

Juan E. Carvajal-Cogollo
Vladimir Bernal-González
Azarys Paternina-Hernández
Javier Andrés Muñoz-Avila
José Nicolás Urbina-Cardona
Fernando Vargas-Salinas



Micurus dumerilii



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



Micrurus mipartitus



Juan E. Carvajal-Cogollo

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

Vladimir Bernal-González

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

Azarys Paternina-Hernández

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

Javier Andrés Muñoz-Avila

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

José Nicolás Urbina-Cardona

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

Fernando Vargas-Salinas

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





Anolis biporcatus

RESUMEN

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

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



Basiliscus galeritus



INTRODUCCIÓN

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

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

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



Polychrus marmoratus

DETERMINANTES AMBIENTALES DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES

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

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

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



Caiman crocodilus

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

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

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

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

USO DE HÁBITAT Y MICROHÁBITAT

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LOS ENSAMBLAJES EN PAISAJES TRANSFORMADOS

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

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

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

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

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

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

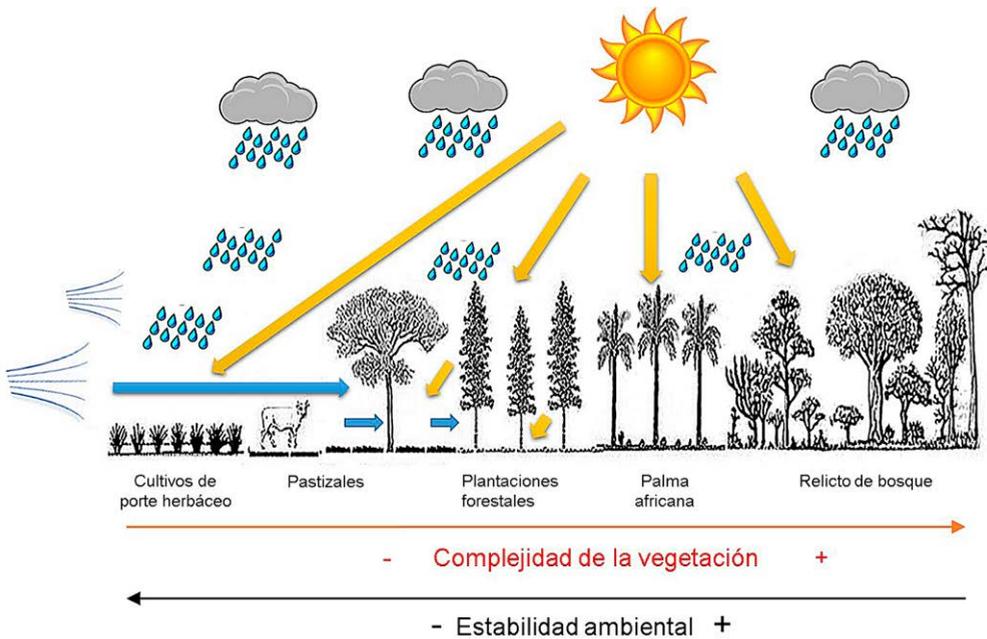


Figura 1. Cambios en las condiciones ambientales a lo largo de un gradiente de complejidad de vegetación en bosque seco tropical (Bernal-González & Carvajal-Cogollo 2019).



Dendropsophus microcephalus

ESTRUCTURA FENOTÍPICA Y FILOGENÉTICA DE ENSAMBLAJES

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

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

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

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

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

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

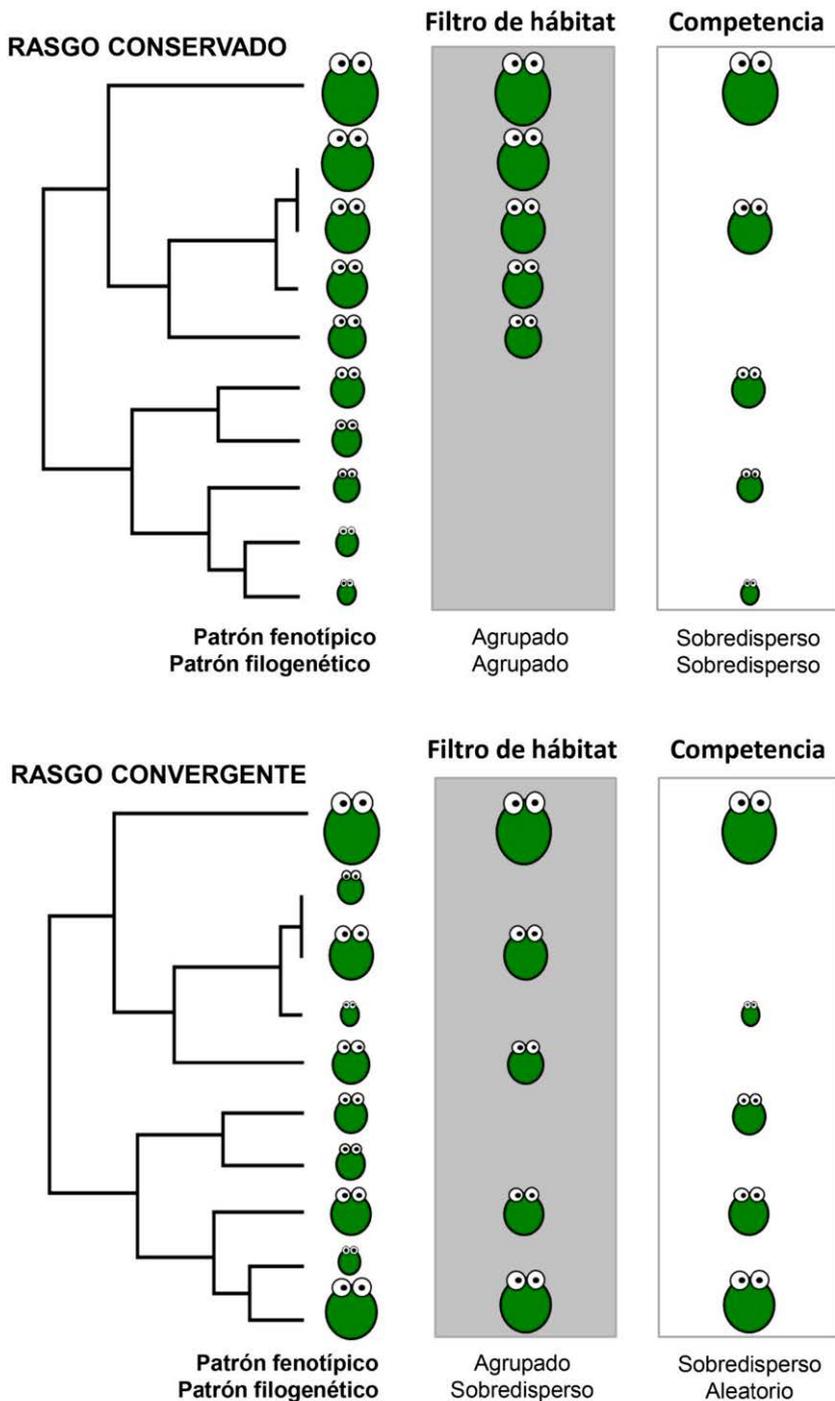


Figura 2. Predicciones sobre la estructura fenotípica y filogenética de un ensamblaje de anillos hipotético como respuesta a procesos de competencia interespecífica y filtro de hábitat. En este ejemplo utilizamos como rasgo fenotípico el tamaño corporal bajo un escenario de patrón de evolución conservado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

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

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

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

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

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

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

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

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

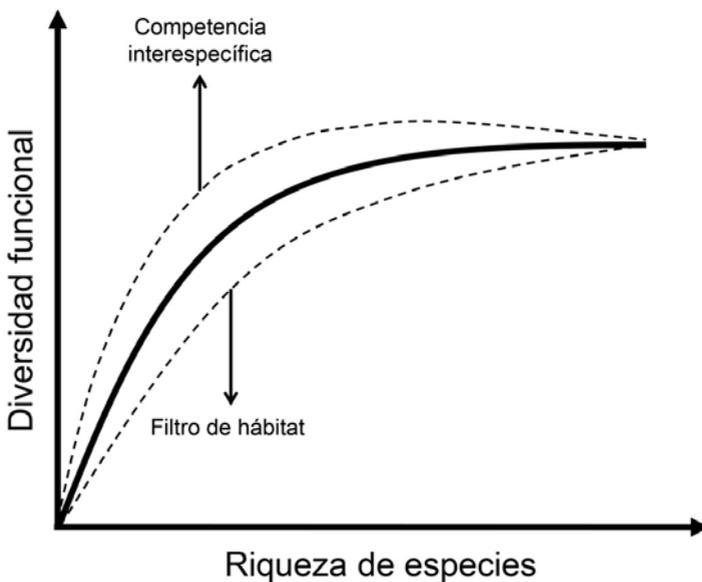


Figura 3. Relación hipotética entre diversidad taxonómica y funcional en ensamblajes de especies. Nótese que a una diversidad taxonómica dada, la competencia interespecífica tiende a incrementar la diversidad funcional de un ensamblaje mientras que los procesos de filtro de hábitat tienden a disminuirla.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

DIVERSIDAD FUNCIONAL, DIVERSIDAD FILOGÉNÉTICA Y SERVICIOS ECOSISTÉMICOS



Kinosternon leucostomum

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

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

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

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

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

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

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

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





Scarthyla vigilans

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

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

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

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

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

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

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

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

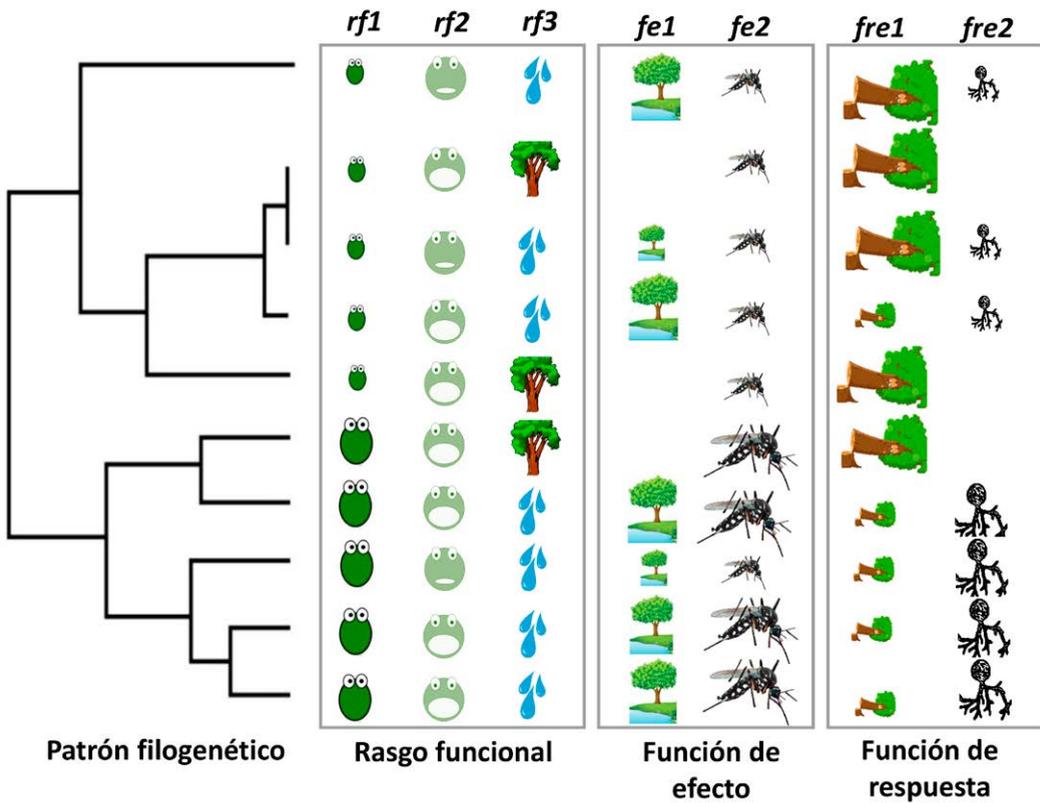


Figura 4. Ejemplo hipotético que muestra la relación entre afinidad filogenética entre especies de anfibios anuros, sus rasgos funcionales y las funciones de efecto y de respuesta de dichos rasgos funcionales a filtros ambientales. *rf1*: rasgo funcional tamaño corporal, *rf2*: rasgo funcional ancho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



Rhinella horribilis

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

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

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



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

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

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

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





Craugastor raniformis

CONCLUSIÓN

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



Leptophis ahaetulla

REFERENCIAS

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

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

Sibon nebulatus



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

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



Phyllomedusa venusta



Lithobates vaillanti

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

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

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

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