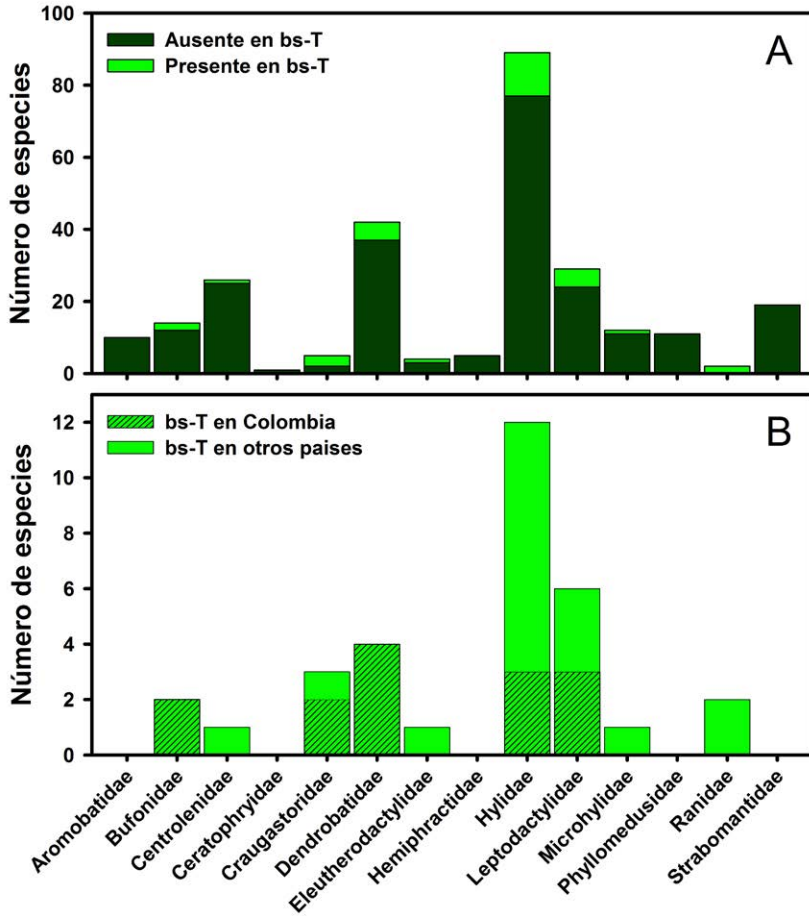


Figura 1. Resumen del estado de conocimiento sobre el canto de advertencia en anuros de Colombia. Número de especies en Colombia para los cuales se ha descrito el canto de advertencia y cuántas de dichas especies habitan en bs-T (A); de dichas especies en bs-T, se ha descrito el canto de advertencia 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 heterospecíficos 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 heterospecíficos. 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 pudiesen 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).

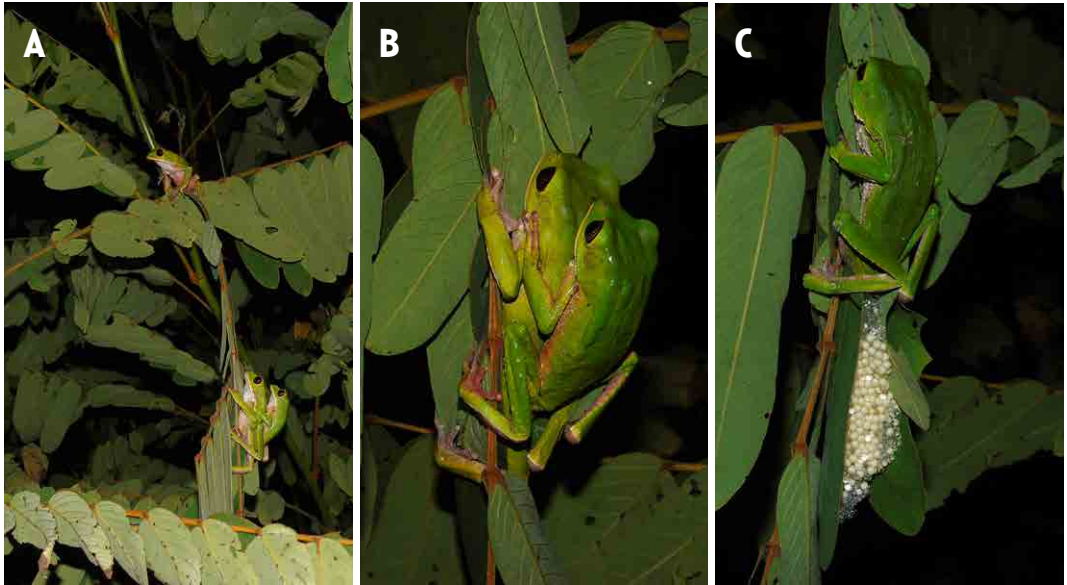


Figura 4. *Phyllomedusa venusta* es una rana arbórea de reproducción explosiva cuyo modo reproductivo consiste en huevos arbóreos que al eclosionar permiten que los embriones caigan al agua donde terminan su metamorfosis. Ranas en cortejo (A), ranas en amplexus (B), postura de los huevos (C).

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.

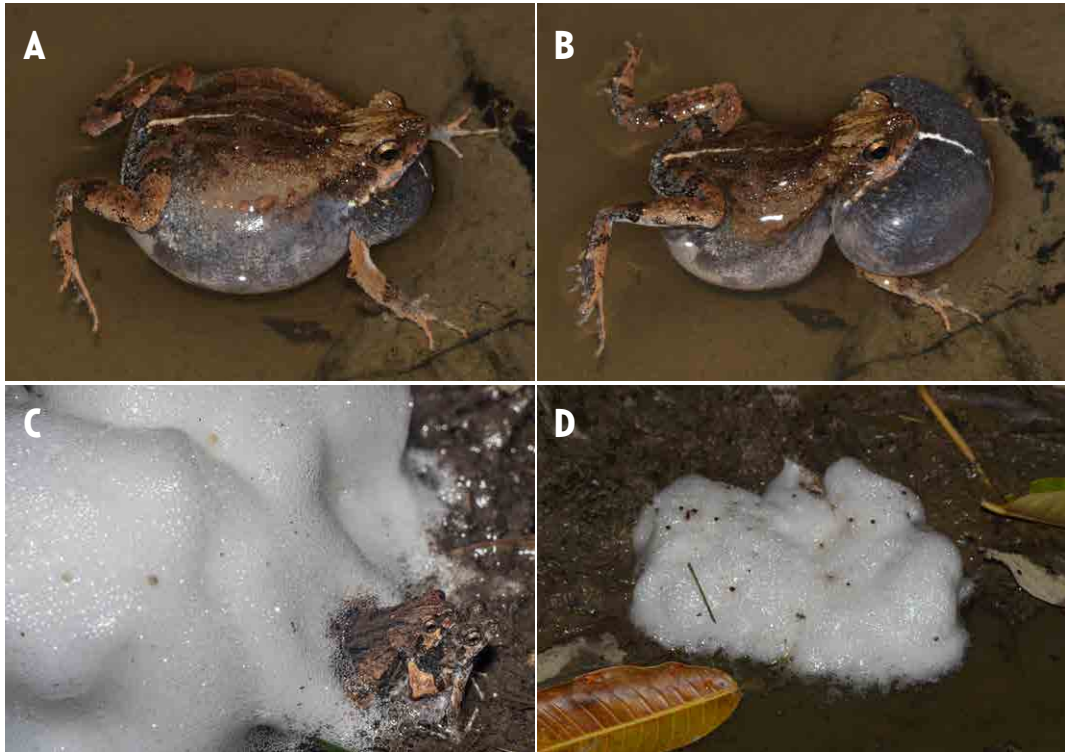


Figura 5. Secuencia del comportamiento reproductivo en la rana túngara, *Engystomops pustulosus*. Macho cantando desde la superficie del agua para atraer pareja (A y B), y construcción del nido de espuma donde serán depositados los huevos y el esperma para su fertilización y desarrollo de los embriones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

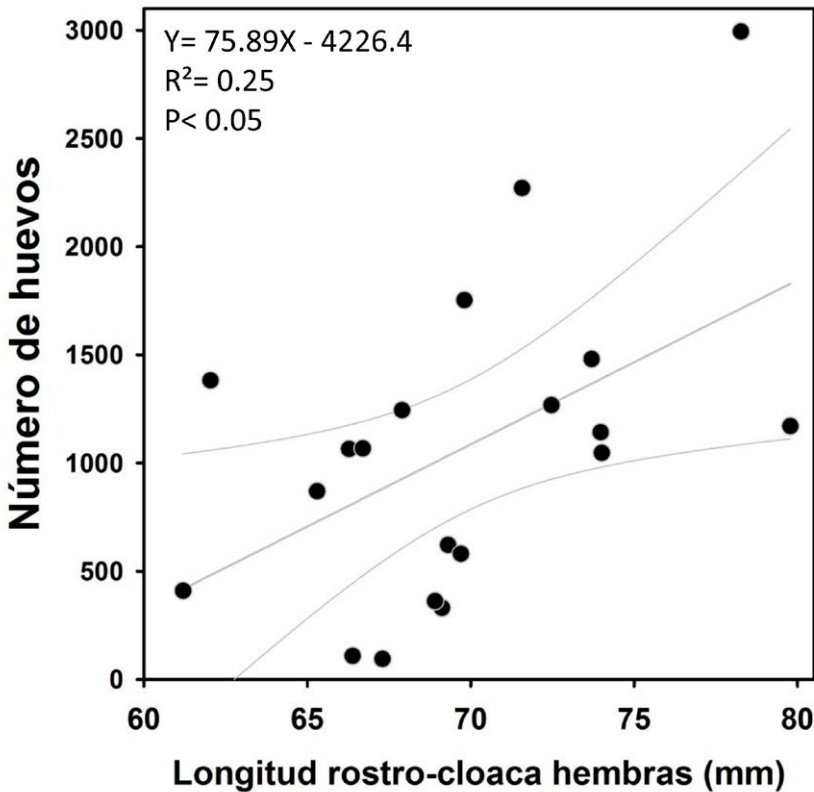


Figura 9. Relación entre tamaño corporal (longitud rostro-cloaca, LRC) y tamaño de posturas (número huevos) en hembras del sapo cornudo *Ceratophrys calcarata* (Ceratophryidae). En especies como esta, donde el modo reproductivo es con ovoposición acuática, el tamaño de las posturas es mayor al presente 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 huevecillos 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 maternal 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) hipotizaron 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 scorioides</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 & Dinkelacker 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.
- Fritzsche, 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 de 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-Palares, 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-Palares, 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.