



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**RESPUESTA DE LOS ENSAMBLAJES
DE ANFIBIOS Y REPTILES A LOS
CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL
SUELO, EN LOCALIDADES DEL
DEPARTAMENTO DEL CESAR-
COLOMBIA**

VLADIMIR ANDRÉS BERNAL GONZÁLEZ

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES**

JUNIO DE 2014

**RESPUESTA DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y
REPTILES A LOS CAMBIOS EN LA COBERTURA DEL
SUELO, EN LOCALIDADES DEL DEPARTAMENTO DEL
CESAR-COLOMBIA**

Posgrado en Ciencias-Biología: Línea Biodiversidad y Conservación

**Proyecto de tesis para optar al título de Magíster en Ciencias Biológicas-Línea
Biodiversidad y Conservación**

Estudiante

Vladimir Andrés Bernal González
Código 01190440

Director

J. Orlando Rangel-Ch
Profesor Titular
Instituto de Ciencias Naturales
Universidad Nacional de Colombia

Codirector

Juan E. Carvajal-Cogollo
Investigador Asociado
Grupo de Investigación en Biodiversidad y Conservación

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Biología**

Bogotá, Junio de 2014

AGRADECIMIENTOS

A mi director J. Orlando Rangel-Ch. por sus orientaciones, enseñanzas y colaboración a lo largo de la realización de mis estudios de maestría.

A mi codirector y mentor Juan E. Carvajal-Cogollo, por sus enseñanzas, sus consejos, su paciencia, su colaboración, su amistad y apoyo durante mi paso por la academia, por permitirme aprender de su experiencia en el campo de la ecología y herpetología.

Al grupo de reptiles del Instituto de Ciencias Naturales, en cabeza de la profesora Olga Castaño, a Gladys Cárdenas, a Rafael Moreno, a Guido Medina por permitirme hacer parte de este magnífico colectivo, así como por sus consejos y tardes amenas.

A Javier Cabrejo, Luis Rojas, Johann Cárdenas, Yeny López, Azarys Paternina, Alexander Trujillo y Elena Rubio, por su colaboración en aquellas jornadas de campo y buenos momentos en el desarrollo de la fase de campo de la tesis.

A las entidades financiadoras del proyecto de investigación, CORPOCESAR y la Universidad Nacional de Colombia- Instituto de Ciencias Naturales.

Al señor Luis y la señora Rosa administradores de la finca Río de Janeiro, en el Jabo. A Ángel Fajardo administrador de la Finca la Mano de Dios y al grupo Oleflores por permitirnos la entrada a sus predios, la hospitalidad y facilitarnos la logística para realizar el trabajo de campo.

A mis padres y hermanos

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|--|----|
| RESUMEN GENERAL | 10 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 12 |
| MARCO TEÓRICO | 15 |
| La transformación de los hábitats y la agricultura: efectos sobre los anfibios y reptiles | 15 |
| El cambio de uso y la cobertura del suelo | 17 |
| La transformación del bosque seco estacional en paisajes rurales | 17 |
| Grupos ecológicos, una herramienta para medir los efectos de las alteraciones en el ambiente | 19 |
| EL CAMBIO EN LA COBERTURA DEL SUELO Y LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES | 19 |
| PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS | 21 |
| OBJETIVOS | 22 |
| Objetivo General..... | 22 |
| Objetivos Específicos | 22 |
| Literatura citada | 23 |
| CAPÍTULO I | 32 |
| DINÁMICA ESPACIO TEMPORAL DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN PAISAJES RURALES EN EL CARIBE COLOMBIANO | 32 |
| RESUMEN | 33 |
| INTRODUCCIÓN..... | 34 |
| MÉTODOS | 36 |
| Área de estudio..... | 36 |
| Muestreos y diseño de la investigación..... | 37 |
| Análisis de datos | 39 |
| RESULTADOS | 40 |
| Riqueza de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural | 40 |
| Riqueza de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje rural y época climática | 41 |
| Estructura de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural y épocas climáticas . | 46 |
| Variables ambientales y estructurales del hábitat vs. estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles | 51 |
| DISCUSIÓN..... | 56 |
| Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural..... | 56 |
| Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje..... | 56 |

| | |
|---|------------|
| La estacionalidad de las lluvias en el paisaje rural..... | 59 |
| Variables ambientales y estructurales vs. estructura y composición de anfibios y reptiles | 60 |
| CONSIDERACIONES FINALES | 61 |
| Literatura citada..... | 62 |
| CAPITULO II..... | 72 |
| GRUPOS ECOLÓGICOS DE ANFIBIOS Y REPTILES, EN EL PAISAJE RURAL DE LA CUENCA DEL RÍO CESAR, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA..... | 72 |
| RESUMEN | 73 |
| INTRODUCCIÓN | 74 |
| MÉTODOS | 75 |
| Área de estudio..... | 75 |
| Diseño de la investigación | 76 |
| Muestreos de anfibios y reptiles | 76 |
| Rasgos de historia de vida y grupos ecológicos | 76 |
| Análisis de datos | 77 |
| <i>Grupos ecológicos y su distribución en el paisaje rural</i> | <i>77</i> |
| <i>Métricas de diversidad de los rasgos de historia de vida.....</i> | <i>77</i> |
| RESULTADOS | 78 |
| Grupos ecológicos en el paisaje rural y elementos del paisaje | 78 |
| Abundancia y distribución de los grupos ecológicos en el paisaje rural y épocas climáticas..... | 86 |
| Relación de los grupos ecológicos y los elementos del paisaje. | 90 |
| Métricas de los rasgos de historia de vida de las especies en los elementos del paisaje rural. | 93 |
| DISCUSIÓN | 94 |
| Lagartos..... | 96 |
| Métricas de los rasgos de historia de vida de las especies en los elementos del paisaje rural. | 98 |
| CONSIDERACIONES FINALES | 98 |
| IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN..... | 99 |
| Literatura citada | 101 |
| CAPITULO III | 111 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 111 |
| Respuesta de los ensamblajes de anuros, lagartos y serpientes a la transformación de las coberturas vegetales por paisajes rurales. | 112 |
| Literatura citada..... | 114 |

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Ubicación del paisaje rural en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. El recuadro encierra los sectores centro y norte de la cuenca y los puntos indican la ubicación de cada uno de los elementos del paisaje muestreados.37
- Figura 2.** Diseño de la investigación, con las medidas y características del bloque y los transectos. El ejemplo corresponde al bloque y los transectos muestreados en el cultivo de palma africana38
- Figura 3.** (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua), hasta el doble del tamaño de la muestra más pequeña de la riqueza de ranas. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.43
- Figura 4.** (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua, hasta el doble del tamaño de la muestra de referencia más pequeño) de la riqueza de lagartos. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción basada en el alcance del muestreo (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.44
- Figura 5.** (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua, hasta el doble del tamaño de la muestra de referencia más pequeño) de la riqueza de serpientes. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción basad en el alcance del muestreo (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.46
- Figura 6.** Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de las ranas registradas en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (a) arroz, (b) cultivo de palma africana, (c) remanente de bosque, (d) eucalipto, (e) pastizal arbolado. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.48
- Figura 7.** Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de lagartos registrados en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (a) remanente de bosque, (b) cultivo de palma africana, (c) pastizal, (d) eucalipto, (e) pastizal arbolado. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.49
- Figura 8.** Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de serpientes registrados en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) plantación de palma africana. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.51
- Figura 9.** Análisis de dbRDA de la estructura y composición del ensamblaje de: a) ranas, b) lagartos, c) serpientes, en los elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. T.amb: temperatura ambiente, H. R: Humedad relativa, Dist. cuer agua: distancia a cuerpos de agua. Cob. Hoja (%): Cobertura de hojarasca, Gro hoj (cm): espesor de la capa de hojarasca, % Cob. De arbol: Cobertura de arbolitos. Cul: cultivo; Plan: plantación; Rem: remanente55
- CAPITULO II. GRUPOS ECOLÓGICOS DE ANFIBIOS Y REPTILES, EN EL PAISAJE RURAL DE LA CUENCA DEL RÍO CESAR, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA 72**

| | |
|---|-----------|
| Figura 1. Grupos ecológicos de ranas en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia..... | 81 |
| Figura 2. Proporción de los grupos ecológicos de ranas (a), en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 2. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación | 82 |
| Figura 3. Grupos ecológicos de lagartos en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia..... | 83 |
| Figura 4. Proporción de los grupos ecológicos de lagartos, en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 2. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación | 84 |
| Figura 5. Grupos ecológicos de lagartos en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia. Tmel: <i>Tantilla melanocephala</i> , Pgui: <i>Phimophis guianensis</i> , Opet: <i>Oxyrhopus petolarius</i> , Mdiss: <i>Micrurus dissoleucus</i> , Lsep: <i>Leptodeira septentrionalis</i> , Oaen: <i>Oxybelis aeneus</i> , Llin: <i>Lygophis lineatus</i> , Emel: <i>Erythrolamprus melanotus</i> , Plan: <i>Porthidium lansbergii</i> , Crus: <i>Corallus ruschenbergii</i> , Cdur: <i>Crotalus durissus</i> | 85 |
| Figura 6. Proporción de los grupos ecológicos de serpientes, en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 2. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación | 86 |
| Figura 7. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de ranas registrados en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) arroz, (B) cultivo de palma africana, (C) remanente de bosque, (D) plantación de eucalipto, (E) pastizal arbolado. 1: NoTeM1Me, 2: NoTeM2Me, 3: DNTeM2Pe, 4: DNTeM1Gra, 5: NoTeM2Gra, 6: DNTeM1Pe, 7: NoArM1Pe, 8: NoTeM1Gra, 9: NoArM1Gra..... | 87 |
| Figura 8. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de lagartos registrados en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) cultivo de palma africana, (C) plantación de eucalipto, (D) pastizal, (E) pastizal arbolado. 1: OviDiHeGraTe, 2: OviDiHeMeTe, 3: OviDiHePeSar, 4: OviDiHTPeAr, 5: OviDiTiPeFos, 6: OviNoTiMeAr, 7: OviDiHeGraAr, 8: OviDiHePeTe, 9: ViDiHeMeSar..... | 89 |
| Figura 9. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de serpientes registradas en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) cultivo de palma africana. 1: OviNoTiAcMeSar, 2: OviDiHeAcGraAr, 3: OviNoTiAcMeTe, 4: OviDiHeAcMeTe, 5: OviDiTiAcMeTe, 6: ViNoTiPasGraTe, 7: ViNoTiPasMeTe, 8: OviNoTiPasMeSar, 9: ViNoTiAcGraAr..... | 89 |
| Figura 10. Asociación de los Grupos ecológicos de las especies de ranas y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos del paisaje: B, remanente de bosque; Pal, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Par, pastizal arbolado; Arr, cultivo de arroz. Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2. | 90 |
| Figura 11. Asociación de los grupos ecológicos de las especies de lagartos y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos del paisaje: B, remanente de bosque; Pal, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Par, pastizal arbolado; Arr, cultivo de arroz; Pa, pastizal Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2. | 91 |
| Figura 12. Asociación de los grupos ecológicos de las especies de serpientes y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos | |

| | |
|--|------------|
| del paisaje: B, remanente de bosque; Pal, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Pa, pastizal Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2..... | 92 |
| Figura 13. Actividades recomendadas para la protección de la diversidad de anfibios y reptiles en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar..... | 101 |
| CAPÍTULO III. DISCUSIÓN GENERAL..... | 111 |
| Figura 1. Gradiente de simplificación de la estructura de la vegetación en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar..... | 114 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|-----------|
| CAPÍTULO I. DINÁMICA ESPACIO TEMPORAL DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN PAISAJES RURALES EN EL CARIBE COLOMBIANO..... | 32 |
| Tabla 1. Riqueza y abundancia de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje rural y época climática en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia..... | 41 |
| Tabla 2. Modelos mejor ajustados según el criterio de información de Akaike-correctado: AICc, organizados por el número de variables incluidas en el modelo, que explican la variación de los ensamblajes de ranas en los elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. | 53 |
| CAPÍTULO II. GRUPOS ECOLÓGICOS DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES, EN UN PAISAJE RURAL DE LA CUENCA DEL RÍO CESAR, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA..... | 72 |
| Tabla 1. Índices de diversidad de los grupos ecológicos, por elemento del paisaje y época climática, en el paisaje rural de la cuenca de río Cesar, región Caribe de Colombia. | 93 |
| Tabla 2. Grupos ecológicos de las especies de ranas, lagartos y serpientes, su abundancia relativa y presencia en los elemento del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar- Región Caribe de Colombia | 78 |

RESUMEN GENERAL

Se determinó el efecto del cambio en la cobertura del suelo en localidades del departamento del Cesar, a través de la evaluación de la dinámica espacio-temporal de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes y el análisis de la distribución de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, en la región Caribe de Colombia. Se realizaron cuatro salidas de campo entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012, que abarcaron las épocas climáticas del año. Se seleccionaron los elementos del paisaje de pastizal, pastizal con árboles, cultivo de arroz y de palma africana, plantación de eucalipto y remanente de bosque seco tropical. Se registraron 882 individuos, que pertenecen a 13 especies de ranas, 14 especies de lagartos, 12 especies de serpientes. En el remanente de bosque se hallaron seis especies de ranas, 14 de lagartos y ocho de serpientes. En el cultivo de palma africana se registraron 10 especies de ranas, ocho de lagartos y cinco serpientes. En la plantación de eucalipto se hallaron cinco especies de ranas, cuatro de lagartos y una serpiente. En el pastizal arbolado se encontraron cuatro especies de ranas y cinco de lagartos. En el cultivo de arroz se registraron ocho especies de ranas y un lagarto. En el pastizal se encontró una especie de rana, siete especies de lagartos y una serpiente. La estructura y la composición de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes presentaron diferencias estadísticamente significativas entre todos los elementos del paisaje. Las ranas fueron el grupo con marcadas diferencias en la riqueza de especies. Las diferencias en la composición y la estructura de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, estuvieron estrechamente relacionadas con las condiciones ambientales y de calidad de los elementos del paisaje, factores determinantes para suplir los requerimientos fisiológicos de las especies. Las ranas, los lagartos y las serpientes se clasificaron en nueve grupos ecológicos cada uno, El grupo de ranas NoArM1Gra (Nocturnas, Arborícolas, modo reproductivo 1 y Grandes) y NoTeM2Me (Nocturnas, Terrestres, modo reproductivo 2 y Medianas) fueron los mejor representado en los elementos del paisaje, de lagartos fue OviDiHePeTe (Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Pequeños y Terrestres) y de serpientes fue OviNoTiAcMeSar (Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas). Se hallaron diferencias significativas en la distribución de los grupos ecológicos

de ranas, lagartos y serpientes entre los elementos del paisaje. La riqueza hallada en este estudio correspondió al 68% de las ranas, al 51% de los reptiles. Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, exhiben características generalistas en cuanto al uso de recursos y rasgos de historia de vida, como las tácticas de termorregulación, los tiempos de actividad, los amplios espectros alimentarios, que les permite amoldarse a las fluctuaciones ambientales del paisaje rural. La respuesta de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes, en los elementos del paisaje rural estuvo asociado con la capacidad que tienen las especies para aprovechar de los recursos y en la capacidad de hacer frente a las condiciones ambientales y de la estructura de la vegetación de cada elemento del paisaje.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El incremento de las actividades humanas para la producción de alimentos y uso de materias primas para suplir las necesidades de los mercados regionales y locales, han ocasionado la conversión de las coberturas vegetales originales, en paisajes altamente transformados (Perfecto *et al.*, 2009; Norris *et al.*, 2010; Rotem *et al.*, 2013). Estas actividades se han ligado con la extinción masiva y acelerada de especies que han puesto en riesgo la funcionalidad y la estabilidad de los ecosistemas a nivel global (Ehrlich & Ehrlich, 1981).

En la planicie de la región Caribe de Colombia los procesos de transformación de las formaciones vegetales originales, se remontan a las épocas precolombina y de postconquista (Etter, 2006). Un caso particular lo representa el bosque seco tropical estacional, que gracias a la fertilidad de sus suelos ha facilitado la adecuación de grandes extensiones de tierras para el establecimiento de sistemas agrícolas (ej. cultivos de arroz, maíz, plátano y yuca) y para pastos para pastoreo de ganado bovino (Murphy & Lugo, 1986; Janzen, 1988; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Etter *et al.*, 2008). Todos estos factores tensionantes han llevado al bosque seco tropical a ser considerado la formación vegetal más amenazada en el trópico (Milles *et al.*, 2006). Este patrón general de transformación de la planicie de la región Caribe también se observa en la cuenca del río Cesar, donde se estima que cerca del 95% de las coberturas de bosque seco estacional, han sido sustituidas principalmente por pastizales para ganadería, cultivos de palma africana, bosques ralos, cultivos de arroz y otros cultivos (Carvajal-Cogollo, 2014). Este mosaico de elementos del paisaje constituidos por sistemas productivos, con algunos remanentes de bosque dispersos es lo que se ha denominado paisajes rurales (Daily *et al.*, 2001).

Los paisajes rurales se caracterizan porque la calidad de los hábitats está muy influenciada por la intensidad de los diferentes tipos de intervención humana (Pereira & Daily, 2006). Todas estas variaciones, pueden tener efectos nocivos sobre la biodiversidad (Brown, *et al.*, 2011), ya que se producen cambios en los patrones espaciales y disminución en la calidad de los hábitats, producto de la pérdida, modificación y fragmentación de las coberturas originales (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007), que afecta negativamente a muchas especies de anfibios y reptiles, debido a su alta sensibilidad a las modificaciones que se presentan en su ambiente, atribuido a sus características fisiológicas y biológicas (Lehtinen *et al.*, 2003; Blaustein & Bancroft, 2007; Reading *et al.*, 2010). La

respuesta de estos grupos a la conversión de la vegetación, está determinada por los rasgos de historia natural de las especies y por las características del hábitat, que determinan la vulnerabilidad de las especies a las perturbaciones (Brown, 2001).

Existe un renovado interés por conocer la respuesta de la biota, al cambio de uso y cobertura del suelo en diferentes escalas (Wright, 2010; He & Hubbell, 2011), una herramienta importante en esta temática, es conocer la respuesta de grupos sensibles como los anfibios y los reptiles, los cuales debido a la transformación de sus hábitats, principalmente por paisajes rurales (Todd *et al.*, 2009; Reading *et al.*, 2010), enfrentan declive de las poblaciones a nivel global (Lips *et al.*, 2005; Araujo *et al.*, 2006; Brown *et al.*, 2008). Aunque se reconoce que la conversión de hábitats naturales, es seguida muchas veces por la pérdida de biodiversidad (Brook *et al.*, 2003), se estima que los paisajes rurales pueden soportar una proporción importante de la diversidad biológica, sobre todo cuando permanecen remanentes de bosque u otros tipos de vegetación compleja (Ranganathan *et al.*, 2008). Aspectos de la estructura de la vegetación como la cobertura del dosel y la estratificación, influyen en la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles (Conroy, 1999; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Estudiar la influencia de las diferentes coberturas presentes en los paisajes rurales, sobre los patrones de distribución, la riqueza, la estructura, la composición y los grupos ecológicos de los ensamblajes de anfibios y reptiles, es una línea de investigación necesaria para comprender el impacto de las actividades humanas sobre la biodiversidad en el país.

Los efectos de las actividades agrícolas y pecuarias sobre los grupos de anfibios y reptiles se han identificado en diferentes sitios (Wanger *et al.*, 2009; King *et al.*, 2010; Michael *et al.*, 2011; Curado *et al.*, 2011; Rotem *et al.*, 2013 entre otras), pero estudios sobre esta temática en el bosque seco estacional son pocos (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). Para la región Caribe de Colombia varias contribuciones han identificado los patrones de diversidad de los anfibios (Romero-Martínez & Lynch, 2012, Paternina-H. *et al.*, 2013) y los reptiles (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008, Medina-Rangel, 2011, Carvajal-Cogollo, 2014) en paisajes transformados, sin embargo la respuesta de los ensamblajes de los anfibios y los reptiles en paisajes rurales en el bosque seco tropical estacional, de la región Caribe ha sido poco documentada. No se ha considerado que al conocer la dinámica de los ensamblajes de anfibios y de reptiles en los paisajes rurales, se cuenta una herramienta relacionada con la inclusión de estas áreas en los planes y medidas de conservación de estos grupos.

Esta investigación aporta información sobre los efectos del cambio en la cobertura y uso del suelo a escala local y regional sobre la estructura, composición y grupos ecológicos de las especies de anfibios y reptiles en un paisaje rural (fragmento de bosque, plantaciones de palma africana y de eucalipto, pastizales con árboles, pastizal y cultivo de arroz). Se trata de identificar las características ambientales y la estructura de los diferentes elementos del paisaje que permitan explicar la abundancia y la composición de especies de anfibios y reptiles. Además de identificar los patrones en la distribución de los grupos ecológicos a través del gradiente de ambientes del paisaje rural. Con base en las observaciones de campo y nuestros resultados, se generaron recomendaciones para la conservación de los ensamblajes de anfibios y reptiles en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.

MARCO TEÓRICO

La transformación de los hábitats y la agricultura: efectos sobre los anfibios y reptiles

La fragmentación de las coberturas vegetales es un proceso que consiste en la división de áreas continuas de bosque o hábitat natural en partes más pequeñas (Wilcove *et al.*, 1986; Fahrig, 2003), fragmentos o parches, principalmente para establecer áreas con diferente uso del suelo, ya sean agrícolas o urbanos (Turner *et al.*, 2001; Fahrig, 2003). La transformación de los bosques (roza, tumba, quema entre otras), para establecimiento de cultivos y zonas de pastoreo es considerada por varios autores como una amenaza para la biodiversidad (Saunders *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 2001; Wretenberg *et al.*, 2007; Fargione *et al.*, 2008; Wilcove & Koh, 2010), ya que incluye actividades que conllevan la eliminación parcial y total de los bosques (León-García, 1987; Morales *et al.*, 2008). El uso de técnicas tradicionales de clareo y remoción de la vegetación natural, es preocupante en los trópicos, donde nuevas áreas de producción agrícola y pecuaria se establecen a un ritmo creciente (Etter *et al.*, 2008), lo cual altera las características propias de los ecosistemas, reduce el tamaño de los hábitats originales (Paoletti *et al.*, 1992; Andrén, 1996), influye en la pérdida de la calidad de los hábitats y cambia los patrones espaciales de los hábitats (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007).

La alta especificidad de hábitat y microhábitat que presentan algunos anfibios y reptiles, hace que numerosas especies de los bosques sean abundantes en áreas con densa cobertura vegetal, abundante hojarasca, alta humedad y temperaturas estables (Marsh & Pearman, 1997). Las alteraciones en las características de los hábitats y de los microhábitats significa para muchas especies la pérdida de su hábitat natural (Fahrig, 2003) y el origen de un nuevo hábitat para otras especies tolerantes a la perturbación. Las nuevas condiciones se pueden ver reflejadas en una menor disposición de recursos alimentarios y de microhábitats para la fauna de anfibios y reptiles, aumento en la abundancia de unas especies y disminución en la riqueza, lo cual pone en peligro la persistencia de anfibios y reptiles que posean baja habilidad de adaptación y dispersión (Pough, 1999; Young *et al.*, 2001; Lindenmayer & Fischer, 2006; Blaustein & Bancroft, 2007; Reading *et al.*, 2010).

Sin embargo, en las áreas de producción agrícola y pecuaria no todas las especies declinan hacia la extinción (Davies *et al.*, 2000). Existen elementos de los ensamblajes originales de anfibios y reptiles que pueden persistir en los cultivos y pastizales y sus microhábitats anidados (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008, Medina-Rangel, 2012; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2014). Aunque se ha identificado que la riqueza y abundancia de anfibios y reptiles depende de las características de la estructura vegetal (cobertura arbórea, herbácea, de hojarasca entre otras), la estabilidad ambiental en los hábitats y la cantidad de microhábitats disponibles (Marsh & Pearman, 1997; Urbina-Cardona & Londoño, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006), es probable que los cultivos que se acerquen más a la complejidad estructural de los bosques, alberguen una alta diversidad y que ésta disminuya hacia aquellos sistemas productivos con una estructura vegetal simple (ej. pastizales, cultivos de arroz, entre otras).

En las áreas agrícolas las especies más abundantes y frecuentes son generalistas típicas de hábitats abiertos o perturbados (Boshier *et al.*, 2004; Harvey *et al.*, 2006). En los lagartos las especies capaces de tolerar y hacer uso de las áreas modificadas presentan altos requerimientos térmico-energéticos para la activación del metabolismo y una estrategia de forrajeo activo que las hace especies exitosas en hábitats desprovistos de cobertura vegetal, como las áreas de pastoreo y cultivos herbáceos (Vitt *et al.*, 1977).

Según Janzen (1986), la naturaleza de las especies de la fauna silvestre que persisten o interactúan en los paisajes transformados, puede resumirse en dos grupos: uno representado por especies que pueden crecer y reproducirse en las áreas transformadas, caracterizado por organismos de fácil adaptación al disturbio o asociados a las actividades humanas y el segundo grupo conformado por especies procedentes de los fragmentos de bosque que permanecen en el paisaje transformado y hacen uso de los distintos hábitats (especies turistas). Además de estos dos grandes grupos, existen especies que se consideran restringidas a bosques maduros y que son capaces de sobrevivir y reproducirse en paisajes modificados (Chazdon *et al.*, 2009; Dirzo *et al.*, 2011), sin embargo hay que considerar que cada uno de los grupos de fauna presenta diferentes respuestas a los cambios de las coberturas vegetales, de acuerdo con las características ecológicas y de historia natural, por tanto conocer las respuesta de los anfibios y reptiles a la transformación del bosque seco estacional por paisajes rurales, permitirá dilucidar los efectos de las actividades humanas sobre los anfibios y reptiles en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.

El cambio de uso y la cobertura del suelo

La cobertura del suelo hace referencia a las características físicas de la superficie del suelo, es decir el tipo de vegetación o el hábitat presente (Haines-Young, 2009; Turner *et al.*, 2001), mientras que el uso de la tierra describe las funciones o propósitos económicos y sociales con que los humanos usamos la tierra y sus recursos (Haines-Young, 2009; Meyer, 1995). Los cambios en el uso del suelo modifican la estructura del paisaje debido a la variación en la abundancia relativa de los hábitats naturales y a la introducción de nuevos tipos de cobertura del suelo, las cuales pueden incrementar o reducir la biodiversidad, al proporcionar nuevos hábitats a costa de la reducción de los hábitats naturales, dejando menos espacio para las especies nativas (Turner *et al.* 2001). Los patrones naturales de variación ambiental también pueden ser alterados por el uso del suelo, sobre todo si se cambian los regímenes de perturbación (Turner *et al.* 2001).

Según Turner *et al.* (2001) se han identificado seis factores ecológicos con implicaciones en el cambio de uso del suelo: el tiempo, las especies, el sitio o región, la productividad, los disturbios y el paisaje. El reconocimiento de que los procesos ecológicos se producen dentro de un marco temporal, significa que el cambio en el tiempo es fundamental para el análisis de los efectos del uso del suelo. Por su parte las especies y sus interacciones inter e intra específicas tienen fuertes y grandes efectos en los procesos ecológicos. Cada sitio o región tiene un conjunto único de organismos y condiciones abióticas que también influyen y limitan los procesos ecológicos. Mientras que la productividad es una compleja expresión del clima, los recursos disponibles y las características presentes en el área. Los disturbios son importantes eventos ecológicos, cuyos efectos pueden influir fuertemente en la población, comunidad y dinámica del ecosistema. Por tanto una serie de fuerzas sinérgicas determinan en gran magnitud la respuesta de la biota a los cambios en el uso y la cobertura del suelo (Turner *et al.*, 2001).

La transformación del bosque seco estacional en paisajes rurales

El bosque seco estacional presenta una elevada tasa de fragmentación y de pérdida de cobertura en la región Caribe de Colombia (Rangel-Ch., 2012). La conversión de estos bosques en pastizales principalmente y la fertilidad de sus suelos ha permitido el establecimiento de diversos cultivos (Murphy & Lugo, 1986; Bullock *et al.*, 1995; Pennington *et al.*, 2006), por lo cual el bosque seco estacional es uno de los ecosistemas más amenazados en el trópico (Janzen, 1988; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Miles *et al.*, 2006; Pennington *et al.*, 2006; Prance, 2006; Vieira & Scariot, 2006).

Los paisajes son áreas topográficamente heterogéneas pero con singularidad climática, geográfica e histórica, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes (Forman & Godron, 1986). Los paisajes son entre otras el resultado de las perturbaciones locales de las comunidades y sus ensamblajes (Halffter *et al.*, 2001). Actualmente las coberturas vegetales originales han sido reemplazados por sistemas productivos y solo persisten pequeños remanentes de bosque. El mosaico de estos elementos en el paisaje (sistemas productivos y remanentes de bosque), constituyen los paisajes rurales (Daily *et al.*, 2001), caracterizados por presentar diferentes tipos de intervención humana (Pereira & Daily, 2006). Los efectos de la conversión del bosque seco estacional a paisajes rurales, incluyen la simplificación y conversión de la cobertura vegetal del suelo, la interrupción del ciclo del agua, cambios en el estado nutricional de los individuos, la reducción o fuga de nutrientes del ecosistema a través de diferentes vías (Maass, 1995). Estos efectos se presentan en dos escalas temporales: a corto plazo, como consecuencias de la tala y quema, y a largo plazo, después de varios años de manejo de los cultivos (Dirzo *et al.*, 2011).

Los paisajes rurales presentes en la formación de bosque seco estacional pueden soportar una proporción considerable de la biodiversidad original, sin embargo no es equiparable con la biodiversidad que alberga la vegetación natural (Dirzo *et al.*, 2011), por tal razón los fragmentos de bosque dentro de la matriz agrícola tienen alto valor de conservación (Sekercioglu *et al.*, 2007), ya que sirven de refugio para especies con requerimientos específicos de hábitat (Dunn, 2004; Gardner *et al.*, 2007; Medina *et al.*, 2007; Harvey *et al.*, 2006). De manera general las especies de anfibios y reptiles que toleran o hacen uso de los ambientes transformados, tienden a ser menos vulnerables a la transformación que aquellas que los evitan (Lehtinen *et al.*, 2003).

Se considera que los altos niveles de biodiversidad que pueden albergar los paisajes rurales, se deben en gran medida a la heterogeneidad y abundancia de ambientes (Kindt *et al.*, 2004; Schroth *et al.*, 2004; Bennett *et al.*, 2006). Los fragmentos de bosques maduros y las franjas ribereñas proporcionan la cobertura de árboles de más alta calidad, con estructura y composición muy similar a las zonas de bosque original (Bennett *et al.*, 2006). Elementos del paisaje como las cercas vivas son ampliamente utilizados como corredores para el movimiento de animales y la cría y la anidación (Estrada *et al.*, 2000; Estrada & Coates-Estrada, 2001; Chacón & Harvey, 2006). Los campos en barbecho y los bosques secundarios proporcionan áreas de protección y oferta de recursos para las especies animales (Dunn, 2004). Los árboles dispersos en los pastizales proporcionan estaciones para el movimiento de los animales, así como comida, refugio y sombra (Harvey & Haber, 1998;

Vandermeer & Lin, 2008). Los bosques, las plantaciones forestales, los cultivos arbóreos y los sistemas agroforestales, proporcionan una matriz favorable y permeable dentro de los paisajes rurales (Harvey & Haber 1998). El tipo, el tamaño y la configuración espacial de los elementos del paisaje influyen en la composición y el movimiento de especies (Medina *et al.*, 2007), que da como resultado una mayor riqueza en los fragmentos de bosque que en los sistemas productivos y un aislamiento menos efectivo (Vandermeer & Carvajal, 2001; Fahrig, 2001; Steffan-Dewenter, 2002).

Grupos ecológicos, una herramienta para medir los efectos de las alteraciones en el ambiente

Corresponde a un enfoque generalizado que se basa en hacer categorías, de las similitudes de las especies en cuanto a las estrategias y los rasgos de vida en grupos ecológicos (Blaum *et al.*, 2011). La principal ventaja de la aplicación de este enfoque es la comprensión generalizada de los resultados de los efectos de las alteraciones del medio ambiente sobre la biodiversidad (Blaum *et al.*, 2011). Los rasgos de historia de vida de las especies de anfibios y reptiles son características morfológicas, fisiológicas, fenológicas o de comportamiento medibles a nivel individual, con impactos sobre el supervivencia de los organismo, a través de los efectos sobre el crecimiento y la reproducción (Violle *et al.*, 2007).

La evaluación de la riqueza de los grupos ecológicos en lugar de la medición de la riqueza de especies, es más apropiado ya que los grupos ecológicos están directamente relacionados con los rasgos, que se relaciona con la capacidad de los organismos para proporcionar un servicio ambiental específico (Tilman *et al.*, 1997). Los rasgos de historia de vida tales como el tamaño corporal (Lunney *et al.*, 1997), la forma de vida (Michael *et al.*, 2011), el modo reproductivo, la estrategia de forrajeo y la agrupación de las especies por rasgos en común son importantes para evaluar y comprender los efectos de las perturbaciones en el ambiente sobre los anfibios y reptiles (Reed & Shine, 2002; Trenham & Shaffer, 2004; Urbina-Cardona & Reynoso, 2005). Los rasgos de historia de vida representan la contribución potencial de la especie para el funcionamiento de los ecosistemas (Lin, 2011).

EL CAMBIO EN LA COBERTURA DEL SUELO Y LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES

Varios estudios han evaluado el cambio de la cobertura del suelo y los efectos sobre los ensamblajes de anfibios o de reptiles. A nivel general entre las contribuciones más relevantes figura la de Glor

et al. (2001), que hallaron que en las islas de Centroamérica, las áreas recientemente intervenidas por actividades agrícolas albergan una menor riqueza de lagartos, mientras que en las áreas agrícolas abandonadas registraron la riqueza más alta y en las áreas más conservadas hallaron el mayor porcentaje de especies nativas. Gardner *et al.* (2007) hallaron que los bosques primarios, albergaban un número significativamente mayor de especies, pero soportan una abundancia similar a las áreas de vegetación secundaria y plantaciones, estas últimas fueron dominadas por especies generalistas, en tanto que el bosque secundario contenía un subgrupo de especies del bosque primario. Urbina-Cardona *et al.* (2008) analizaron la dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes; encontraron que el bosque secundario presentó la mayor riqueza, con cambios en la riqueza y abundancia a lo largo de las temporadas de lluvia en todos los hábitats. En los bosques, la abundancia se duplicó en la época de lluvias, mientras en los hábitats intervenidos la abundancia fue mayor en la época de sequía. Suazo-Ortuño *et al.* (2008) hallaron que los ensamblajes de anfibios y reptiles responden a la perturbación de manera diferente, de este modo la diversidad y la abundancia de lagartijas fue mayor en los bosques intervenidos, mientras la diversidad y riqueza de anfibios y tortugas fueron menores en este mismo bosque. Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009) evaluaron la diversidad y el uso del microhábitat de los anuros presentes en bosques y sistemas productivos (potrero y cultivo), los bosques y los cultivos presentaron la mayor riqueza con diferencias en la composición de especies. Isaacs-Cubides & Urbina-Cardona (2011), al evaluar los cambios en la riqueza, abundancia y composición del ensamblaje de anuros, hallaron que la riqueza de especies estuvo mejor representada en el bosque que en los pastos, y que no hubo diferencias estadísticamente significativas en la composición específica de anfibios, entre los dos tipos de cobertura del suelo (pasto y bosque de niebla).

Para el Caribe colombiano se cuenta con las aproximaciones de Moreno-Arias & Medina-Rangel (2007), que encontraron que la mayor abundancia de herpetofauna se presenta en bosques conservados de la alta montaña de la serranía de Perijá. Según Cárdenas-Arévalo *et al.* (2010) la comunidad de reptiles en humedales y sus áreas aledañas, es más diversa en el bosque, seguido de las áreas transformadas. Medina-Rangel (2011) halló que la diversidad alfa y la abundancia de la comunidad de reptiles es mayor en el bosque de ribera y decrece en las sabanas arboladas. En anfibios Paternina *et al.* (2013) caracterizaron las ciénagas del departamento del Cesar, hallaron que los anuros presentaron una distribución generalista a lo largo de los diversos ambientes. Carvajal-Cogollo *et al.* (2013), determinaron la diversidad de reptiles en ciénagas del departamento del Cesar, encontraron que los ensamblajes de reptiles se distribuyen de manera generalista en los hábitats de

las ciénagas. Bernal-González (en preparación) encontraron que la mayor riqueza de serpientes en el sector sur de la región Caribe de Colombia, se presentó en el bosque continuo, seguido por las áreas abiertas, y la mayor abundancia en el bosque continuo y el fragmento de bosque.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

Teniendo en cuenta este contexto local y regional de cambio de cobertura del suelo para fines productivos y el aumento e intensificación de estos procesos, esta investigación se enfocó en el estudio de la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles y su relación con las características ambientales y de la estructura de los elementos del paisaje rural, además de los efectos de estos ambientes sobre la organización y la distribución de los grupos ecológicos de anfibios y reptiles en la cuenca del río Cesar. Nos planteamos las siguientes preguntas de investigación:

¿Cómo varía la riqueza, la abundancia, la composición y la distribución de los grupos ecológicos de los anfibios y los reptiles, en diferentes elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, Región Caribe de Colombia. Cómo es la expresión de estos cambios y/o variaciones?, cuales son las características ambientales y de la estructura del hábitat que influyen estos cambios y/o variaciones?

Se plantearon las siguientes hipótesis: En los sitios donde se mantiene una alta complejidad de la vegetación (coberturas boscosas), se refleja en la mayor riqueza, composición y abundancia de especies y diversidad de grupos ecológicos de anfibios y reptiles. Si esto se cumple, se esperaría que los valores altos de riqueza y de grupos ecológicos, se presenten en los remanentes de bosque, seguido de palmares y plantaciones forestales y declinen hacia los cultivos y pastizales.

En las áreas fuertemente transformadas la simplificación de la cobertura vegetal genera cambios en las condiciones ambientales y estructurales del hábitat, con lo cual se da un aumento en la abundancia de especies tolerantes a las condiciones de altas temperaturas, baja humedad relativa, mayor luminosidad, entre otras, a la vez que disminuye la riqueza específica y la diversidad de grupos ecológicos, debido a los altos requerimientos de hábitat y de microhábitat, que presentan los anfibios y reptiles. Si esto se cumple se esperaría que en los cultivos y pastizales, se obtenga una mayor dominancia y menor riqueza de especies y de grupos ecológicos, mientras que en los

elementos con mayor complejidad en la estructura de la vegetación, se dé una mayor riqueza, con reducción en la dominancia de especies.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar los efectos del cambio en la cobertura del suelo sobre los ensamblajes de anfibios y reptiles, en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.

Objetivos Específicos

- Caracterizar la riqueza, la composición y la estructura de los ensamblajes de anfibios y de reptiles en elementos del paisaje rural de la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.
- Determinar las relaciones entre las características ambientales y aspectos de la estructura de la vegetación de los elementos del paisaje rural, con la estructura de los ensamblajes de anfibios y de reptiles, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.
- Identificar la organización y distribución de los grupos ecológicos de las especies de anfibios y reptiles, en los elementos del paisaje rural en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.

El trabajo está dividido en dos capítulos, en el primero se abordan las temáticas de la estructura y la composición de los ensamblajes de anfibios y de reptiles en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar y su relación con las características ambientales y estructurales de cada elemento del paisaje (objetivo 1 y 2), en un capítulo titulado: **“Dinámica espacio-temporal de los ensamblajes de anfibios y reptiles en un paisaje rural en el Caribe colombiano”** En el segundo capítulo se trató sobre la organización y distribución de los grupos ecológicos de las especies de anfibios y reptiles en los elementos del paisaje rural en la cuenca del río Cesar (objetivo 3) en un capítulo titulado: **“Grupos ecológicos de los ensamblajes de anfibios y reptiles en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia”**. Finalmente se hace una discusión general sobre los temas evaluados, los objetivos planteados y las conclusiones relevantes de la investigación.

Literatura citada

- Andrén, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos*, 235-242.
- Araujo, M.B., W. Thuiller, & R.G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712–1728.
- Bennett, A.F., J.Q. Radford, & A. Haslem. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133: 250–64.
- Bernal-González, V.A., & J.E. Carvajal-Cogollo. En preparación. Patrones de diversidad de serpientes (Serpentes-Squamata) en el sur de la región Caribe de Colombia: Implicaciones para su conservación.
- Blaustein, A.R., & B.A. Bancroft, 2007. Amphibian population declines: evolutionary considerations. *BioScience* 57: 437–444.
- Blaum N., E. Mosner, M. Schwager, & F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodivers Conserv* 20:2333–2345.
- Boshier, D.H., J.E. Gordon, & A.J. Barrance. 2004. Prospects for *Cordia alliodora* tree conservation in Mesoamerican dry-forest agro-ecosystems. In *Biodiversity Conservation in Costa Rica*, ed. G.W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson, 210–26. Berkeley: University of California Press.
- Brook, B.W., N.S. Sodhi, & N. PKL. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature* 424: 420–423.
- Brown, G.W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation* 10:161–176.
- Brown, G.W., Bennett, A.F., & Potts, J.M. 2008. Regional faunal decline—reptile occurrence in fragmented rural landscapes of south-eastern Australia. *Wildlife Research*, 35: 8–18.
- Brown, G., J.W. Dorrough, & D.S.L. Ramsey. 2011. Landscape and local influences on patterns of reptile occurrence in grazed temperate woodlands of southern Australia. *Landscape and Urban Planning* 103: 277–288.
- Bullock, S.H., H.A. Mooney, & E. Medina. 1995. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge.

Cárdenas-Arévalo, G., O. Castaño-Mora, & J.E. Carvajal-Cogollo. 2010. Comunidad de reptiles en humedales y áreas aledañas del departamento de Córdoba. Pp 349-360. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed). Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Universidad Nacional de Colombia- Corporación Autónoma de los Valles del Sinú y San Jorge. Bogotá D.C.

Carvajal-Cogollo, J.E., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo, & J. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 427-438.

Carvajal-Cogollo J.E., & J.N. Urbina-Cardona. 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., V. Bernal-González & G. Medina-R. Diversidad de reptiles en ciénagas del departamento del Cesar. Pg 511-524. En: Rangel-Ch. J.O. (Ed.). 2013. Colombia Diversidad Biótica XIII. Complejo Cenagoso de Zapatosa y Ciénagas del Sur del Cesar: Biodiversidad, Conservación y Manejo. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. 735 pp. Bogotá D.C.

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 de Colombia. Tesis de Doctorado. Departamento de Biología -Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. Pp 120.

Cáceres-Andrade, S.P., & J.N. Urbina-Cardona. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1): 175-194.

Chacón, M., & C.A. Harvey. 2006. Live fences and landscape connectivity in a Neotropical agricultural landscape. *Agroforestry Systems* 68: 15–26.

Chazdon, R.L., C.A. Peres, D. Dent, D. Sheil, A.E. Lugo, D. Lamb, N.E. Stork, & S. Miller. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23(6): 1406–17.

Conroy, S. 1999. Lizard assemblage response to a forest ecotone in Northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology* 33:409–419.

Curado, N., T. Hartel, & J.W. Arntzen. 2011. Amphibian pond loss as a function of landscape change – A case study over three decades in an agricultural area of northern France. *Biological Conservation* 144: 1610–1618

- Daily, G., P.R. Elrich, & G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: Use of human-dominated habitats by avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.
- Davies, K.F., C.R. Margules, & J.F. Lawrence. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81:1450-1461.
- Dirzo, H., H.S. Young, H.A. Mooney, & G. Ceballos. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation*. Island Press, USA. 407 pp. ISBN-13: 978-1-59726-703-8
- Dunn, R.R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302–9.
- Ehrlich, P.R., & A.H. Ehrlich. 1981. *Extincion: The causes and consequences of the disappearance of species*. Random House, New York. USA.
- Estrada, A., P. Commarano, & R. Coates-Estrada. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9: 1399–1416.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24: 94–102.
- Etter, A., C. McAlpine, & H. Possingham. 2008. Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: A regionalized spatial approach. *Annals of the Association of American Geographers* 98: 2–23.
- Etter, A., C. McAlpine, D. Pullar & H. Possingham 2006. Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79: 74-87.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological conservation* 100: 65-74.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 487-515.
- Fargione, J., J. Hill, D. Tilman, S. Polasky, P. Hawthorne. 2008. Land clearing and the biofuel carbon debt. *Science* 319: 1235–1238.
- Forman, R.T., & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. En Halffter, G., C.E. Moreno, & E.O. Pineda. 2001. *Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol 2*. Zaragoza, 80 pp. España.

- Gardner, T.A., M.A. Ribeiro-Junior, J. Barlow, T.C. Ávila-Pires, M.S. Hoogmoed, & C.A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a Neotropical herpetofauna. *Conservation biology* 21 (3): 775-787.
- Glor, R.E., A.S. Flecker, M.F. Benard, & A.J. Power. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, Vol.10, No.5, pp.711-723, ISSN 0960-3115
- Haines-Young, R. 2009. Land use and biodiversity relationships. *Land Use Policy* 26S S178–S186
- Harvey, C.A., A. Medina, D. Sánchez, S. Vílchez, B. Hernández, J.C. Sáenz, J.M. Maes, F. Casanoves, & F.L. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity associated with different forms of tree cover retained in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986-1999.
- Harvey, C.A., & W.A. Haber. 1998. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44: 37–68.
- Halffter, G., C.E. Moreno, & E.O. Pineda. 2001. Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 2. Zaragoza, 80 pp. España.
- He, F., & S.P. Hubbell. 2011. Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473: 368–371.
- Isaacs-Cubides, P., & J. Urbina-Cardona. 2011. Anthropogenic Disturbance and Edge Effects on Anuran Assemblages Inhabiting Cloud Forest Fragments in Colombia. *Natureza & Conservação* 9(1):1-8
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In: *Biodiversity* (ed. E. O. Wilson) National Academy Press, Washington, DC. pp. 130–7.
- Janzen, D.H. 1986. The future of tropical ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 305–24.
- Jones, K.B., A.C. Neale, T.G. Wade, J.D. Wickham, C.L. Cross, C.M. Edmonds, T.R. Loveland, M.S. Nash, K.H. Riitters, & E.R. Smith, 2001. The consequences of landscape change on ecological resources: an assessment of the United States mid-Atlantic region, 1973–1993. *Ecosys. Health* 7: 229–242.
- Kindt, R., A.J. Simons, & P. van Damme. 2004. Do farm characteristics explain differences in tree species diversity among West Kenyan farms? *Agroforestry Systems* 63: 63–74.

- King, K., J.D. Mclaughlin, B. Monique, & D.J. Marcogliese. 2010. Effects of agricultural landscape and pesticides on parasitism in native bullfrogs. *Biological Conservation* 143: 302–310
- Lehtinen, R.M., J. Ramanamanjato, & J.G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodivers Conserv.* 12: 1357–1370.
- León-García, J. 1987. Usumacinta. Investigación científica en la cuenca del Usumacinta. En: Pozo-Montuy, G. 2006. Efecto del uso del suelo sobre la configuración del paisaje, la distribución y la abundancia del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en el municipio de balancán, Tabasco. Tesis de Maestría. Pp 58.
- Lindenmayer, D. & J. Fischer. 2006. Habitat Fragmentation and Landscape Change. An Ecological and Conservation Synthesis. Island Press. Washington. Pp 349.
- Lin, B.B., D.F.B. Flynn, D.E. Bunker, M. Uriarte, & S. Naeem. 2011. The effect of agricultural diversity and crop choice on functional capacity change in grassland conversions. *Journal of Applied Ecology* 48: 609–618.
- Lips, K.R., P.A. Burrowes, J.R. Mendelson, & G. Parra-Olea. 2005. Amphibian declines in Latin America: widespread population declines, extinctions, and impacts. *Biotropica* 37:163–165.
- Lunney, D., A. L. Curtin, D. Fisher, D. Ayers, and C. R. Dickman. 1997. Ecological attributes of the threatened fauna of New South Wales. *Pacific Conservation Biology* 3:13–26.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In *Seasonally Dry Tropical Forests*, ed. S.H. Bullock, H.A. Mooney, and E. Medina, 399–422. Cambridge: Cambridge University Press.
- Marsh, D.M., & P.B. Pearman, 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an Andean montane forest, *Conservation Biology* 11(6): 1323-1328.
- Medina-Rangel, G.F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Rev. biol. Trop.* 59 (2): 935-968 .
- Medina, A., C.A. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, & B. Hernández. 2007. Bat diversity and movement in a neotropical agricultural landscape. *Biotropica* 39:120-128.
- Meyer, W.B. 1995. Past and present land use and land cover in the USA. *Consequences*, Spring 1995: 25–33.

- Michael, D., R. Cunningham & D. B. Lindenmayer. 2011. Regrowth and revegetation in temperate Australia presents a conservation challenge for reptile fauna in agricultural landscapes. *Biological Conservation* 144 (2011) 407–415.
- Miles, L., A.C. Newton, & R.S. DeFries. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491–505.
- Morales, H., B.G. Ferguson, & Garcia-Barrios. 2008 Agricultura: La cenicienta de la conservación en Mesoamérica. En Harvey, C.A & J. Sáenz 2008 Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados. Cap III. Editorial INBio. P 47-74.
- Moreno-Arias, R.A., & G.F. Medina-Rangel. 2007. Herpetofauna de la Serranía del Perijá, Colombia, p. 193- 201. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica V: La alta montaña de la Serranía del Perijá, Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia- CORPOCESAR, Bogotá D.C., Colombia.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Norris, K., A. Asase, B. Collen, J. Gockowksi, J. Mason, B. Phalan, & A. Wade. 2010. Biodiversity in a forest-agriculture mosaic – The changing face of West African rainforests. *Biological Conservation* 143: 2341–2350.
- Paternina-H., A., J.E. Carvajal-Cogollo, & G. Medina-Rangel. 2013. Anfibios de las Ciénagas del Departamento del Cesar. Pp 499- 509. En: Rangel-Ch. J.O. (Ed.). 2013. Colombia Diversidad Biótica XIII. Complejo Cenagoso de Zapatosa y Ciénagas del Sur del Cesar: Biodiversidad, Conservación y Manejo. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. 735 pp. Bogotá D.C.
- Paoletti, M.G., D. Pimentel, B.R. Stinner, & D. Stinner. 1992. Agroecosystem biodiversity: matching production and conservation biology. In: M. G. Paoletti and D. Pimentel (Eds.). *Biotic Diversity in Agroecosystems*. Elsevier. Amsterdam: 3–23.
- Pennington, R.T., G.P. Lewis, & J.A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In: T. R. Pennington, G. P. Lewis & J. A. Ratter (Ed). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*, pp. 1–29. CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Perfecto, I., J. Vandermeer, & A. Wright. 2009. *Nature's Matrix: Linking Agriculture, Conservation, and Food Sovereignty* (Earthscan, Washington, DC).
- Pereira, H.M., & G.C. Daily. 2006. Modeling biodiversity dynamics in countryside land-scapes. *Ecology* 87: 1877–1885.

- Pough, H.F. 1999. Salamanders, anurans and caecilians. In: Pough, H. F., Janis, C. M. & Heiser, J. B. (Eds.). *Vertebrate Life*. 5 Edition, Prentice Hall, New Jersey (USA). 773p.
- Prance, G.T. 2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *J. Biogeogr.* 33: 385–6.
- Ranganathan, J., R. Daniels, M. Chandran, P. Ehrlich, & G. Daily. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*. 105: 17852–17854.
- Rangel-Ch. J.O. 2012. La vegetación de la región Caribe colombiana: composición florística y aspectos de la estructura. En: J.O. Rangel-Ch, (Ed.) *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp.
- Reading, C.J., L.M. Luiselli, G.C. Akani, X. Bonnet, G. Amori, J.M. Ballouard, E. Filippi, G. Naulleau, D. Pearson, & L. Rugiero. 2010. Are snake populations in widespread decline?. *Biol. Lett. Conservation biology*. doi:10.1098/rsbl.2010.0373 Published online.
- Reed, R. N., & R. Shine. 2002. Lying in wait for extinction: ecological correlates of conservation status among Australian elapid snakes. *Conservation Biology* 16:451–461.
- Romero-Martínez, H.J., & J.D. Lynch. 2012. Anfibios de la región Caribe. Pp 677-701. En: J.O. Rangel-Ch. (Ed.). 2012. *Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp. Bogotá D.C.
- Rotem, G., Z. Yaron, G. Itamar, & B. Amos. 2013. Wheat fields as an ecological trap for reptiles in a semiarid agroecosystem. *Biological Conservation* 167: 349–353
- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Kalacska, M. Quesada, J.C. Calvo-Alvarado, J.M. Nassar, & J.P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in Tropical Dry Forests. *Conserv. Biol.* 19: 285–6.
- Saunders, D., R. Hobbs, & C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*. 5: 18-32.
- Sekercioglu, C.H., S.R. Loarie, F. Oviedo, P.R. Ehrlich, & G.C. Daily. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology* 21: 482–94.
- Schroth, G.A., G.A.B. da Fonseca, C.A. Harvey, C. Gascon, H.L. Vasconcelos, & A.M.N. Izac, ed. 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Washington, DC: Island Press.

- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz & M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27: 631-637.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Todd, B.D., T.M. Luhring, B.B. Rothermel, & J.W. Gibbons. 2009. Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. *Journal of Applied Ecology*. 46: 554–561.
- Turner, M., R.H. Gardner, & R.V. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Processes*. Springer, New York.
- Trenham, P.C., & H.B. Shaffer. 2004. Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecological Applications* 15:1158–1168.
- Urbina-Cardona, J.N., & M.C. Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la Comunidad de herpetofauna Asociada a Cuatro Áreas con diferente Grado de Perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27:105-113.
- Urbina-Cardona, J.N. & V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. In: Halffter, G., J. Soberón, J. Koleff, P., Melica (Eds.), *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*, 4th vol. Editorial Monografías tercer Milenio, Zaragoza, España 191–207pp.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez, & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Londoño-Murcia, & D. García-Ávila. 2008. Dinámica Espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el parque nacional natural Isla Gorgona, pacífico Colombiano. *Caldasia* 30 (2): 4479-493.
- Vandermeer, J., & B.B. Lin. 2008. The importance of matrix quality in fragmented landscapes: Understanding ecosystem collapse through a combination of deterministic and stochastic forces. *ecol. Complex.* 5: 222-227.
- Vandermeer, J., & R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *Am. nat.* 158: 211- 220.

Vieira, D.L.M., & A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restor. Ecol.* 14: 11–20.

Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel & I. Hummel. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.

Vitt, L.J., J.D. Congdon, & N.A. Dickson. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326–337.

Wanger, T.C., D. T. Iskandar, I. Motzke, B.W. Brook, N. Sodhi, Y. Clough & T. Tschardt. 2010. Effects of Land-Use Change on Community Composition of Tropical Amphibians and Reptiles in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology*, 24(3): 795–802.

Wilcove, D.S., C.H. Mclellan & A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: M.E. Soulé, (ed.) *Conservation Biology*. USA, pp 237-256.

Wilcove, D.S., & L.P. Koh. 2010. Addressing the threats to biodiversity from oil-palm agriculture. *Biodivers Conserv* 19: 999–1007

Wretenberg, J., Å. Lindström, S. Svensson, & T. Pärt. 2007. Linking agricultural policies to population trends of Swedish farmland birds in different agricultural regions. *J. Appl. Ecol.* 44: 933–941.

Wright, S. 2010. The future of tropical forests. *Year in Ecology and Conservation Biology* 2010 1195: 1–27.

Young, B.E., K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibañez, A.W. Salas, J.R. Cedeño, L.A. Colomna, S. Ron, E. La Marca, J.R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves & D. Romo, 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15(5): 1213-1223.

CAPÍTULO I

DINÁMICA ESPACIO TEMPORAL DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN PAISAJES RURALES EN EL CARIBE COLOMBIANO

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LOS ENSAMBLAJES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN PAISAJES RURALES EN EL CARIBE COLOMBIANO

RESUMEN

Se evaluaron los efectos de los cambios de la cobertura del suelo (relación con las características ambientales y con aspectos de la estructura de la vegetación), sobre la composición y la abundancia de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar en la región Caribe de Colombia. Se realizaron cuatro salidas de campo entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012, que abarcaron las diferentes épocas climáticas del año. Se muestrearon los elementos de pastizal, pastizal con árboles, cultivo de arroz y de palma africana, plantación forestal y remanente de bosque seco tropical. Se registraron 882 individuos, que pertenecen a 13 especies de ranas, 14 especies de lagartos y 12 especies de serpientes. En el remanente de bosque se hallaron seis especies de ranas, 14 de lagartos y ocho de serpientes. En el cultivo de palma africana se registraron 10 especies de ranas, ocho de lagartos y cinco serpientes. En la plantación de eucalipto se encontraron cinco especies de ranas, cuatro de lagartos y una serpiente. En el pastizal arbolado se hallaron cuatro especies de ranas y cinco de lagartos. En el cultivo de arroz se registraron ocho especies de ranas y un lagarto. En el pastizal se encontraron una especie de rana, siete especies de lagartos y una serpiente. La composición y aspectos de la estructura de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes presentaron diferencias estadísticamente significativas en todos los elementos del paisaje. La distancia a los cuerpos de agua, la humedad relativa y la cobertura de arbórea fue la variable que mejor explicó la variación entre los ensamblajes de ranas en los elementos del paisaje, mientras que la temperatura, la cobertura de hojarasca, la cobertura del suelo desnudo, la cobertura de arbolitos y la distancia a cuerpos de agua explicaron los cambios en el ensamblaje de lagartos y la altura de la hierba, la temperatura, la cobertura de suelo desnudo, la cobertura de arbolitos y la distancia a cuerpos de agua explican la variación en los ensamblajes de serpientes. Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, fueron afectados negativamente por los cambios en las coberturas del suelo, con respuestas diferenciales a la estacionalidad de las lluvias y a las características ambientales y estructurales de cada elemento del paisaje.

PALABRAS CLAVE: estructura y composición de especies, bosque seco tropical estacional, dinámica de anfibios y reptiles, elementos del paisaje, complejidad vegetal.

INTRODUCCIÓN

Los procesos de transformación sobre paisajes naturales en la cuenca del río Cesar- Colombia, generaron la reducción de las áreas de bosque seco tropical estacional; recientemente se estimó que aproximadamente solo el 25% de la cuenca presenta coberturas boscosas (ralas y densas), en diferentes grados de conservación (Carvajal-Cogollo, 2014), el resto del territorio se encuentra destinado para el pastoreo de ganado, el establecimiento de cultivos tradicionales (arroz, yuca, maíz) y recientemente el auge de cultivos de palma africana a lo largo de la cuenca (Carvajal-Cogollo, 2014). Estos procesos han moldeado la configuración espacial del paisaje, formado por un mosaico de pequeños remanentes de bosque seco estacional, dispersos entre los extensos sistemas productivos. Estos mosaicos constituyen los paisajes rurales, donde la calidad de los hábitats está determinada por la intensidad de las actividades humanas (Daily *et al.*, 2001; Ranganathan & Daily, 2007).

La transformación de los elementos originales del paisaje, altera las características propias de los ecosistemas, genera la reducción del tamaño de los hábitats originales (Paoletti *et al.*, 1992; Andrés, 1996), la pérdida de la calidad de los hábitats (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007). Estos factores influyen en los procesos naturales de los organismos, como la reproducción y la capacidad de dispersión (Turner *et al.*, 2001), que afectan la estructura, la composición y la diversidad de especies (Waltert *et al.*, 2004; Gagné & Fahrig, 2007).

En los trópicos se ha documentado que la diversidad y la abundancia de los ensamblajes de anfibios y reptiles en los bosques húmedos, depende de las características de la estructura vegetal (cobertura arbórea, arbustiva, de arbolitos, de hojarasca), de la estabilidad ambiental en los hábitats y de la cantidad de microhábitats disponibles (Urbina-Cardona *et al.*, 2006, Cortés-Gómez *et al.*, 2013), a través de un gradiente de simplificación en la estructura de la vegetación, donde la riqueza se reduce hacia los pastizales no nativos, a causa de las condiciones microclimáticas extremas producto de la eliminación de la vegetación original (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). En el bosque seco estacional intervenido, la riqueza y la abundancia de algunas especies de anfibios y reptiles se puede ver favorecida, por los cambios en la disponibilidad de recursos (alimentación) y lugares de termorregulación a lo largo de las épocas climáticas (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008), con lo cual se entiende que en los bosques secos estacionales los patrones de riqueza y abundancia pueden estar influenciados por la estacionalidad de los bosques. Identificar la dinámica espacio-temporal de los ensamblajes de anfibios y reptiles, en paisajes rurales dentro del bosque seco estacional, permitirá

comprender la influencia de los cambios en el uso y la cobertura del suelo sobre estos grupos de fauna.

Los anfibios y los reptiles por sus características fisiológicas y ecológicas son de los grupos faunísticos más sensibles a las modificaciones en su ambiente (Wake & Vredenburg, 2008; Huey *et al.*, 2009). Estas transformaciones han ocasionado el declive de sus poblaciones a nivel global (Araujo *et al.*, 2006, Blaustein & Bancroft, 2007; Brown *et al.*, 2008; Reading *et al.*, 2010). En las áreas agrícolas, las especies más abundantes son por lo general especies generalistas, típicas de hábitats perturbados (Boshier *et al.*, 2004; Harvey *et al.*, 2006), que gracias a sus tácticas de termorregulación, a los tiempos de actividad, a sus amplios espectros alimentarios y una estrategia de forrajeo activo (Vitt *et al.*, 1977; Pérez-Santos & Moreno, 1986; Medina-Rangel, 2009; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013a), que les permiten amoldarse a las fluctuaciones ambientales que presenta el paisaje rural, así como a la estacionalidad climáticas del bosque seco estacional (Carvajal-Cogollo, 2014).

Los efectos de la transformación del paisaje en el bosque seco estacional, sobre los ensamblajes de anfibios y reptiles, en la región Caribe de Colombia, se han evaluado a múltiples escalas principalmente la fragmentación del bosque y el efecto de la matriz agrícola (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Medina-Rangel, 2011; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013 a,b; Carvajal-Cogollo, 2014). Sin embargo estudios que abarquen diversos sistemas productivos y la formación de paisajes rurales sobre los anfibios y reptiles son pocos (Carvajal-Cogollo, 2014). Dada la elevada tasa fragmentación y de pérdida de cobertura del bosque seco estacional en Colombia y el alto grado de vulnerabilidad a la transformación (Rangel-Ch. 2012), principalmente por áreas de cultivos (Pinho-Werneck *et al.*, 2009), el estudio de los efectos de la transformación de las coberturas originales en paisajes rurales, sobre la dinámica de la riqueza, la estructura y la composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles, es una línea de investigación prioritaria en el país, para identificar escenarios de los paisaje rurales que puedan ofrecer la mejor oportunidad para la conservación de los anfibios y reptiles.

En este capítulo se evaluaron los cambios en la estructura y en la composición de especies de los ensamblajes de anfibios y reptiles en el paisaje rural, de la cuenca del río Cesar, al Norte de la región Caribe de Colombia. Se pone a prueba la hipótesis, que los elementos del paisaje que mantiene una alta complejidad de la vegetación, haya una mayor oferta de recursos y una mayor riqueza y

abundancia de especies de anfibios y reptiles y declinan hacia los cultivos y pastizales. Se busca responder a las preguntas de ¿Cómo varía la riqueza, la abundancia y los grupos ecológicos de los anfibios y los reptiles, a través de los diferentes elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia? ¿Cómo es la expresión de estos cambios y/o variaciones? Y ¿Cuáles son las características ambientales y de la estructura del hábitat que influyen en estos cambios y/o variaciones?

MÉTODOS

Área de estudio.

La investigación se desarrolló en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, que abarca los sectores Centro y Norte de la cuenca, al Norte de la región Caribe de Colombia. Actualmente en el paisaje rural los elementos dominantes son los pastizales, seguido por los crecientes cultivos de palma africana y los cultivos tradicionales, persisten algunos remanentes de bosque aislados y estrechos bosques de ribera, muy intervenidos que bordean los ríos y quebradas (Carvajal-Cogollo, 2014). Para el desarrollo de la investigación se escogieron seis elementos del paisaje, por su extensión y porque constituyen un gradiente de complejidad, que va desde elementos con alta complejidad en la estructura de la vegetación (Figura 1), como los remanentes de bosque (10°30.23.7"N, 73°11.12.1"O) hasta ambientes simplificados como el pastizal (10°29'38"N-73°10'52,1"W), pasando por el cultivo de palma africana (*Elaeis guineensis*, 10°04'13,5"N, 73°13'37,1"O) la plantación de eucalipto (*Eucalipto pellita*, 10°29'17,9"N-73°11'6,4"O), el pastizal arbolado (10°30'23,2"N-73°11'19,1"O) y el cultivo de arroz (*Oryza sativa*, 10°28'22,3"N-73°11'52,5"O).

La zona presenta una larga tradición de uso del suelo para la agricultura, originalmente el área estaba cubierta por bosques secos y semiáridos (Rangel-Ch., 2012), los cuales han sido modificados por la implementación de diversos modelos económicos, adoptados en el área desde hace más de un siglo (Gutiérrez-Lemus, 2012). El régimen de distribución de las lluvias es de tipo bimodal-tetraestacional, hacia el Norte de la cuenca el monto anual de precipitación de 1172 mm y el promedio mensual multianual de 97,6 mm (Rangel-Ch. & Carvajal-Cogollo, 2009), mientras que en el centro, el monto de precipitación anual es de 1552 mm y un promedio mensual multianual de 129 mm (Rangel-Ch. & Carvajal-Cogollo, 2009).

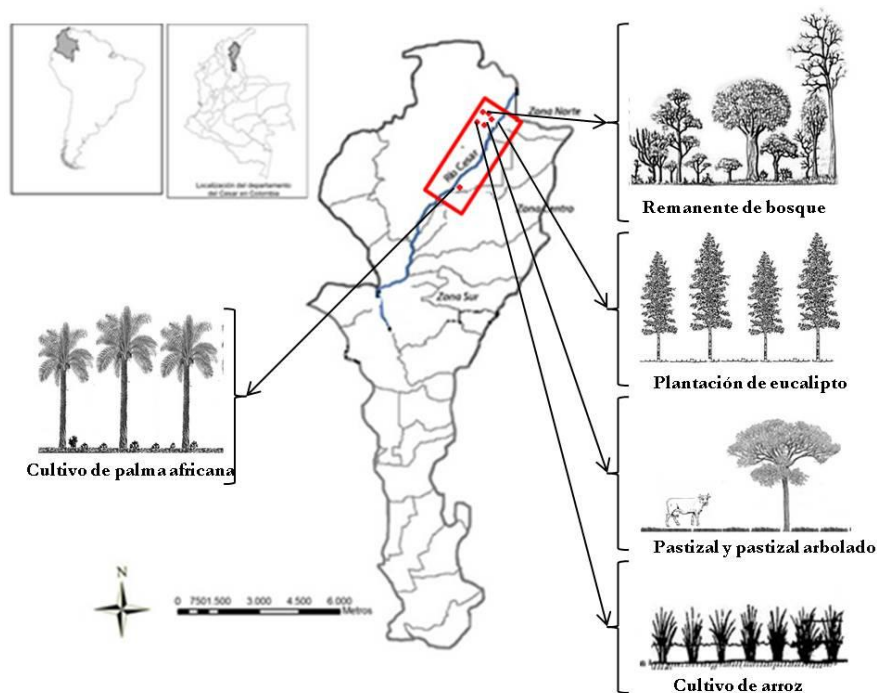


Figura 1. Ubicación del paisaje rural en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. El recuadro encierra los sectores centro y norte de la cuenca y los puntos indican la ubicación de cada uno de los elementos del paisaje muestreados.

Muestreos y diseño de la investigación

Se realizaron cuatro salidas de campo entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012, dos salidas por época climática del año. Se garantizó la independencia de las muestras de cada uno de los sitios (bosque, cultivos de palma africana y de arroz, plantación de eucalipto, pastizal arbolado y pastizal), y dentro de los sitios, a través del establecimiento de un bloque de 70 ha (en cada sitio), donde se realizaron tres transectos lineales paralelos de 500 m de longitud, distanciados 160 metros entre sí, para un total de seis bloques y 18 transectos (Figura 2), que fueron recorridos de manera simultánea por los investigadores.

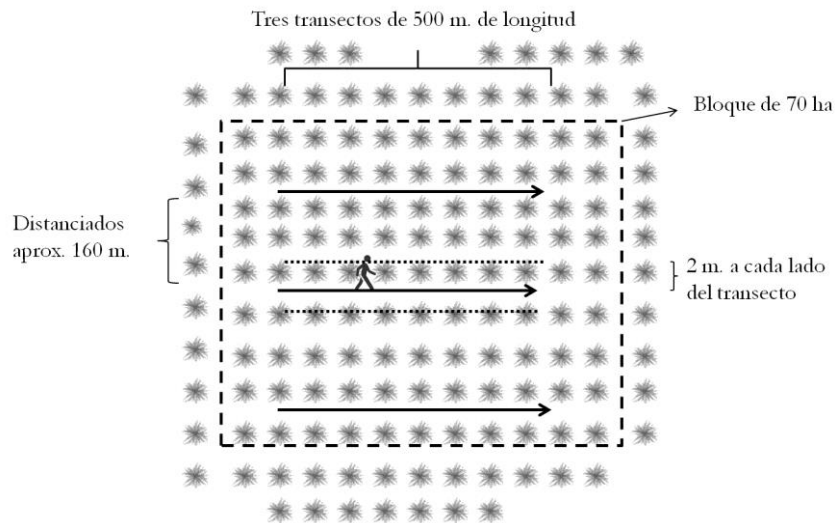


Figura 2. Diseño de la investigación, con las medidas y características del bloque y los transectos. El ejemplo corresponde al bloque y los transectos muestreados en el cultivo de palma africana

Las faenas de campo se llevaron a cabo en jornadas diurna (08:00 a 12:00 horas) y nocturna (18:00 a 22:00), el sitio muestreado en el día fue remuestreado en la noche con el fin de localizar especies con diferentes periodos de actividad, el esfuerzo de muestreo para cada elemento del paisaje fue de 37,5 horas/hombre, para un total de 225 horas/hombre en la investigación. La técnica para el registro de las especies fue búsqueda por encuentro visual cronometrado (Crump & Scott, 1994). Se inspeccionaron la mayor cantidad de microhábitats posibles a dos metros a cada lado del transecto y hasta una altura de tres metros en los elementos con vegetación arbórea.

Se midieron once variables, nueve sobre aspectos de la estructura del hábitat y dos climáticas. La temperatura y humedad relativa fueron medidas con un termohigrómetro (TTH-02-Halthen). La profundidad de la capa de hojarasca y la altura promedio de las hierbas fue medida con una regla, la cobertura herbácea, de hojarasca y suelo desnudo se estimó con un cuadrante de 1 m x 1 m (dividido en cuatro subcuadrantes). La distancia a cuerpos de agua fue estimada de manera lineal. La cobertura arbustiva, arbórea y de arbolitos fue estimada en el remanente de bosque, el cultivo de palma africana, la plantación de eucalipto y el pastizal arbolado con un densiómetro. A cada individuo encontrado se le tomaron datos de altura con relación al suelo y tipo de microhábitat (bajo troncos caídos, tronco de árboles o arbustos, sobre hierba, hojarasca, bajo piedras, charcas).

Análisis de datos

Métricas de riqueza

Las métricas se calcularon por separado para ranas (que incluye a los sapos), lagartos y serpientes, dado que cada grupo presenta particularidades en sus patrones de distribución y en sus rasgos ecológicos (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2015). A escala de paisaje y en cada elemento del paisaje se realizó una predicción de la riqueza de especies de ranas, lagartos y serpientes, a través de curvas de acumulación, basadas en técnicas conjuntas de rarefacción y extrapolación, con relación al alcance (*coverage*) del muestreo, el cual es definido por la proporción del número total de individuos, que pertenecen a las especies de la muestra de cada elemento (Chao & Jost, 2012). Una forma de interpretar este análisis, es evaluar si existe déficit en el muestreo, al restar del porcentaje posible de especies (100%), el alcance observado del muestreo (100-alcance del muestreo). Este porcentaje representa la probabilidad de que al registrar un nuevo individuo, éste pertenezca a una especie que no se halló previamente (Chao & Jost, 2012).

El procedimiento se hizo en tres pasos: A. Se construyeron curvas de acumulación de especies (rarefacción y extrapolación) para cada elemento del paisaje, con relación al valor máximo del alcance del muestreo, que corresponde al doble del menor número de individuos en las muestras (Chao & Jost, 2012). B. Se estimó el alcance de los muestreos en cada elemento, a través de la rarefacción y la extrapolación y C. Se seleccionó el menor valor del alcance del muestreo, como el valor base para obtener la riqueza de especies en cada elemento del paisaje. Se construyeron intervalos de confianza del 95% para la riqueza esperada a través 100 aleatorizaciones mediante el método Bootstrap (*Bootstrapping*, Chao & Jost, 2012). Los gráficos, las estimaciones y los intervalos de confianza (95%) fueron obtenidos usando el software iNEXT (Hsieh *et al.*, 2013).

Métricas de composición y estructura

La composición, la abundancia y la uniformidad de los ensamblajes fueron comparadas entre los elementos del paisaje rural y las épocas climáticas a través de curvas de rango abundancia (Feinsinger, 2001; StatSoft, 2001). Las diferencias estadísticas en la estructura y en la composición de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes entre los elementos del paisaje y entre las épocas climáticas, se estimaron mediante un análisis multivariado de varianza con permutaciones “PERMANOVA” de factores múltiples (Anderson, 2001a; McArdle & Anderson, 2001; Anderson

et al., 2008), como tratamiento previo las abundancias fueron transformadas a raíz cuadrada y se construyó una matriz de similitud de Bray Curtis. Las diferencias fueron detectadas entre pares de elementos del paisaje a través de 9999 permutaciones de los residuales bajo un modelo reducido y la suma parcial de cuadrados (tipo III). El diseño consistió de dos factores fijos: elementos del paisaje, con seis niveles y época climática, con dos niveles, con sus combinaciones. El porcentaje de disimilitud de los ensamblajes entre los elementos del paisaje y las épocas climáticas y las especies responsables de esta variabilidad, se determinó con el análisis de porcentaje de similitud (subrutina SIMPER). Estas pruebas estadísticas se realizaron en el programa PRIMER-6 v6.1.14 (Clarke & Gorley, 2006), y su paquete adicional PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008).

Variables ambientales y estructurales del hábitat vs. estructura y composición del ensamblaje de anfibios y reptiles

Las diferencias en las variables ambientales y estructurales fueron evaluadas entre los elementos del paisaje y época climática a través de una prueba de Kruskal-Wallis ($p=0,05$. StatSoft. 2001). Para determinar la correlación entre las variables estructurales y ambientales de los elementos del paisaje e identificar las variables no correlacionadas se estimó el coeficiente de correlación de Spearman, ($\rho>70\%$). La relación de las variables ambientales y la estructura de los ensamblajes de anfibios y reptiles en los diferentes elementos del paisaje, se identificó mediante la generación de modelos lineales basados en la distancia (DistLM), el mejor modelo se seleccionó usando el Criterio de Información de Akaike-correctado (AICc), la ordenación y la visualización del mejor modelo se realizó a través del análisis de redundancia basado en la distancia de Bray Curtis (subrutina dbRDA, McArdle & Anderson, 2001). Estos análisis se realizaron en el programa PRIMER v6.1.14 (Clarke & Gorley 2006) y su paquete adicional PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Riqueza de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural

Se registraron 13 especies de ranas (incluye los sapos), 14 de lagartos, 12 de serpientes y una anfisbaena (*Amphisbaena medemi*). De las 41 especies registradas, 11 fueron exclusivas del remanente de bosque, cinco del cultivo de palma africana y dos del cultivo de arroz. Tres especies fueron compartidas por cinco elementos del paisaje. *Ameiva praesignis* y *Rhinella humboldti* estuvieron presentes en los seis elementos del paisaje. El alcance del muestreo para las ranas fue del 88%, para lagartos del 98% y para las serpientes del 83%.

Riqueza de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje rural y época climática

Ranas

La mayor riqueza de ranas se presentó en el cultivo de palma africana (10 especies), seguido por el cultivo de arroz (ocho), el remanente de bosque (seis), la plantación de eucalipto (cinco) y el pastizal arbolado (cuatro). En el pastizal se registró a *Rhinella humboldti* (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza y abundancia de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje rural por época climática en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia.

| Cod | Grupo/ Especie | Remanente de Bosque | | Cul. Palma africana | | Pla. Eucalipto | | Pastizal arbolado | | Pastizal | | Cul. Arroz | |
|--------------------------------|--------------------------------------|---------------------|-------|---------------------|-------|----------------|-------|-------------------|-------|----------|-------|------------|-------|
| | | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- |
| RANAS | | | | | | | | | | | | | |
| a | <i>Ceratophrys calcarata</i> | 1 | | | | | 3 | | | | | | |
| b | <i>Dendropsophus microcephalus</i> | | | 29 | | | | | | | | 4 | |
| c | <i>Engystomops pustulosus</i> | 3 | | 13 | | 2 | | | | | | 3 | |
| d | <i>Hypsiboas crepitans</i> | 4 | | 2 | | 2 | | | | | | | |
| e | <i>Hypsiboas pugnax</i> | | | 3 | | | | | | | | | |
| f | <i>Leptodactylus fuscus</i> | | | 12 | | | | | | | | 1 | 8 |
| g | <i>Leptodactylus insularum</i> | 1 | | 20 | 1 | | | 1 | | | | 1 | |
| h | <i>Leptodactylus savagei</i> | | | | | | | | | | | 10 | |
| i | <i>Pleurodema brachyops</i> | | | 16 | | 5 | | 2 | | | | | 2 |
| j | <i>Pseudopaludicola pusilla</i> | | | 27 | | | | 2 | | | | 25 | 18 |
| k | <i>Rhinella humboldti</i> | 2 | | 4 | | 1 | | 1 | 1 | 2 | | 1 | |
| l | <i>Rhinella marina</i> | | | | 1 | | | | | | | | |
| m | <i>Trachycephalus typhonius</i> | 1 | | | | | | | | | | | |
| Riqueza época climática | | 6 | 0 | 9 | 2 | 2 | 3 | 4 | 1 | 1 | 0 | 7 | 3 |
| Riqueza total | | 6 | | 10 | | 5 | | 4 | | 1 | | 8 | |
| LAGARTOS | | | | | | | | | | | | | |
| a | <i>Ameiva bifrontata</i> | 5 | 9 | | | | | | | | 1 | | |
| b | <i>Ameiva praesignis</i> | 7 | 16 | 1 | | 12 | 5 | 1 | 1 | 2 | | 14 | 4 |
| c | <i>Anolis auratus</i> | 1 | 11 | 18 | 11 | 27 | 46 | | 2 | 2 | 2 | | |
| d | <i>Anolis gaigei</i> | | 1 | 2 | | | | | | | | | |
| e | <i>Bachia talpa</i> | 6 | 7 | | | | | | | | | | |
| f | <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> | 28 | 8 | | 2 | 81 | 24 | 12 | 6 | 7 | 2 | | |
| g | <i>Gonatodes albogularis</i> | 23 | 39 | 8 | 25 | 2 | 1 | 4 | 4 | | 8 | | |
| h | <i>Gymnophthalmus speciosus</i> | 1 | 3 | | | | | | | | | | |
| i | <i>Iguana iguana</i> | 1 | | | 11 | | | | | | | | |
| j | <i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i> | 2 | 1 | | | | | | | | 1 | | |
| k | <i>Mabuya sp.</i> | | 1 | 1 | 2 | | | | | | | | |
| l | <i>Phyllodactylus ventralis</i> | 8 | 8 | | | | | | 1 | | 1 | | |
| m | <i>Thecadactylus rapicauda</i> | 8 | 9 | 2 | 4 | | | | | | | | |

| Cod | Grupo/ Especie | Remanente de Bosque | | Cul. Palma africana | | Pla. Eucalipto | | Pastizal arbolado | | Pastizal | | Cul. Arroz | |
|--------------------------------|-----------------------------------|---------------------|-------|---------------------|-------|----------------|-------|-------------------|-------|----------|-------|------------|-------|
| | | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- | Prec+ | Prec- |
| n | <i>Tretioscincus bifasciatus</i> | 22 | 15 | | | | | | | | | | |
| o | <i>Amphisbaena medemi</i> | 1 | | | | | | | | | | | |
| Riqueza época climática | | 13 | 13 | 6 | 6 | 4 | 4 | 3 | 5 | 3 | 6 | 1 | 1 |
| Riqueza total | | 15 | | 8 | | 4 | | 5 | | 7 | | 1 | |
| SERPIENTES | | | | | | | | | | | | | |
| a | <i>Corallus ruschenbergerii</i> | | | 1 | | | | | | | | | |
| b | <i>Crotalus durissus</i> | 1 | 3 | | | | | | | | | | |
| c | <i>Erythrolamprus melanotus</i> | 1 | | | | | | | | | | | |
| d | <i>Leptodeira annulata</i> | 3 | | | | | | | | | | | |
| e | <i>Leptodeira septentrionalis</i> | 7 | 9 | 5 | | | | | | | | | |
| f | <i>Lygophis lineatus</i> | | | | 1 | | | | | 1 | | | |
| g | <i>Micrurus dissoleucus</i> | | 1 | | | | | | | | | | |
| h | <i>Oxybelis aeneus</i> | 3 | 1 | | | 2 | | | | | | | |
| i | <i>Oxybopus petolaris</i> | | | | 1 | | | | | | | | |
| j | <i>Phimophis guianensis</i> | | 1 | | | | | | | | | | |
| k | <i>Porthidium lansbergii</i> | 1 | 2 | | | | | | | | | | |
| l | <i>Tantilla melanocephala</i> | | | 1 | | | | | | | | | |
| Riqueza época climática | | 6 | 6 | 3 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Riqueza total | | 8 | | 5 | | 1 | | 0 | | 1 | | 0 | |

* Esta especie fue incluida dentro de los lagartos para los análisis de riqueza y abundancia de especies.
Cul: cultivo; Pl: plantación; Prec+: Alta precipitación; Prec-: Baja precipitación

Las curvas de acumulación (rarefacción-extrapolación), indican que el alcance del muestreo en los diferentes elementos del paisaje, abarcó una alta proporción de las ranas presentes en cada uno de estos ambientes (76% en el remanente de bosque, 94%, en la plantación de eucalipto, 93% en el pastizal arbolado, 85% en el cultivo de palma africana y 87% en el de arroz. Figura 3b), con una proporción de especies por encontrar entre el 24% y 6%. La riqueza estimada con relación (rarefacción-extrapolación) a los valores del alcance del muestreo (valor base 79%), fue igual en el remanente de bosque y en el cultivo de palma africana (seis especies cada uno), así como en el cultivo de arroz, la plantación de eucalipto y el pastizal arbolado (cada uno con cuatro especies. Figura 3c).

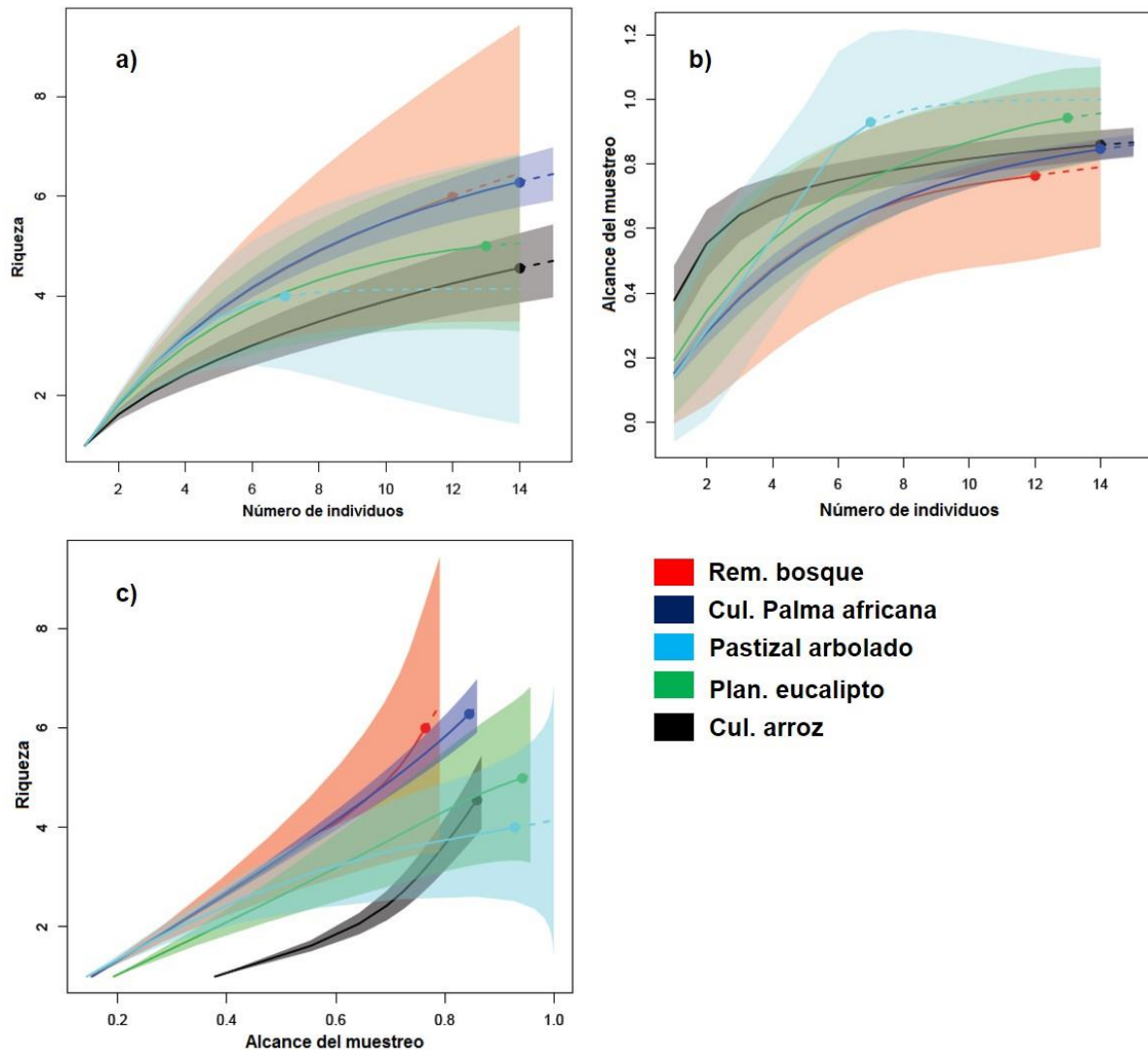


Figura 3. (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua), hasta el doble del tamaño de la muestra más pequeña) de la riqueza de ranas. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.

Los valores de riqueza entre las épocas climáticas, muestran que las ranas presentaron variaciones marcadas entre las temporadas seca y de lluvia. En la época de lluvias se registró la mayor riqueza con 12 especies mientras que en la época seca se hallaron siete. En la época de lluvias, los valores más altos de riqueza se hallaron en el cultivo de palma africana (nueve especies), el cultivo de arroz (siete) y el remanente de bosque (seis. Tabla 1).

Lagartos

En el remanente de bosque se registró la mayor riqueza de lagartos (15 especies), seguido por el cultivo de palma africana (ocho), el pastizal (siete) y el pastizal arbolado (cinco) y los valores más

bajos de riqueza se encontraron en la plantación de eucalipto (cuatro) y en el cultivo de arroz (solo se registró a la especie *Ameiva praesignis*). Las curvas (rarefacción-extrapolación) de acumulación de especies, indican que los muestreos incluyeron una alta proporción de las especies de lagartos que albergan cada uno de los elementos del paisaje (97% en el remanente de bosque, 98% en el cultivo de palma africana, 99% en el eucalipto, 97% en el pastizal arbolado y 88% en el pastizal. Figura 4a), con un déficit de muestreo entre el 12% y 1%. La riqueza estimada a partir del alcance del muestreo (valor base 94%) presentó variaciones con lo observado en campo (10 especies en el remanente de bosque, nueve en el pastizal, seis en el cultivo de palma africana, cinco en el pastizal arbolado, y tres en el eucalipto. Figura 4c).

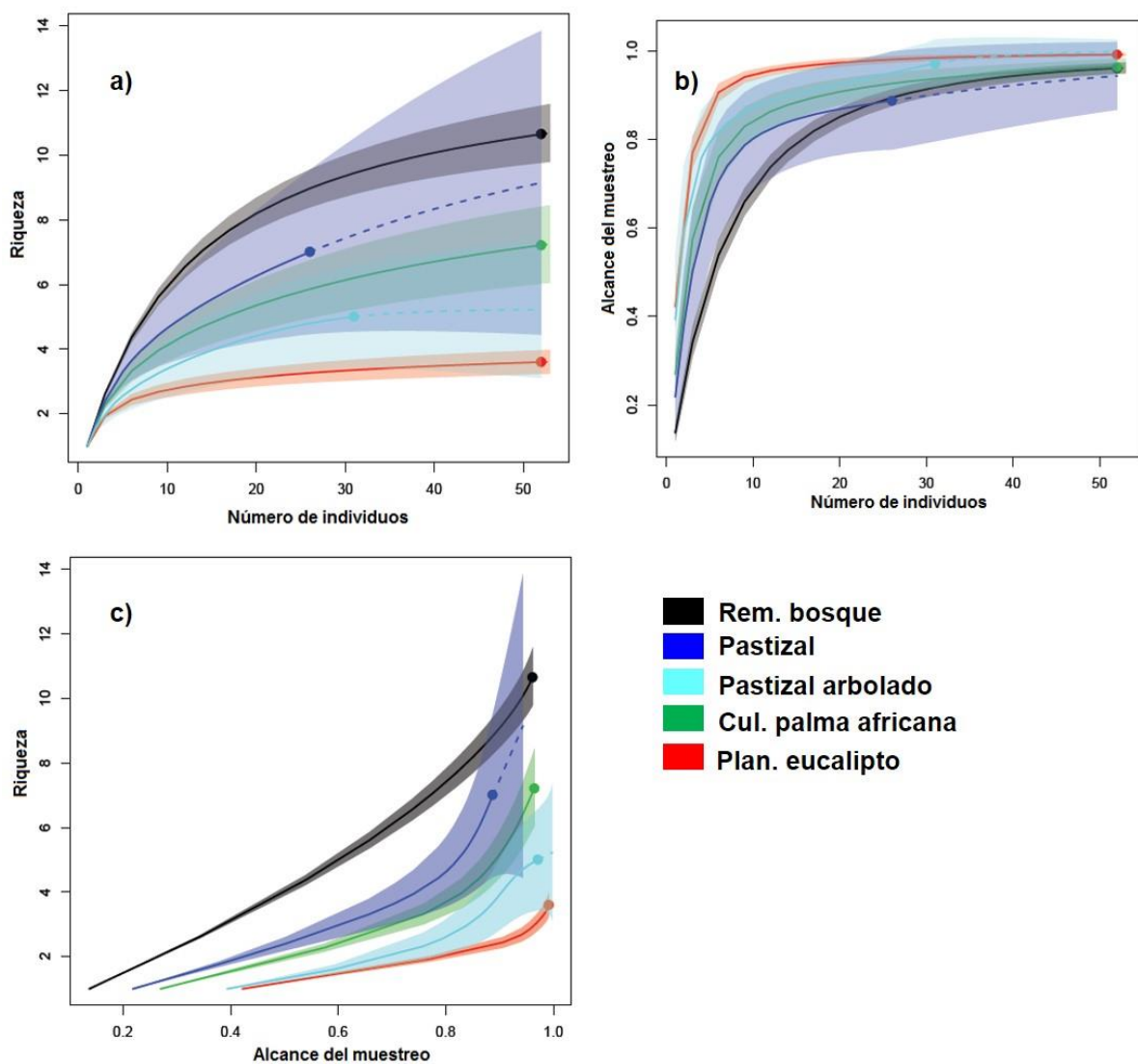


Figura 4. (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua, hasta el doble del tamaño de la muestra de referencia más pequeño) de la riqueza de lagartos. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción basada en el alcance del muestreo (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.

En los lagartos no se presentaron cambios relevantes entre épocas climáticas, en la época de lluvias se registraron 15 especies y en la época seca se registraron 14 especies. La mayor riqueza se halló en el remanente de bosque, en ambas épocas climáticas (13 especies). Igual comportamiento se observó en el cultivo de palma africana (seis especies en cada época), la plantación de eucalipto (cuatro especies en cada época) y en el cultivo de arroz (una especie en cada época). Mientras que en el pastizal arbolado y pastizal la mayor riqueza se registró en la época seca (cinco y seis especies respectivamente. Tabla 1).

Serpientes

Las serpientes fueron más diversas en el remanente de bosque (ocho especies) y en el cultivo de palma africana (cinco). En el pastizal y la plantación de eucalipto se registró una especie, *Lygophis lineatus* y *Oxybelis aeneus* respectivamente. En el cultivo de arroz y en el pastizal arbolado no se hallaron serpientes (Tabla 1). Las curvas de rarefacción- extrapolación muestran que en el bosque el muestreo abarcó al 86% de las serpientes y en el cultivo de palma africana al 60%, con una gran proporción de especies por encontrar en este último elemento del paisaje, principalmente especies raras. La riqueza estimada con base en el alcance del muestreo (valor base 80%), fue menor en el remanente de bosque (cinco especies) y aumentó en el cultivo de palma africana (ocho. Figura 5c).

En las serpientes no hubo cambios en la riqueza entre épocas climáticas (ocho especies). La mayor riqueza de serpientes se halló en el remanente de bosque en las dos épocas climáticas (seis especies en cada época), en el cultivo de palma la riqueza fue mayor en la época de lluvias (tres especies).

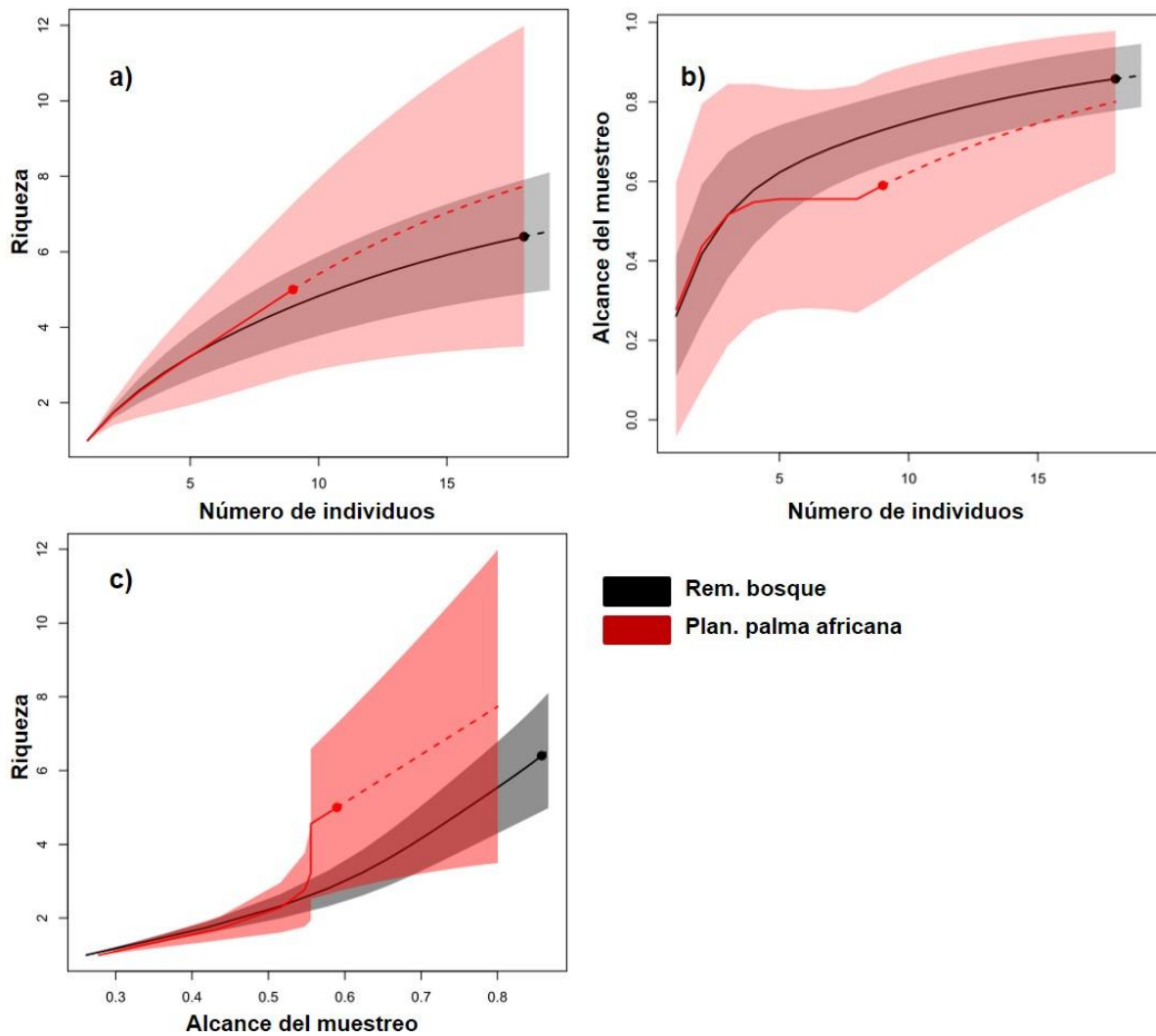


Figura 5. (a) rarefacción basada en el tamaño de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea discontinua, hasta el doble del tamaño de la muestra de referencia más pequeño) de la riqueza de serpientes. Los puntos indican las muestras de referencia. (b) alcance del muestreo como una función del doble del tamaño de referencia, para muestras por rarefacción (línea sólida) y extrapoladas (línea punteada). (c) rarefacción basad en el alcance del muestreo (línea continua) y extrapolación (línea discontinua). Las sombras corresponden a los intervalos de confianza de 95% en cada una de las curvas.

Estructura de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural y épocas climáticas

De los 882 individuos registrados, 235 fueron de ranas, 600 de lagartos, 45 de serpientes, la anfisbaena y la babilla estuvieron representados por un individuo cada uno (Tabla 1). En la época climática de lluvias se registró la mayor abundancia con 531 individuos, mientras en sequia se hallaron 351 individuos.

Ranas

La mayor abundancia de ranas se presentó en el cultivo de palma africana (128 individuos), seguido por el cultivo de arroz (73 individuos), la plantación de eucalipto (13 individuos), el remanente de bosque (12 individuos), el pastizal arbolado (7 individuos) y el pastizal (dos individuos). Las ranas fueron más abundantes en la época de lluvias con 195 individuos, en tanto que en sequía se hallaron 40. En lluvias la mayor abundancia se presentó en la plantación de palma africana (126 individuos) y en el cultivo de arroz (45 individuos). En sequía la mayor riqueza se halló en el cultivo de arroz (28 individuos).

El patrón de distribución de la abundancia y la ordenación jerárquica de las especies de ranas, es diferente entre los elementos del paisaje (Figura 6). Las especies que dominaron fueron *Pseudopaludicola pusilla* (arroz, SIMPER: porcentaje de contribución a la similitud 63%), *Dendropsophus microcephalus* (palma africana, SIMPER 26%), *Hypsiboas crepitans* (remanente de bosque, SIMPER 77%), *Pleurodema brachyops* (eucalipto, SIMPER 33%). En el pastizal arbolado las especies *Pleurodema brachyops*, *Pseudopaludicola pusilla* y *Rhinella humboldti* presentaron la misma abundancia (SIMPER 33,3% cada una. Figura 4). *Pseudopaludicola pusilla* fue la especie dominante en ambas épocas climáticas (54 ind. en lluvias, SIMPER: 14% y 18 ind. en sequía, SIMPER: 34%).

En lluvias la distribución jerárquica de las abundancias sigue el patrón general para los elementos de cultivo de arroz (dominó *Pseudopaludicola pusilla*, SIMPER 11%), remanente de bosque (*Hypsiboas crepitans*, SIMPER 15,4%), cultivo de palma africana (*Dendropsophus microcephalus*, 19,4%). En el pastizal arbolado *Pleurodema brachyops* y *Pseudopaludicola pusilla* registraron dos individuos cada una. En la plantación de eucalipto se registraron a *Engystomops pustulosus* e *Hypsiboas crepitans* (dos ind. cada una). En la época seca el patrón general de la dominancia es igual para el cultivo de arroz (dominó *Pseudopaludicola pusilla*, SIMPER 53%) y la plantación de eucalipto (*Pleurodema brachyops*, SIMPER 10%). En el pastizal arbolado se registró a *Rhinella humboldti* (un ind.) y en el cultivo de palma africana fueron registradas *Leptodactylus insularum* y *Rhinella marina* (un ind. cada uno).

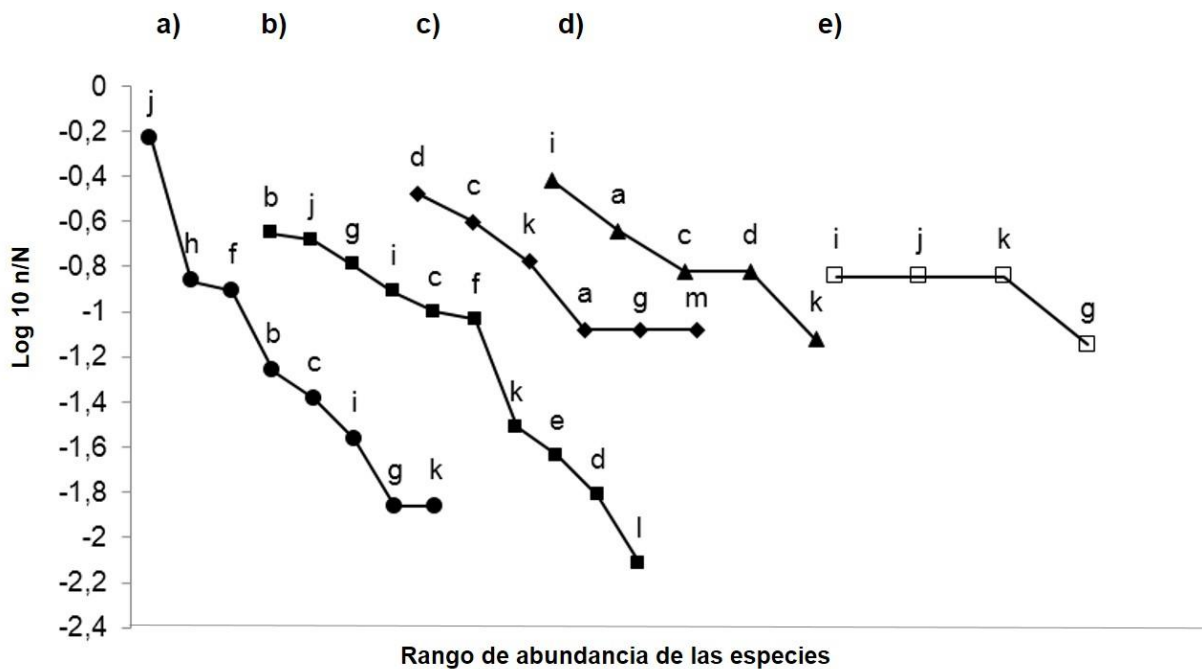


Figura 6. Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de las ranas registradas en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (a) arroz, (b) cultivo de palma africana, (c) remanente de bosque, (d) eucalipto, (e) pastizal arbolado. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.

Entre los elementos del paisaje se presentaron diferencias estadísticamente significativas en la estructura y la composición del ensamblaje de ranas (Pseudo-F= 1,7969; P-perm: 0,0005). El cultivo de arroz fue diferente de los demás elementos de: remanente de bosque ($t= 1,7299$; P-perm: 0,0023), el cultivo de palma africana ($t= 1,6785$; P-perm: 0,0064), la plantación de eucalipto ($t= 1,6196$; P-perm: 0,0282) y el pastizal arbolado ($t= 1,5642$; P-perm: 0,0402). Otros elementos que difirieron fueron: la palma africana y el remanente de bosque ($t= 1,5221$; P-perm: 0,0194) y el remanente de bosque y el pastizal arbolado ($t= 1,4865$; P-perm: 0,0436).

La estructura y la composición del ensamblaje de ranas presentó diferencias estadísticamente significativas entre las épocas climáticas (Pseudo-F= 2,0253; P-perm: 0,03). En la época de lluvias se presentaron diferencias entre el remanente de bosque con los cultivos de palma africana ($t= 1,5297$; P-perm: 0,0151) y de arroz ($t= 1,6315$; P-perm: 0,0089) y el pastizal arbolado ($t= 1,4865$; P-perm: 0,0396). En la época seca no se presentaron diferencias entre los elementos del paisaje.

Lagartos

En los lagartos, la abundancia fue mayor en el remanente de bosque (240 individuos), seguido por la plantación de eucalipto (198), el cultivo de palma africana (87), el pastizal arbolado (31) y el pastizal (26). *Amphisbaena medemi* fue registrada en el remanente de bosque. Entre las épocas climáticas se presentaron abundancias cercanas, 308 individuos en lluvias y 292 en sequía.

El patrón de distribución de la abundancia y el orden jerárquico de dominancia en lagartos es similar entre el remanente de bosque, el cultivo de palma africana; la especie que domina es *Gonatodes albogularis* (SIMPER entre 24%, 23% respectivamente). En la plantación de eucalipto, el pastizal y el pastizal arbolado domina *Cnemidophorus lemniscatus* (SIMPER entre 29%, 61% y 67% respectivamente. Figura 7). *Cnemidophorus lemniscatus* (SIMPER 30%) fue la especie dominante en la época de lluvias y *Gonatodes albogularis* (SIMPER 24%) en la época de sequía.

En la época de lluvias la distribución jerárquica de las abundancias sigue el patrón general para los elementos del paisaje de plantación de eucalipto y pastizal (dominó *Cnemidophorus lemniscatus*, SIMPER 24%). En el remanente de bosque y el pastizal arbolado la especie dominante fue *Cnemidophorus lemniscatus* (SIMPER 24%), mientras en el cultivo de palma africana fue *Anolis auratus* (SIMPER 37%). En la época seca el patrón general de la dominancia es el mismo para el remanente de bosque, el cultivo de palma africana (*Gonatodes albogularis* SIMPER 21%). En el pastizal dominó *Gonatodes albogularis* (SIMPER 21%) y en el pastizal arbolado *Cnemidophorus lemniscatus* (SIMPER 87%). En la plantación de eucalipto dominó *Anolis auratus* (SIMPER 43%). En el cultivo de arroz se registró a *Ameiva praesignis* (cuatro ind.).

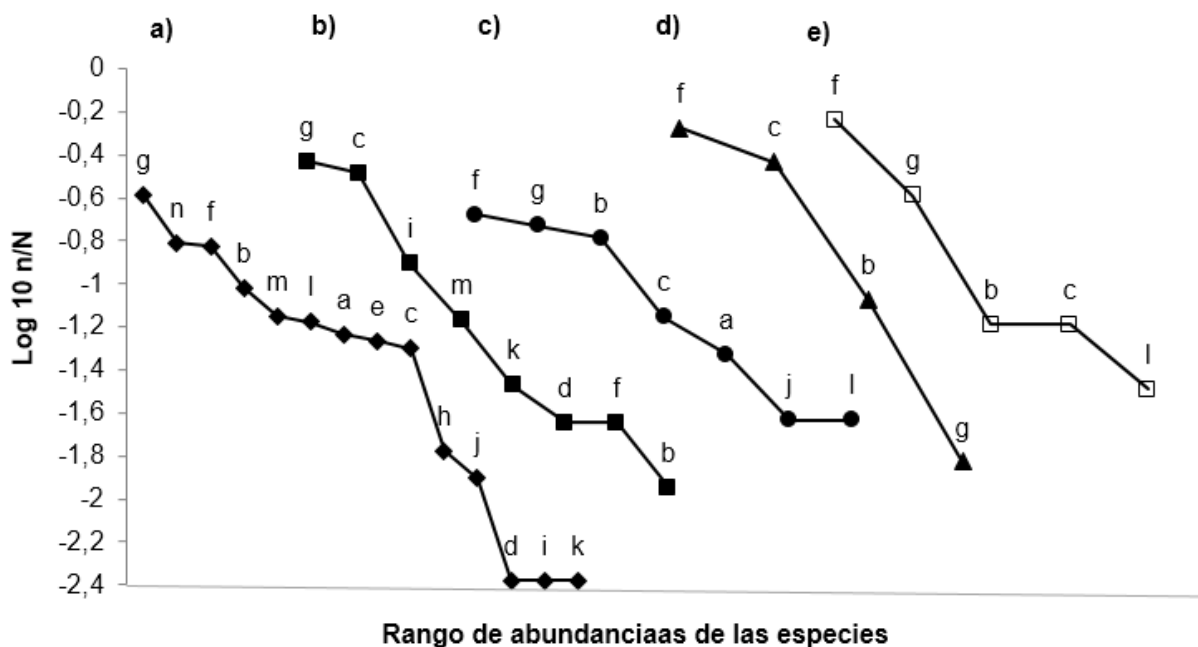


Figura 7. Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de lagartos registrados en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (a) remanente de bosque, (b) cultivo de palma africana, (c) pastizal, (d) eucalipto, (e) pastizal arbolado. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.

Se presentaron diferencias estadísticamente significativas en la estructura y la composición del ensamblaje de lagartos entre casi todos los elementos del paisaje rural (Pseudo-F= 7,642; P-perm= 0,0001); excepto entre el pastizal arbolado y pastizal (t= 0,62882; P-perm= 0,8316. Anexo 2). Entre las épocas climáticas no se hallaron diferencias en la estructura y la composición del ensamblaje de lagartos (Pseudo-F= 0,55358; P-perm= 0,7784). En la época de lluvias se presentaron diferencias entre el cultivo de arroz con remanente de bosque (t= 2,2817; P-perm= 0,0001), la plantación de eucalipto (t= 2,6794; P-perm= 0,0003), el cultivo de palma africana (t= 2,7962; P-perm= 0,0015) y con el pastizal (t=2,4306; P-perm= 0,0246). El remanente de bosque difirió en la composición y estructura del ensamblaje de lagartos con la plantación de eucalipto (t=2,8048; P-perm= 0,0001), el cultivo de palma (t=2,7885; P-perm= 0,0001) y el pastizal (t=1,6183; P-perm= 0,016). Otras diferencias se hallaron entre la plantación de eucalipto y el cultivo de palma africana (t=1,796; P-perm= 0,0247) y entre el cultivo de palma africana y el pastizal (t=2,0959; P-perm= 0,0088).

En la época seca las diferencias en la estructura y composición, se dieron entre el cultivo de arroz con el remanente de bosque (t=1,879; P-perm= 0,0026), la plantación de eucalipto (t=3,865; P-perm= 0,002), el cultivo de palma africana (t=2,3025; P-perm= 2,3025), el pastizal (t=2,2433; P-perm= 0,0139) y el pastizal arbolado (t=2,1352; P-perm= 0,0169). Otras diferencias se presentaron entre la plantación de eucalipto con el cultivo de palma africana (t=2,3502; P-perm= 0,0025), con el pastizal (t=2,2883; P-perm= 0,0011) y con el pastizal arbolado (t=1,872; P-perm= 0,0201). Entre el remanente de bosque y la plantación de eucalipto (t=2,7537; P-perm= 0,0001), también se presentaron diferencias estadísticamente significativas.

Serpientes

En las serpientes, la abundancia fue mayor en el remanente de bosque (33 individuos) y el cultivo de palma africana (nueve individuos). En la plantación de eucalipto se registró dos individuos (*Oxybelis aeneus*) y en pastizal se registró un individuo (*Lygophis lineatus*). Entre las épocas climáticas se presentaron abundancias cercanas, 26 individuos en lluvias y 19 en sequía. Las curvas de rango abundancia muestran que la ordenación jerárquica de la especie dominante y el patrón de distribución de la abundancia es similar en el remanente de bosque y en el cultivo de palma africana; la especie que domina es *Leptodeira septentrionalis* (SIMPER 80% y 100% respectivamente. Figura 8).

La distribución jerárquica de las abundancias en las épocas climáticas, sigue el patrón general para los elementos del paisaje de remanente de bosque y cultivo de palma africana (*Leptodeira septentrionalis*, SIMPER 77% y 100% respectivamente) en la época de lluvias y para el remanente de bosque (*Leptodeira septentrionalis*, SIMPER 70%) en la época seca. En la plantación de eucalipto se

registró a *Oxybelis aeneus* (dos ind.) y en el pastizal a *Lygophis lineatus* (1 ind.) durante la época de lluvias. En el cultivo de palma africana durante la época seca se registraron a *Lygophis lineatus* y *Oxyrhopus petolaris* (un ind. cada uno)

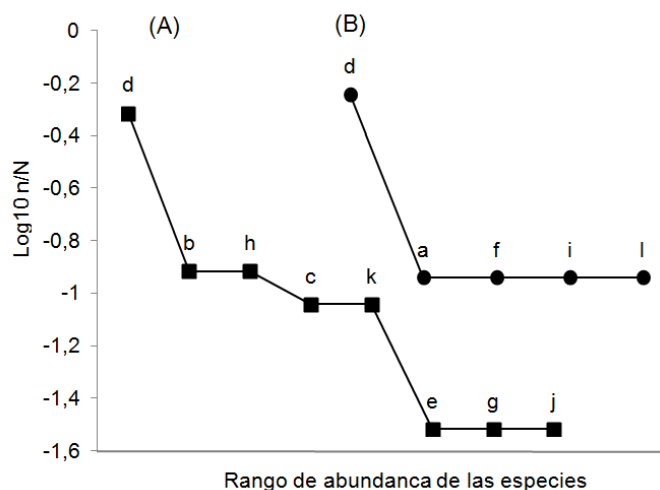


Figura 8. Curvas de rango abundancia de los ensamblaje de serpientes registradas en el paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) plantación de palma africana. La codificación de las especies se muestra en la tabla 1.

La estructura y la composición de los ensamblajes de serpientes presentaron diferencias significativas en los elementos del paisaje (Pseudo-F= 2,1291; P-perm= 0,01) y entre las épocas climáticas (Pseudo-F= 2,3839; P-perm=0,033). Las variaciones entre elementos se dieron entre la plantación de eucalipto con el remanente de bosque ($t= 1,5731$; P-perm=0,017) y el cultivo de palma africana ($t= 2,2375$; P-perm=0,005).

Variables ambientales y estructurales del hábitat vs. estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles

Las características ambientales y de la estructura de los elementos del paisaje presentaron diferencias estadísticamente significativas a lo largo del mosaico del paisaje ($p < 0.05$, Tabla 2). Estas características presentaron cambios entre los diferentes elementos del paisaje y entre épocas climáticas (Anexo 3). En el pastizal se registró la mayor temperatura promedio ($34,2^{\circ}\text{C}$), mientras que la humedad relativa promedio fue mayor en el cultivo de arroz ($74,2\%$). El espesor promedio de la capa de hojarasca fue mayor en el cultivo de palma africana ($17,4\text{ cm}$). La altura promedio de las hierbas fue mayor en la plantación de eucalipto y en el cultivo de arroz. La mayor cobertura promedio de herbáceas y rasantes se obtuvo en el cultivo de arroz y el pastizal (Tabla 2). Se

identificaron relaciones colineales entre la cobertura arbustiva y la cobertura de arbolitos ($r^2=96\%$. Anexo 3). El espesor de la hojarasca presentó relaciones colineales con la cobertura arbórea ($r^2=73q\%$) y la cobertura de hojarasca ($r^2=73\%$). La cobertura de herbáceas y rasantes fue colineal con cobertura de hojarasca ($r^2=71\%$).

Tabla 2. Características ambientales y de la estructura de los elementos del paisaje rural.

| Variable | Arroz | Bosque | Eucalipto | Palma | Pastizal | Pastizal arbolado | Kruskal-Wallis |
|------------------------|---------------|---------------|---------------|-----------------|----------------|-------------------|-----------------------------------|
| | Media (Rango) | Media (Rango) | Media (Rango) | Media (Rango) | Media (Rango) | Media(Rango) | |
| | S.D | S.D | S.D | S.D | S.D | S.D | |
| T° | 31.6 (27-36) | 31.1 (26-40) | 31.1 (25-35) | 30.4 (20-37) | 34.2 (27-39) | 31.9 (28-36) | H (5, N=189) =14.02 p =.0155 |
| | 2,41092 | 3,11017 | 2,87508 | 3,22834 | 4,26773 | 2,40907 | |
| HR | 74.2 (59-96) | 65.3 (37-89) | 65.2 (52-89) | 66.8 (50-85) | 49.7 (31.5-73) | 62.5 (36-83) | H (5, N=189) =23.35 p =.0003 |
| | 11,62404 | 10,21410 | 8,37551 | 8,16999 | 14,90757 | 16,86693 | |
| Eshoj | 0.47 (0-2) | 2.2 (0-5) | 1.1 (0-3) | 17.4 (4-40) | 0.27 (0-2) | 0.34 (0-5) | H (5, N=189) =143.05 p =0.000 |
| | 0,64834 | 0,93309 | 1,06072 | 8,24967 | 0,58041 | 1,05837 | |
| Alhi | 54.8 (44-70) | 23.1 (0-70) | 66.2 (20-104) | 27.4 (4-70) | 32.4 (5-150) | 42.3 (0-80) | H (5, N=189) =80.87 p =.0000 |
| | 8,01447 | 21,11269 | 14,83045 | 10,86020 | 32,26112 | 21,30153 | |
| C.herbras | 90.5 (70-100) | 20.7 (0-90) | 58.4 (10-91) | 58.3 (25-95) | 86.1 (60-100) | 75.4 (0-100) | H (5, N=189) =126.28 p =0.000 |
| | 8,86568 | 16,77166 | 18,62638 | 17,69186 | 12,40397 | 24,22281 | |
| C.arb | - | 52.7 (15-76) | 0.81 (0-10) | - | - | 5.2 (0-55) | H (5, N=189) =164.31 p =0.000 |
| | - | 20,78729 | 2,63277 | - | - | 14,18051 | |
| C.arbo | - | 51.4 (10-90) | 0.42 (0-5) | - | - | 1.9 (0-45) | H (5, N=189) =168.72 p =0.000 |
| | - | 28,39443 | 1,31480 | - | - | 9,38315 | |
| C.arba | - | 48.1 (5-80) | 49.4 (31-50) | 70.5 (70-75) | 1.9 (0-40) | 0.2 (0-2) | H (5, N=189) =145.32 p =0.000 |
| | - | 25,68683 | 3,37483 | 1,45982 | 8,72872 | 0,51843 | |
| C.hoja | 0.04 (0-1) | 62.3 (10-90) | 24.5 (0-80) | 54.4 (5-95) | 1.3 (0-10) | 0.86 (0-20) | H (5, N=189) =125.13 p =0.000 |
| | 0,15408 | 15,58526 | 29,79859 | 17,59194 | 2,80856 | 4,17029 | |
| C.suedes | 3.5 (0-18) | 13.7 (0-40) | 5 (0-90) | - | 5.3 (0-20) | 5.6 (0-30) | H (5, N=189) =103.38 p =0.000 |
| | 6,14512 | 8,99629 | 17,78002 | - | 6,56268 | 7,20339 | |
| Dis a cuer agua | 3.1 (2-7) | 310 (310-310) | 281 (281-281) | 265.6 (172-341) | 429 (429-429) | 98 (98-98) | H (5, N=189) =144.18 p =0.000 |
| | 1,38720 | 0,00000 | 0,00000 | 81,49930 | 0,00000 | 0,00000 | |

Ranas

El mejor modelo lineal basado en la distancia (DistLM) indica que los dos primeros ejes del análisis de redundancia (dbRDA) explican el 83.8% de los cambios en el ensamblaje de ranas a través de los elementos del paisaje (AICc= 400,44. Figura 9a. Tabla 2). Según este modelo la humedad

relativa, la cobertura arbórea y la distancia a cuerpos de agua, explican en mayor proporción la variabilidad del ensamblaje de ranas a lo largo del paisaje rural. Siete variables fueron significativas en el ajuste al mejor modelo, la humedad relativa (Pseudo-F= 2,3559; P=0,009), la altura de la hierba (Pseudo-F= 1,8589; P=0,043), la cobertura herbácea y de rasantes (Pseudo-F= 2,2437; P= 0,0124), la cobertura arbustiva (Pseudo-F= 2,4194; P= 0,0088) la cobertura de arbolitos (Pseudo-F= 2,4357; P=0,0085), la cobertura arbórea (Pseudo-F= 3,0323; P=0,0017), la cobertura de hojarasca (Pseudo-F= 2,0929; P=0,0258) y la distancia a cuerpos de agua (Pseudo-F= 1,021; P= 0,423).

Tabla 3. Modelos mejor ajustados según el criterio de información de Akaike-correcto: AICc, organizados por el número de variables incluidas en el modelo, que explican la variación de los ensamblajes de ranas en los elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia.

| AICc | R2 ajustado | Suma residual de cuadrados | Número de variables | Variables seleccionadas |
|-----------------|-------------|----------------------------|---------------------|-------------------------|
| RANAS | | | | |
| 400,44 | 0,16725 | 1,67E+05 | 3 | 2.8.11 |
| 400,56 | 0,20761 | 1,59E+05 | 4 | 2.7.8.11 |
| 400,59 | 0,20704 | 1,59E+05 | 4 | 2.6.8.11 |
| 400,61 | 0,12182 | 1,76E+05 | 2 | 2.11 |
| 400,83 | 0,11772 | 1,77E+05 | 2 | 8.11 |
| 400,89 | 0,11673 | 1,77E+05 | 2 | 2.8 |
| 400,9 | 0,15939 | 1,69E+05 | 3 | 2.7.11 |
| 400,92 | 0,15898 | 1,69E+05 | 3 | 2.6.11 |
| 400,93 | 0,15883 | 1,69E+05 | 3 | 2.7.8 |
| 400,96 | 0,15822 | 1,69E+05 | 3 | 2.6.8 |
| AICc | R2 ajustado | Suma residual de cuadrados | Número de variables | Variables seleccionadas |
| LAGARTOS | | | | |
| 1154,4 | 0,18418 | 4,41E+05 | 5 | 1.7.9-11 |
| 1155,1 | 1,80E-01 | 4,43E+05 | 5 | 1.3.7.10.11 |
| 1155,2 | 1,92E-01 | 4,37E+05 | 6 | 1.3.7.9-11 |
| 1155,3 | 1,91E-01 | 4,37E+05 | 6 | 1.5.7.9-11 |
| 1155,4 | 1,91E-01 | 4,37E+05 | 6 | 1.4.7.9-11 |
| 1155,7 | 1,89E-01 | 4,38E+05 | 6 | 1.2.7.9-11 |
| 1156,1 | 2,00E-01 | 4,32E+05 | 7 | 1.4.5.7.9-11 |
| 1156,2 | 1,61E-01 | 4,53E+05 | 4 | 7.9-11 |
| 1156,2 | 1,99E-01 | 4,33E+05 | 7 | 1.3.5.7.9-11 |
| 1156,3 | 1,99E-01 | 4,33E+05 | 7 | 1.3.4.7.9-11 |

| AICc | R2 ajustado | Suma residual de cuadrados | Número de variables | Variables seleccionadas |
|-------------------|-------------|----------------------------|---------------------|-------------------------|
| AICc | R2 ajustado | Suma residual de cuadrados | Número de variables | Variables seleccionadas |
| SERPIENTES | | | | |
| 312,77 | 0,13948 | 1,16E+05 | 5 | 1.4.7.9.10 |
| 314,83 | 0,1624 | 1,13E+05 | 6 | 1.4.5.7.9.10 |
| 315,45 | 0,14832 | 1,15E+05 | 6 | 1.4.7.9.10.11 |
| 317,73 | 0,17097 | 1,12E+05 | 7 | 1.4.5.7.9.10.11 |

1: Temperatura ambiente, 2: Humedad relativa, 3: Espesor de la hojarasca, 4: Altura promedio de la hierba, 5: Cobertura de herbáceas y rasantes, 6: Cobertura arbustiva, 7: Cobertura de arbolitos, 8: Cobertura arbórea, 9: Cobertura de hojarasca, 10: Cobertura de suelo desnudo, 11: Distancia a cuerpos de agua.

En negrilla está el modelo mejor ajustado

Lagartos

Según el mejor modelo basado en la distancia (DistLM), los dos primeros ejes del análisis de redundancia (dbRDA) explican el 73.8% de la variación del ensamblaje de lagartos en los elementos del paisaje rural (AICc= 1154,4. Figura 9b. Tabla 2). Según este modelo la temperatura, la cobertura de hojarasca, la cobertura del suelo desnudo, la cobertura de arbolitos y la distancia a cuerpos de agua, son las variables que se relacionan con la estructura y composición del ensamblaje de lagartos en el paisaje rural. En el ajuste del mejor modelo se identificaron siete variables significativas: temperatura (Pseudo-F= 3,3857; P=0,0031), espesor de la hojarasca (Pseudo-F= 3,6671; P= 0,0022), la altura promedio de la hierba (Pseudo-F= 5,1081; P= 0,0002), la cobertura de herbáceas y rasante (Pseudo-F= 3,6324; P=0,0022), la cobertura de arbolitos (Pseudo-F= 9,9735; P=0,0001), la cobertura de suelo desnudo (Pseudo-F= 7,7476; P= 0,0001) y la distancia a cuerpos de agua (Pseudo-F= 6,0168; P= 0,0001).

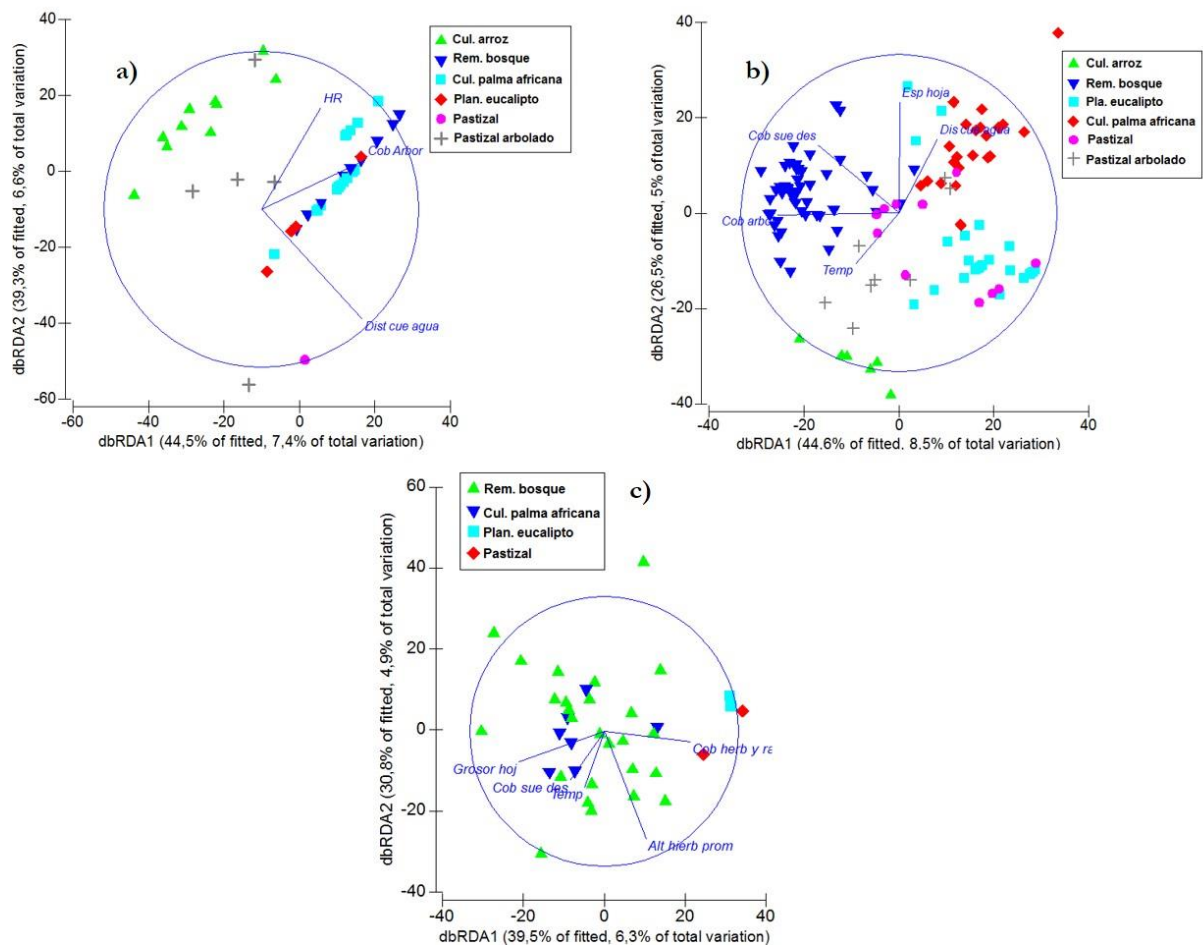


Figura 9. Análisis de dbRDA de la estructura y composición del ensamblaje de: a) ranas, b) lagartos, c) serpientes, en los elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. T.amb: temperatura ambiente, H. R: Humedad relativa, Dist. cuer agua: distancia a cuerpos de agua. Cob. Hoja (%): Cobertura de hojarasca, Gro hoj (cm): espesor de la capa de hojarasca, % Cob. De arbol: Cobertura de arbolitos. Cul: cultivo; Plan: plantación; Rem: remanente

Serpientes

El modelo lineal mejor ajustado (DistLM) indica que los dos primeros ejes del análisis de redundancia (dbRDA), explican el 76.8% de los cambios del ensamblaje de serpientes en los elementos del paisaje (AICc= 311,95. Figura 9c). En este modelo, variables como la altura de la hierba, la temperatura, la cobertura de suelo desnudo, la cobertura de arbolitos y la distancia a cuerpos de agua, están relacionadas con la estructura y composición del ensamblaje de serpientes en el paisaje rural. En el ajuste del mejor modelo no se identificaron variables significativas.

DISCUSIÓN

Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural.

La riqueza hallada en la zona de estudio correspondió al 68% de las ranas (13 especies) y al 51% de los reptiles (28 especies) presentes en los ambientes terrestres de las áreas planas del departamento del Cesar (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013a) y representó una proporción considerable de las ranas (39%, 13 especies), lagartos (20%, 14 especies) y las serpientes (14%, 12 especies) de las tierras bajas de la región Caribe (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013b). Aunque la calidad de los hábitats en los paisajes rurales está muy influenciada por las actividades humanas, logran soportar una proporción importante de la biodiversidad original (Ranganathan *et al.*, 2008), que no es equiparable con la biodiversidad que llegan a albergar los bosques conservados (Dirzo *et al.*, 2011). Los remanentes de bosque que persisten en la cuenca del río Cesar (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013a; Carvajal-Cogollo, 2014), contienen una riqueza similar a la encontrada en los sistemas productivos que forman parte de los paisajes rurales, esta condición indica que la transformación del paisaje y el cambio de uso del suelo, ocasionaron cambios en la cobertura vegetal y a su vez moldearon la estructura y composición de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en la cuenca del río Cesar, que están conformados por especies de distribución amplia con alto grado de ocupación en los elementos del paisaje (Carvajal-Cogollo, 2014). Las características generalistas que exhiben la mayoría de ranas, lagartos y serpientes en cuanto al uso de los recursos (Ayala & Castro *ined*, Pérez-Santos & Moreno, 1988; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013a), así como las tácticas de termorregulación, los tiempos de actividad, los amplios espectros alimentarios (Pérez-Santos & Moreno 1986, Medina-Rangel, 2009; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013a; Rojas *et al.*, en prensa), les permiten amoldarse a las fluctuaciones ambientales que presenta el paisaje rural, así como a la estacionalidad y a las marcadas oscilaciones climáticas en el bosque seco estacional (Carvajal-Cogollo, 2014).

Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes en los elementos del paisaje.

El alto porcentaje del alcance del muestreo registrado (mayor a 75%) en los elementos del paisaje, indica que la riqueza de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes no fue influenciada por el esfuerzo de muestreo. El bajo alcance del muestreo de serpientes, obtenido en el cultivo de palma africana (60%), es atribuido a la alta cantidad de especies raras, a sus hábitos crípticos, a su naturaleza de grandes predadores (Vitt & Vangilder, 1983; Rugiero & Luiselli, 1996) y a la dificultad para ser registradas en campo a través del muestreo por encuentro visual (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008). A escala regional otros estudios han obtenido resultados similares

(Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Moreno-Arias *et al.*, 2008, Medina-Rangel, 2011). Se sugiere que para obtener mayor alcance del muestreo y lograr estimaciones superiores en la riqueza, se debe invertir más tiempo en el muestreo de serpientes a lo largo del paisaje rural. Evaluar el alcance de los muestreo de ranas, lagartos y serpientes, es una técnica novedosa que permite hacer estimaciones confiables cuando se comparan ensamblajes con un alto número de especies raras, provenientes de diferentes comunidades (Chao & Jost, 2012).

Al comparar las muestras de serpientes con un valor de alcance base igual para todos los elementos del paisaje (valor base de 80%), el remanente de bosque presentó una reducción en la cantidad de especies, mientras que en el cultivo de palma aumenta. Es posible que la riqueza y abundancia de serpientes en este ambiente pueda ser mayor a lo observado y concuerde con lo encontrado en otras investigaciones (Lynch, 2014), donde consideran que los cultivos de palma africana, tienen un alto potencial para albergar estos grupos de fauna.

Las ranas, lagartos y serpientes que habitan en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar, respondieron de manera diferencial a los elementos del paisaje. Nuestros resultados muestran que los patrones de riqueza y abundancia de especies, están influenciados por las características ambientales y estructurales de cada elemento del paisaje, que proveen ambientes apropiados para los anfibios y reptiles de acuerdo a los requerimientos fisiológicos y la historia de vida de las especies (Brown, 2001; Urbina-Cardona & Londoño, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). En las ranas la riqueza y la abundancia de especies fueron mayores en los cultivos de arroz y de palma africana, lo cual está estrechamente relacionado con la presencia de cuerpos de agua, en estos elementos del paisaje. El manejo del recurso hídrico y la presencia de cuerpos de agua lóticos, proporcionan una importante fuente de microhábitats (Bambaradeniya & Amerasinghe, 2003; Duré *et al.*, 2008), que facilita la sobrevivencia de un mayor número de especies e individuos con relación a los demás elementos, por tanto estos elementos del paisaje hacen una contribución importante al mantenimiento de la diversidad de ranas en el paisaje de manera temporal (Edirisinghe & Bambaradeniya, 2006; Maltchik *et al.*, 2011).

Nuestros resultados muestran que la riqueza, abundancia y composición de los ensamblajes de lagartos y serpientes, no presentaron una asociación marcada con el gradiente de simplificación de la estructura vegetal que se observó en el mosaico del paisaje rural. Aunque los mayores valores de riqueza y la abundancia de los lagartos y serpientes se registraron en el remanente de bosque, no es

una respuesta lineal a la complejidad de la vegetación que presenta este elemento del paisaje, ya que la mayor parte de los remanentes de bosque que persisten en la cuenca del río Cesar corresponden a bosques poco conservados (Carvajal-Cogollo, 2014). Especies como *Bachia talpa*, *Gymnophthalmus speciosus*, *Crotalus durissus*, *Leptodeira annulata*, *Liophis melanotus*, *Micrurus dissolencus*, *Phimophis guianensis* y *Porthidium lansbergii*, aunque fueron registradas exclusivamente en el remanente de bosque, son especies de amplia distribución que pueden ocupar diferentes ambientes. En las áreas agrícolas las especies más abundantes y frecuentes son especies generalistas típicas de hábitats abiertos o perturbados (Boshier *et al.*, 2004; Harvey *et al.*, 2006).

Los mayores valores de abundancia de lagartos y serpientes que alberga el remanente de bosque y plantación de palma africana dentro del paisaje rural, indican que estos elementos del paisaje son reservorios importantes de esta fauna en el mosaico de ambientes que persisten en la cuenca del río Cesar. Sin embargo las especies deben enfrentarse a las condiciones propias de cada uno de los elementos, por ejemplo en el cultivos de palma africana, la disponibilidad de recursos se puede limitar a los estratos herbáceo y rasante que logran coexistir temporalmente en el cultivo (Danielsen *et al.*, 2009), la oferta de refugio se reduce a la hojarasca y los microhábitats que proporcionan los fustes de las palmas (Medina-Rangel, 2011). Mientras que el remanente de bosque proporciona el hábitat de más alta calidad, con estructura y composición similar a las zonas de bosque original (Estrada & Coates-Estrada, 2001; Chacón & Harvey, 2006; Faria *et al.*, 2009). La diversidad de especies vegetales y microhábitats que contiene los remanentes de bosques (Rangel-Ch. *et al.*, 2008), sirven de refugio para una alta proporción de las especies e individuos presentes en el paisaje rural (Harvey *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Medina *et al.*, 2007; Medina-Rangel, 2009).

Especies como *Dendropsophus microcephalus*, *Engystomops pustulosus*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus insularum*, *Pleurodema brachyops*, *Pseudopaludicola pusilla*, *Ameiva praesignis*, *Anolis auratus*, *Bachia talpa*, *Cnemidophorus lemniscatus*, *Gonatodes albogularis*, *Tretioscincus bifasciatus*, *Leptodeira septentrionalis* y *Oxybelis aeneus*, presentaron amplia distribución en los elementos del paisaje y mostraron altos valores de abundancia, por tanto estas especies pueden verse favorecidas por las condiciones y los recursos disponibles en los elementos que conforman el paisaje rural en la cuenca del río Cesar, lo cual concuerda con lo encontrado en otros ambientes de la región Caribe de Colombia (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Moreno-Arias *et al.*, 2009, Medina-Rangel, 2011; Paternina-Hernández *et al.*, 2013; Carvajal-Cogollo, 2014).

Los altos niveles de biodiversidad que pueden albergar los paisajes rurales, se debe en gran medida a la heterogeneidad y abundancia de ambientes (Kindt *et al.*, 2004; Schroth *et al.*, 2004; Bennett *et al.*, 2006). Es importante tener en cuenta que a pesar el paisaje rural alberga una alta proporción de los anfibios y reptiles del bosque seco estacional, la dinámica de los cultivos de palma africana y de arroz y la plantación de eucalipto son de carácter temporal en el corto y largo plazo (De Chenon & Susanto, 2006; Duré *et al.*, 2008; Turner, 2011), por tanto se afectará negativamente la estructura y composición de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, de ahí la necesidad de generar las estrategias de manejo y conservación, así como la planeación y el diseño de los paisajes rurales, como alternativas útiles para procurar mantener y proteger la diversidad de anfibios y reptiles en estos ambientes.

La estacionalidad de las lluvias en el paisaje rural

Los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes y reptiles respondieron de manera diferencial a la estacionalidad de las lluvias en el paisaje rural, en el bosque seco estacional. Las ranas fueron el grupo con marcadas diferencias en la riqueza de especies. Las características fisiológicas, la baja capacidad de dispersión y adaptación (Blaustein & Bancroft, 2007; Semlitsch *et al.*, 2009) y la dependencia hídrica de los modos reproductivos de los anfibios (Duellman & Trueb, 1994), los hace vulnerables frente a las condiciones ambientales de sequía, que se observaron en los pastizales con y sin árboles, en el remanente de bosque y el cultivo de palma africana. Los cambios en las condiciones ambientales y en la fisonomía de la vegetación del bosque seco estacional entre épocas climáticas, pueden reflejarse en fluctuaciones en los patrones de actividad, y ocupación de hábitats y en la capacidad reproductiva de las ranas (Gibbons *et al.*, 2000, Crump, 2003).

La poca variación de la riqueza de los lagartos y serpientes, entre las épocas climáticas a lo largo del paisaje rural, indica que los ensamblajes están conformados por especies capaces de tolerar condiciones ambientales extremas y hacer uso de diversos ambientes (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Medina-Rangel, 2011), algunas de estas especies principalmente de la familia Teiidae (*Ameiva* y *Cnemidophorus*), presentan altos requerimientos térmico-energético para la activación del metabolismo y una estrategia de forrajeo activo (Vitt *et al.*, 1997; Vitt & Pianka, 2004), lo que les permite explotar una mayor variedad de recursos frente a otros lagartos (Vitt & Pianka, 2005) y ser especies exitosas en ambientes con alta exposición a los rayos solares, como los elementos del paisaje rural presentes en la cuenca del río Cesar.

Variables ambientales y estructurales vs. estructura y composición de anfibios y reptiles

Las diferencias en la composición y la estructura de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, están estrechamente relacionadas con las condiciones ambientales y de calidad de los elementos del paisaje, factores determinantes para suplir los requerimientos fisiológicos de las especies. Para las ranas, variables como la distancia a los cuerpos de agua explican la variación entre elementos del paisaje. La presencia de cuerpos de agua temporales o cultivos de inundación como el arroz, constituyen los hábitats ideales para su reproducción (Duellman & Trueb, 1994), además del hidroperido del cultivo de arroz y de las charcas temporales, que influyen en la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios (Werner *et al.*, 2007). La humedad relativa de los elementos del paisaje puede facilitar el movimiento de los anfibios hacia los cuerpos de agua en la época reproductiva (Palis, 1997; Semlitsch, 1985). Mientras que la cobertura arbórea está relacionada con la estabilidad ambiental de los hábitats y microhábitats (Urbina-Cardona & Londoño, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Las variaciones de estas variables a lo largo del gradiente de ambientes del paisaje rural están estrechamente relacionadas con la estructuración del ensamblaje de ranas en el paisaje rural.

En los lagartos variables como el espesor de la capa de hojarasca proporciona una amplia cantidad de microhábitats, que permiten la coexistencia de más individuos y más especies (Vitt & Pianka, 2005). La cobertura y grosor de la capa de hojarasca beneficia de modo directo la obtención de alimento y refugio (Lieberman, 1986; Vitt & Caldwell, 2001; Vallan, 2002) y proporciona microhábitats de alta calidad para los lagartos terrestres que constituyen el 61% (ocho especies) de las especies presentes en el paisaje rural. Para los lagartos arborícolas la estructura del vegetación (Ríos-López & Mitchell, 2007), en especial la presencia de arbolitos es un elemento estructural importante, que les brinda sitios de camuflaje y perchas para esperar y emboscar a las presas (Losos *et al.*, 1997). Otras variables como la temperatura están estrechamente relacionadas con termorregulación de los lagartos (Labra *et al.*, 2001).

Las diferencias en la composición y estructura de los ensamblajes de serpientes estuvieron influenciados por la temperatura, un factor ambiental que influencia la regulación de los procesos metabólicos de los reptiles (Pringle *et al.*, 2003), mediante el aprovechamiento de las condiciones ambientales para satisfacer sus requerimientos fisiológicos (Huey, 1982, 1991; Huey & Kingsolver, 1989; Beaupre, 1995), así como aspectos reproductivos de las especies (Aleman, 2008). Variables

como la cobertura de herbáceas y rasantes, la altura de la hierba, la cobertura de suelo desnudo y la distancia a cuerpos de agua, están involucradas en la disponibilidad de recursos como presas y sitios de refugio. El poder explicativo de estas variables sobre la estructura y composición de los ensamblajes de serpientes, se debe a los requerimientos fisiológicas básicas de las especies y no en la preferencia de ambientes, ya que son especies que toleran y hace uso de diversos ambientes contrastantes.

CONSIDERACIONES FINALES

El comportamiento de la riqueza, abundancia y composición de los ensamblajes de ranas, lagartos y serpientes, en los diferentes elementos del paisaje rural, no muestra una relación directa, con la complejidad en la estructura y de la composición de la vegetación que presentan estos ambientes, en lugar de esto se observó que las especies responden de manera diferencial a los elementos del paisaje de acuerdo a sus características fisiológicas y a la posibilidad de suplir estas necesidades. Un factor importante al respecto es la amplia distribución y grado de ocupación de hábitats, que presenta la mayor parte de las ranas, lagartos y serpientes en el paisaje rural, que les permite distribuirse en casi todos los elementos del paisaje, ya que sus características generalistas en cuanto al uso de los recursos y rasgos de historia de vida, les permite amoldarse a las fluctuaciones ambientales del paisaje y a las oscilaciones climáticas del bosque seco estacional.

Las ranas fueron el ensamblaje con mayor afectación por la estacionalidad de las lluvias, mientras que los reptiles no fueron influenciados por esta condición. Las ranas exhibieron una fuerte dependencia de los cuerpos de agua, por tanto los cultivos de arroz y de palma africana, así como el pastizal arbolado, son elementos importantes para la preservación de las ranas en el paisaje, debido a la presencia de cuerpos de agua. En los reptiles se observó que la riqueza y abundancia de lagartos y serpientes tiende a ser mayor en el remanente de bosque, sin embargo no es una relación lineal con la complejidad del hábitat en este ambiente, no obstante este ambiente proporciona un grosor de hojarasca en las épocas climáticas, que está relacionado con una mayor cantidad de lagartos terrestres, así como la presencia del estrato de arbolitos está relacionado con la presencia de lagartos arborícolas; mientras que para las serpientes, el remanente de bosque presenta una mayor variabilidad en la temperatura, combinada con diversos sitios de refugio y una mayor cantidad de recursos alimentarios.

Literatura citada

- Aleman, J. 2008. Caracterización de reptiles y percepción local hacia las serpientes en fincas ganaderas de la subcuenca del Río Copán, Honduras. Tesis de maestría. Programa de educación para el desarrollo y la conservación -Escuela de posgrado. Turrialba, Costa Rica.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecology*, 26, 32–46.
- Anderson, M.J., R.N. Gorley, & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Andrén, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos*, 235-242.
- Araujo, M.B., W. Thuiller, & R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712–1728.
- Ayala, S. & F. Castro. Inéd. Lagartos de Colombia/ Lizards of Colombia.
- Bambaradeniya, C.N.B., & F.P. Amerasinghe. 2003. Biodiversity associated with the rice field agroecosystem in asian countries: a brief review. Working Paper 63. International Water Management Institute. Colombo, Sri Lanka. 29 pp.
- Blaustein, A.R., & B.A. Bancroft, 2007. Amphibian population declines: evolutionary considerations. *BioScience* 57: 437–444.
- Beaupre, S. 1995. Effects of Geographically Variable Thermal Environment on Bioenergetics of Mottled Rock Rattlesnake. *Ecology* 76: 1655-1665.
- Bennett, A.F., J.Q. Radford, & A. Haslem. 2006. Properties of land mosaics: Implication for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133: 250–264.
- Boshier, D.H., J.E. Gordon, & A.J. Barrance. 2004. Prospects for circa situm tree conservation in Mesoamerican dry-forest agro-ecosystems. In *Biodiversity Conservation in Costa Rica*, ed. G.W. Frankie, A. Mata, and S.B. Vinson, 210–26. Berkeley: University of California Press.
- Brown, G. W., Bennett, A. F., & Potts, J. M. 2008. Regional faunal decline–reptile occurrence in fragmented rural landscapes of south-eastern Australia. *Wildlife Research*, 35: 8–18.
- Brown, G. W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation* 10:161–176.

- Carvajal-Cogollo, J. E., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo, & J. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 427-438.
- Carvajal-Cogollo J.E., & J.N. Urbina-Cardona. 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., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo, & J. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 427-438.
- Carvajal-Cogollo. J.E., V. Bernal-G., J.O. Rangel-Ch., G. Cárdenas-A., A. Paternina-H., & Y. López. 2013a. Colombia Diversidad Biótica- Publicación Especial N°8. La Fauna Silvestre del Cesar. Importancia y Conservación. Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia. ARFO Editores e impresores Ltda. 82 p.
- Carvajal-Cogollo, J.E., V. Bernal-G., & G. Medina-Rangel. 2013b. Diversidad de Reptiles en Ciénagas del Departamento del Cesar. Pp 511-523. En: Rangel-Ch. J.O. (Ed.). 2013. Colombia Diversidad Biótica XIII. Complejo Cenagoso de Zapatosa y Ciénagas del Sur del Cesar: Biodiversidad, Conservación y Manejo. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. 735 pp. Bogotá D.C.
- 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 de Colombia. Tesis de Doctorado. Departamento de Biología -Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. Pp 120.
- Chao, A., & L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), pp. 2533–2547.
- Chacón, M., & C.A. Harvey. 2006. Live fences and landscape connectivity in a Neotropical agricultural landscape. *Agroforestry Systems* 68: 15–26.
- Clarke, K.R., & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Crump, M.L., & N.Y. Scott. 1994. Visual Encounter Surveys. In: W. Heyer, M.A. Donnelley, R.A. McDiarmid, L.C. Hayek & M.C. Foster (eds.) *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution. USA, pp. 84-92.
- Crump, M.L. 2003. Conservation of amphibians in the New World tropics. In: Semlitsch, R.D. (ed.) *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution. Pp. 53-69.
- Daily, G., P.R. Elrich, & G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: Use of human-dominated habitats by avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.

Danielsen, F., H. Beukema, N.D. Burgess, F. Parish, C.A. Brühl, P.F. Donald, D. Murdiyarso, B. Phalan, L. Reijnders, M. Struebig, & E.B. Fitzherbert. 2008. Biofuel Plantations on Forested Lands: Double Jeopardy for Biodiversity and Climate. *Conservation Biology*, Vol.23, No.2, pp.348-358, ISSN 0888-8892.

De Chenon, R.D., & A. Susanto. 2006. Ecological observations on diurnal birds in Indonesian oil palm plantations. *Journal of oil palm research. Special Issue*, pp.122-143

Dirzo, H., H.S. Young, H.A. Mooney, & G. Ceballos. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation*. Island Press, USA. 407 pp. ISBN-13: 978-1-59726-703-8

Duellman, W.E., & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Londres.

Duré, M., A.I. Kehr, E.F. Schaefer, & F. Marangoni. 2008. Diversity of amphibians in rice fields from northeastern Argentina. *Interciencia* 33 (7): 523-527.

Edirisinghe, J. & C. Bambaradeniya. 2006. Rice Fields: an ecosystem rich in biodiversity. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* 34(2): 57-59

Faria, D., E. Mariano-Neto, A.M.Z. Martini, J.V Ortiz, R. Montingelli, S. Rosso, M.L.B. Paciencia, & J. Baumgarten. 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: the effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, 257: 2226–2234.

Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for diversity conservation*. The nature conservancy and island press. Washington D.C. USA.

Gagné, S., & L. Fahrig. 2007. Effect of landscape context on anuran communities in breeding ponds in the National Capital Region, Canada. *Landscape Ecology*. 22: 205-215.

Gardner, T.A., M.A. Ribeiro-Junior, J. Barlow, T.C. Ávila-Pires, M.S. Hoogmoed, & C.A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a Neotropical herpetofauna. *Conservation biology* 21 (3): 775-787.

Gibbons, J.W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B.S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy & C. T. Wine. 2000. The global decline of reptiles, Déjà vu amphibians. *Bioscience*. 50: 653-666.

Gutiérrez-Lemus, O. 2012. Conflictos sociales y violencia en el departamento del Cesar, Colombia. *Revista Colombiana de Sociología*, 35:17-39

Harvey, C. A.; A. Medina; D. Sánchez; S. Vilchez; B. Hernández; J. C. Sáenz; J.M. Maes; F. Casanoves, & F. L. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity associated with different forms of tree cover retained in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986-1999.

- Hsieh, T.C., K.H. Ma, & A. Chao. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.3.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pp 25-91. En *Biology of the Reptilia*. C. Gans, & F H. Pough, (Eds.). Academic Press, New York, New York, USA.
- Huey, R.B., & J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4:131-135.
- Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137S:91–115.
- Huey R. B., C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, L. J., Vitt, P. E Hertz, H. J., Álvarez & T. Garland Jr. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Biological Sciences. Proc. R. Soc. B* doi:10.1098/rspb.2008.1957. Published online.
- Kindt, R., A.J. Simons, & P. van Damme. 2004. Do farm characteristics explain differences in tree species diversity among West Kenyan farms? *Agroforestry Systems* 63: 63–74.
- Labra, A., M. Soto-Gamboa & F. Bozinovic. 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience*;8:413-420.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the leaf-litter herpetofauna of a neotropical rainforest. *Acta Zoologica Mexicana* 15:1–72.
- Losos, J.B., K.I. Warheit, and T.W. Schoener. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387: 70-73.
- Maltchik, L., A.S. Rolon, C. Stenert, I.F. Machado, & Od. Rocha. 2011. Can rice field channels contribute to biodiversity conservation in Southern Brazilian wetlands? *Revista de Biología Tropical* 59 (4): 1895-1914
- McArdle, B.H., & M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82:290–297
- Medina, A., C.A. Harvey, D. Sánchez, S. Vílchez, & B. Hernández. 2007. Bat diversity and movement in a neotropical agricultural landscape. *Biotropica* 39:120-128.
- 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, facultada de ciencias universidad nacional de Colombia. Bogotá DC. pp 130.
- Medina-Rangel, G. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. 59 (2): 935-968.

- Moreno-Arias, R., G. Medina-Rangel, J.E. Carvajal-Cogollo & O.V. Castaño-Mora. 2008. Herpetofauna de la Serranía del Perijá. Pp 449-470. En Rangel-Ch (ed). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía del Perijá. Pp. 708.
- Palis, J.G. 1997. Breeding migration of *Ambystoma cingulatum* in Florida. *Journal of Herpetology*. 31(1):71-78.
- Paternina-H., A., J.E. Carvajal-Cogollo, & G. Medina-Rangel. 2013. Anfibios de las Ciénagas del Departamento del Cesar. Pp 499- 509. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed.). 2013. Colombia Diversidad Biótica XIII. Complejo Cenagoso de Zapatosa y Ciénagas del Sur del Cesar: Biodiversidad, Conservación y Manejo. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. 735 pp. Bogotá D.C.
- Pérez-Santos, C. 1986. Las serpientes del Atlántico. Mus. Nac. Cienc. Nat. J. Gutiérrez Abascal, Madrid, España. 83 p.
- Pérez-Santos & A. Moreno 1988. Ofidios de Colombia. Monografía: 517 pp. Torino.
- Pinho-Werneck, F., G. Rinaldi-Colli, & L.J. Vitt. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology* 34, 97–115.
- Pringle, R.M., J.K. Webb, & R. Shine. 2003. Canopy Structure, Microclimate, and Habitat Selection by a Nocturnal Snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84 (10): 2668-2679.
- Ranganathan, J., & G.C. Daily. 2007. La Biogeografía del paisaje rural: oportunidades de conservación en paisajes de Mesoamérica afectados por la presencia humana. En C.A. Harvey & J.C. Sáenz, Ed. Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio, Heredia, Costa Rica.
- Ranganathan, J., R. Daniels, M. Chandran, P. Ehrlich, & G. Daily. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 105: 17852–17854.
- Rangel-Ch, J. O. 2012. La vegetación de la región Caribe colombiana: composición florística y aspectos de la estructura. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed.) Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp.
- Rangel-Ch, J.O., & J.E. Carvajal-Cogollo. 2009. Clima de la Serranía del Perijá. Pp 3-49. En J.O. Rangel-Ch. (Ed). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y Baja Montaña de la Serranía de Perijá. Universidad Nacional de Colombia-CORPOCESAR. Bogotá D.C.
- Reading, C.J., L.M. Luiselli, G.C. Akani, X. Bonnet, G. Amori, J.M. Ballouard, E. Filippi, G. Naulleau, D. Pearson, & L. Rugiero. 2010. Are snake populations in widespread decline?. *Biol. Lett. Conservation biology*. doi:10.1098/rsbl.2010.0373 Published online.

- Rojas-Murcia L.E., J.E. Carvajal-Cogollo & J.A. Cabrejo-Bello. Reptiles del bosque seco estacional, Cesar-Colombia: distribución horizontal y utilización del recurso alimentario. In press.
- Rios-López, N. & T. Mitchell. 2007 Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica* 63 (1): 35-50.
- Rugiero, L., & L. Luiselli. 1996. Ecological notes on an isolated population of *Elaphe quatuorlineata*. *Herpetological Journal* 6: 93-95.
- Schroth, G.A., G.A.B. da Fonseca, C.A. Harvey, C. Gascon, H.L. Vasconcelos, & A.M.N. Izac, ed. 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Washington, DC: Island Press.
- Semlitsch, R. D. 1985. Analysis of climatic factors influencing migrations of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia*. 477-489.
- Semlitsch, R.D., B.D. Todd, S.M. Blomquist, A.J.K. Calhoun, J.W. Gibbons, J.P. Gibbs, G.J. Graeter, E.B. Harper, D.J. Hocking, M.L., Hunter, D.A. Patrick, T.A.G. Rittenhouse, & B.B. Rothermel. 2009. Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *BioScience* 59: 853–862.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz & M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.
- StatSoft, 2001. *STATISTICA: Data analysis software system, version 6.0*. StatSoft, Oklahoma.
- Turner, M., Gardner, R.H., & R.V. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Processes*. Springer, New York.
- Turner, E.C., J. L. Snaddon, R.M. Ewers, T.M. Fayle, & W.A. Foster. 2011. The Impact of Oil Palm Expansion on Environmental Change: Putting Conservation Research in Context, *Environmental Impact of Biofuels*, Dr. Marco Aurelio Dos Santos Bernardes (Ed.), ISBN: 978-953-307-479-5.
- Urbina-Cardona, J.N., & M.C. Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la Comunidad de herpetofauna Asociada a Cuatro Áreas con diferente Grado de Perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27:105-113.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez, & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 18:725–742.

Vitt, L.J., J. D. Congdon, & N.A. Dickson. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326–337.

Vitt, L.J., & L.D. Vangilder. 1983. Ecology of a snake community in north-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.

Vitt, L.J., & J.P. Caldwell. 2001. The effects of logging on reptiles and amphibians of tropical forests. pp. 239–260. En Fimbel, R.A., A. Grajal, & J. Robinson (Eds.). *The cutting edge*. Columbia University Press, New York, USA.

Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2004. Historical patterns in lizard ecology: what teiids can tell us about lacertids. In V. Perez-Mellado, N. Riera, and A Perera (eds.) *The Biology of Lacertids. Evolutionary and Ecological Perspectives*. Institut Menorqui d'Estudis. *Recerca* 8: 139-157.

Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2005. Deep history impacts present day ecology and biodiversity. *Proceeding of the National Academy of Science* 102: 7877-7881.

Wake, D.B., Vredenburg, V.T., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceeding of the National Academy of Science* 105: 11466–11473.

Waltert, M., A. Mardiasuti, & M. Mühlenberg. 2004. Effects of land use on bird species richness in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology*, 18: 1339–1346.

Werner, E. E. et al. 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. *Oikos* 116: 1713-1725.

Anexo 1. Riqueza observada, estimada y la representatividad de los muestreos de anfibios y reptiles en el paisaje rural y los elementos del paisaje

| <i>Área de estudio</i> | | | | | | | |
|------------------------|---------|---------------------|---------------------|-----------------------|--------|-----------|----------------------|
| Grupo | Riqueza | Especies con 1 ind. | Especies con 2 ind. | Representatividad (%) | | | Especies adicionales |
| | | | | Jack 1 | Jack 2 | Bootstrap | |
| Ranas | 13 | 2 | 0 | 82,5 | 81,4 | 90 | 1-3 |
| Lagartos | 15 | 0 | 0 | 91 | 90 | 95 | 1-2 |
| Serpientes | 12 | 7 | 0 | 65,4 | 51,4 | 82 | 3-11 |

Anexo 2. PERMANOVA para del ensamblaje de lagartos en los elementos del paisaje rural

| Prueba general | | | |
|--|-----------------|----------------|---------------------|
| Factores | Pseudo-F | P(perm) | Unique perms |
| Época climática | 0,68822 | 0,6744 | 9948 |
| Elementos del paisaje | 6,7965 | 0,0001 | 9900 |
| Elementos del paisaje x época | 1,0355 | 0,4056 | 9891 |
| Prueba pareada: Elementos del paisaje | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms |
| Arroz, Bosque | 2,8596 | 0,0001 | 9927 |
| Arroz, Eucalipto | 4,2506 | 0,0001 | 9950 |
| Arroz, Palma | 3,5228 | 0,0001 | 9946 |
| Arroz, Pastizal | 3,1112 | 0,0003 | 9939 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 2,8558 | 0,0006 | 9948 |
| Bosque, Eucalipto | 3,7334 | 0,0001 | 9936 |
| Bosque, Palma | 2,7282 | 0,0001 | 9925 |
| Bosque, Pastizal | 1,5006 | 0,0254 | 9938 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 1,418 | 0,0491 | 9948 |
| Eucalipto, Palma | 2,7581 | 0,0004 | 9951 |
| Eucalipto, Pastizal | 1,9433 | 0,01 | 9959 |
| Eucalipto, Pastizal arbolado | 2,3161 | 0,0017 | 9945 |
| Palma, Pastizal | 1,7961 | 0,0203 | 9933 |
| Palma, Pastizal arbolado | 2,0708 | 0,0048 | 9953 |
| Pastizal, Pastizal arbolado | 0,62882 | 0,8316 | 9945 |

Anexo 3. Cambios de las variables ambientales y las características estructurales de la vegetación en los elementos del paisaje rural.

| Variables | Ép. | Rem. bosque | Cul. palma | Plan. eucalipto | Pastizal arbolado | Pastizal | Cul. arroz |
|--------------------------|------------|---------------------|---------------------|------------------------|--------------------------|-----------------------|----------------------|
| | | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> |
| | | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> |
| Temp. Ambiente °C | <i>L</i> | 30(27-34) 1,83 | 30 (26-37) 2,75 | 29 (25-33) 2,722 | 32 (28-37) 3,31 | 33 (27-38) 4,071 | 31 (27-36) 3,098 |
| | <i>S</i> | 32(26-40) 4,144 | 32(20-35) 3,650 | 33 (29-34) 1,355 | 32(28-36) 2,211 | 33(27-39) 4,620 | 33(32-33) 0,491 |
| % Hum. Relat. | <i>L</i> | 69 (58-89) 7,04 | 69 (50-85) 8,167 | 67 (52-89) 10,544 | 72 (62-83) 8,08 | 50 (37-72)* 14,368 | 75 (59-96) 15,199 |
| | <i>S</i> | 61(37-74) 11,457 | 62(54-70) 6,188 | 64(57-75) 5,580 | 60(36-83) 17,935 | 52(32-73) 16,586 | 73(67-80) 6,582 |
| | <i>L</i> | 2 (0-5) | 16 (10-33)* | 0,5 (0-2) | - | - | 0,4 (0-2)* |

| Variables | Ép. | Rem. bosque | Cul. palma | Plan. eucalipto | Pastizal arbolado | Pastizal | Cul. arroz |
|----------------------------|-----|--------------|--------------|-----------------|-------------------|--------------|--------------|
| | | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> | <i>Media</i> |
| | | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> | <i>S. D</i> |
| | | 1,130 | 4,561 | 0,595 | - | - | 0,767 |
| Grosor hoj.(cm) | S | 2(1-3) | 20(4-40) | 2(1-3) | 0,4(0-5)* | 1(0-2) | 0,5 (0-1)* |
| | | 0,685 | 11,877 | 0,964 | 1,186 | 0,744 | 0,548 |
| Alt. Hierba promedio (cm) | LL | 19 (0-770) | 25 (23-25) | 70 (20-104)* | 42 (30-60) | 31 (10-53) | 56 (44-68) |
| | | 17,10 | 0,500 | 18,341 | 10,95445 | 16,729 | 8,314 |
| | S | 30(2-70) | 32(4-70) | 64(33-70) | 42(0-80) | 31(5-150)* | 53(50-70) |
| | | 24,731 | 17,252 | 10,836 | 23,642 | 44,863 | 8,165 |
| % Cob. Herbacea y rasantes | LL | 23 (0-50)* | 64 (38-70) | 68 (10-91) | 85 (65-95) | 92 (80-100) | 88 (80-95) |
| | | 12,913 | 7,360 | 17,499 | 12,74755 | 6,305 | 5,669 |
| | S | 19(1-90) | 50 (25-90) | 45 (35-78) | 73 (0-100) | 79(60-94) | 93 (71-100) |
| | | 22,085 | 25,524 | 12,792 | 26,204 | 13,883 | 11,424 |
| % Cob. Arbustiva | LL | 69 (22-75)* | - | 1,5 (0-10)* | - | - | - |
| | | 9,69 | - | 3,490 | - | - | - |
| | S | 33(15-60) | - | - | 7(0-55)* | - | - |
| | | 10,669 | - | - | 15,811 | - | - |
| % Cob. arbolitos | LL | 75 (25-90)* | - | 1 (0-5)* | - | - | - |
| | | 12,91 | - | 1,745 | - | - | - |
| | S | 21(10-36) | - | 0,04(0-05)* | 3(0-45)* | - | - |
| | | 6,261 | - | 0,160 | 10,607 | - | - |
| % Cob. Arborea | LL | 67 (20-80) | 70 (70-70)* | 50 (50-50) | 0,2 (0-1)* | - | - |
| | | 10,514 | - | - | 0,447 | - | - |
| | S | 24(5-69) | 71(70-75) | 48 (31-50) | 0,2(0-2)* | - | - |
| | | 16,531 | 2,110 | 5,511 | 0,548 | - | - |
| (%) Cob. Hojarasca | LL | 63 (15-90)* | 55 (40-93) | 5 (0-23) | - | - | 0.07 (0-5)* |
| | | 15,044 | 15,052 | 7,608 | - | - | 0,210 |
| | S | 61(10-90) | 53(5-95) | 44(20-80) | 1(0-20)* | 3(0-10) | - |
| | | 17,015 | 21,717 | 29,599 | 4,714 | 3,648 | - |
| (%) Cob. Suelo desnudo | LL | 14(0-40)* | - | 10 (0-90)* | 8 (0-30)* | 4 (0-20)* | 7 (0-18)* |
| | | 8,48 | - | 24,495 | 13,038 | 6,388 | 7,252 |
| | S | 15(5-40) | - | - | 5(0-15) | 8(0-15) | 3(2-5) |
| | | 9,144 | - | - | 5,010 | 6,552 | 0,980 |

* Valores diferentes a los registrados en los demás elementos del paisaje

Anexo 4. Correlaciones de Sperman de las variables ambientales y las características estructurales de la vegetación en los elementos del paisaje rural.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|-----------------------|---------|---------|---------------|---------|----------------|---------------|--------|--------|--------|-------|-------|
| Temp amb (1) | 1,000 | | | | | | | | | | |
| HR (2) | ,660** | 1,000 | | | | | | | | | |
| Espesor hoj (3) | -,133 | ,089 | 1,000 | | | | | | | | |
| Alt hierb (4) | -,150* | ,216** | -,289** | 1,000 | | | | | | | |
| Cob herb y ras (5) | ,087 | -,046 | -,439** | -,380** | 1,000 | | | | | | |
| Cob arbustiva (6) | -,114 | ,104 | ,147* | -,419** | -,662** | 1,000 | | | | | |
| Cob arbolito (7) | -,104 | ,093 | ,153* | -,424** | -,682** | ,966** | 1,000 | | | | |
| Cob arborea (8) | -,304** | ,215** | ,738** | -,177* | -,434** | ,270** | ,307** | 1,000 | | | |
| Cob hoja (9) | -,027 | -,016 | ,734** | -,404** | -,715** | ,514** | ,551** | ,644** | 1,000 | | |
| Cob suelo des (10) | ,020 | -,096 | -,140 | -,448** | -,469** | ,655** | ,646** | -,148* | ,165* | 1,000 | |
| Dis a cuerp agua (11) | ,030 | -,231** | ,190** | -,402** | -,254** | ,222** | ,253** | ,200** | ,356** | ,185* | 1,000 |

**La correlación es significativa al nivel 0,01.

*La correlación es significativa al nivel 0,05.

CAPITULO II

GRUPOS ECOLÓGICOS DE ANFIBIOS Y REPTILES, EN EL PAISAJE RURAL DE LA CUENCA DEL RÍO CESAR, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA

GRUPOS ECOLÓGICOS DE ANFIBIOS Y REPTILES, EN EL PAISAJE RURAL DE LA CUENCA DEL RÍO CESAR, REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA

RESUMEN

Se evaluó el comportamiento de los grupos ecológicos de anuros, lagartos y serpientes en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar. Se realizaron cuatro salidas de campo, llevadas a cabo entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012, dos salidas por cada época climática del año y se muestrearon los elementos de pastizal, pastizal con árboles, cultivos de arroz y de palma africana, plantación forestal y remanente de bosque seco. Las especies de anuros, lagartos y serpientes, fueron clasificadas en grupos ecológicos, mediante un análisis de conglomerados, con base en los rasgos ecológicos de las especies y se estimaron tres métricas de la diversidad de los rasgo de historia de vida de las especies. Las ranas, lagartos y serpientes se clasificaron en nueve grupos ecológicos cada uno. Los grupos de ranas NoArM1Gra (Nocturnas, Arborícolas, modo reproductivo 1 y Grandes) y NoTeM2Me (Nocturnas, Terrestres, modo reproductivo 2 y Medianas) fueron los grupo mejor representado, de lagartos fue OviDiHePeTe (Ovíparos, Diurnos, Helitéricos, Pequeños y Terrestres) y de serpientes OviNoTiAcMeSar (Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas). En los grupos ecológicos de ranas y lagartos no se presentaron diferencias entre épocas climáticas, Se presentaron diferencias en la distribución de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes. Las métricas de los rasgos de historia de vida de las ranas, lagartos y serpientes presentaron variaciones a lo largo de los elementos del paisaje, estos cambios no están asociados con la complejidad de la vegetación que presentan cada elemento del paisaje. Los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes, presentaron una amplia distribución en los elementos que componen el paisaje rural. La respuesta de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes, en los elementos del paisaje rural, depende en gran medida de los rasgos de las especies, involucrados en el aprovechamiento de los recursos y en la capacidad de hacer frente a las condiciones ambientales y de la estructura de la vegetación de cada elemento del paisaje.

Palabras claves: rasgos de historia de vida, gradiente ambiental, variación y estructura del hábitat.

INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas de producción de alimentos, biocombustibles y materias primas, son factores que amenazan la permanencia de las coberturas vegetales originales (Etter *et al.*, 2006; Norris *et al.*, 2010; Rotem *et al.*, 2013). En la cuenca del río Cesar, estas actividades generaron la transformación de cerca del 95% de las coberturas de bosque seco estacional, principalmente para pastizales para ganadería, cultivos de palma africana, bosques ralos, cultivos de arroz y otros tipos de cultivos (Carvajal-Cogollo, 2014). Estos paisajes rurales son una mezcla de diversas coberturas y usos del suelo (Harvey, 2007). Están conformados por un mosaico de sistemas productivos y remanentes de bosque, que difieren en el tipo y la intensidad de la intervención humana (Daily *et al.*, 2001; Pereira & Daily, 2006). Los cambios en el uso del suelo y las coberturas originales modificaron la estructura y función del paisaje y consecuentemente el ambiente (Houet *et al.*, 2010) y la calidad de los hábitats (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007). Los paisajes rurales cuya calidad del hábitat está muy influenciada por las actividades humanas, logran soportar una proporción importante de la biodiversidad original (Ranganathan *et al.*, 2008), la respuesta de los anfibios y reptiles a la heterogeneidad de ambientes en el paisaje, está determinada por las características del hábitat y por los rasgos de historia natural de las especies (Brown, 2001; Ewers & Didham, 2006).

Los rasgos de historia de vida, tales como el tamaño corporal (Lunney *et al.*, 1997), la forma de vida (Michael *et al.*, 2011), el modo reproductivo, la estrategia de forrajeo y la agrupación de las especies de acuerdo a estos rasgos en grupos ecológicos (sensu Blaum *et al.*, 2011), son importantes para evaluar y comprender los efectos de las perturbaciones en el ambiente sobre los anfibios y reptiles (Reed & Shine, 2002; Trenham & Shaffer, 2004; Urbina-Cardona & Reynoso, 2005), ya que estos rasgos describen la dependencia de hábitat y las características del ciclo de vida que se relacionan con los procesos de nacimiento, la supervivencia y el movimiento (Blaum *et al.*, 2011). Los rasgos son características observables u operativamente definidas que influyen en el rendimiento de las especies, en los procesos ecológicos (Poff *et al.*, 2006) y representan la contribución potencial de la especie para el funcionamiento de los ecosistemas (Lin *et al.*, 2011), un ensamblaje con alta expresión de rasgos entre las especies, tendrá un potencial mayor para proveer funcionalidad al ecosistema, a través de un gradiente de condiciones ambientales (Hillebrand & Matthiessen, 2009).

Los anfibios y los reptiles presentan variaciones en los rasgos de historia de vida, por ejemplo el tamaño corporal, la dieta y el rendimiento y modo reproductivo son muy variables (Ford & Siegel, 1989; Madsen & Shine, 1993), en respuesta a las condiciones ambientales y de la calidad de los hábitats (Zug *et al.*, 2001). Por tanto se espera un mayor número de categorías de los rasgos y de grupos ecológicos de los anfibios y reptiles en los elementos del paisaje, que proveen una mayor estabilidad ambiental, como el remanente de bosque.

Aunque se ha evaluado la respuesta de los anfibios y reptiles a la transformación del paisaje en la región Caribe (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Moreno-Arias *et al.*, 2007; Medina-Rangel, 2011; Carvajal-Cogollo, 2014), investigaciones que evalúen la respuesta de estos grupos, teniendo en cuenta sus rasgos de historia de vida son pocos y se cuenta con aproximaciones para reptiles (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2015), sin embargo esta temática ha sido poco estudiada en anfibios y reptiles, presentes en sistemas productivos en el Caribe de Colombia. Conocer este tipo de relaciones permitirá comprender de manera integral los efectos del cambio de hábitat y la forma en que coexisten las especies en términos de sus rasgos de historia de vida (Magurran & McGill, 2011).

En este capítulo se documentaron los rasgos de historia de vida de las especies de ranas, lagartos y serpientes y la formación de grupos ecológicos; el objetivo fue identificar la organización y distribución de los grupos ecológicos de las especies de anfibios y reptiles, en los elementos del paisaje rural en la cuenca del río Cesar. Esta investigación aporta información sobre la respuesta de los grupos ecológicos a través del gradiente de elementos del paisaje rural.

MÉTODOS

Área de estudio.

El paisaje rural donde se desarrolló la investigación está compuesto principalmente por seis elementos del paisaje, remanente de bosque (10°30.23.7"N-73°11.12.1"W), cultivos de palma africana (*Elaeis guineensis* -10°04'13,5" N-73°13'37,1" W) y de arroz (*Oryza sativa*- 10°28'22,3"N-73°11'52,5"W), plantación de eucalipto (*Eucalipto pellita*- 10°29'17,9"N-73°11'6,4"W), pastizal arbolado (10°30'23,2" N-73°11'19,1"W) y pastizal (10°29'38"N-73°10'52,1"W), ubicados en los sectores centro y norte de la cuenca del río Cesar. La cuenca se encuentra bajo la formación de bosque seco estacional (Rangel-Ch., 2012), el área se encuentra altamente transformada, donde solo

persisten pequeños remanentes de bosque principalmente secundarios o intervenidos inmersos en una matriz de sistemas productivos (Carvajal-Cogollo, 2014).

Diseño de la investigación

En cada uno de los elementos del paisaje (remanente de bosque, cultivos de palma africana y de arroz, plantación de eucalipto, pastizal arbolado y pastizal), se hicieron bloques de 70 ha, donde se establecieron de manera independiente tres transectos lineales de 500 m de longitud paralelos entre sí. Un total de seis bloques y 18 transectos lineales fueron recorridos por tres investigadores.

Muestreos de anfibios y reptiles

Se realizaron en cuatro salidas de campo, llevadas a cabo entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012, dos salidas por cada época climática del año. La técnica para el registro de anfibios y reptiles fue la búsqueda por encuentro visual cronometrado (Crump & Scott, 1994), se inspeccionó la mayor cantidad de microhábitats posibles a dos metros a cada lado del transecto y hasta una altura de tres metros en los elementos con vegetación arbórea, en jornadas diurna (08:00 a 12:00 horas) y nocturna (18:00 a 22:00), el sitio muestreado en el día fue remuestreado en la noche con el fin de localizar especies con diferentes periodos de actividad, el esfuerzo de muestreo para cada elemento del paisaje fue de 37,5 horas/hombre. El esfuerzo total de muestreo fue de 225 horas/hombre.

Rasgos de historia de vida y grupos ecológicos

Para la formación de los grupos ecológicos, se tuvieron en cuenta los rasgos de historia de vida de las especies, obtenidos a partir de las observaciones de campo y complementados con información secundaria (Ayala & Castro en prensa; Pérez-Santos & Moreno, 1988; Sawaya, 2003; Bernarde, 2004; Campbell & Lamar, 2004; Zug *et al.*, 2001). Para los anuros se tomaron los rasgos del hábito (arborícola o terrestre), el modo de reproducción (modo 1- especies que ponen los huevos en o sobre la superficie del agua en charcas o cuencas construidas, los renacuajos se alimentan y desarrollan en las aguas abiertas y modo 2 - especies que ponen los huevos en nidos de espuma en la superficie del agua o en madrigueras adyacentes, posterior a la inundación, los renacuajos se alimentan en charcas o arroyos. Duellman & Trueb, 1986), periodo de actividad (nocturno y diurno-nocturno) y el tamaño (basado en la longitud rostro-cloaca) con categorías de pequeño (<30 mm LRC), mediano (de 31mm a 50 mm LRC) y grande (>51 mm LRC. Paternina-H, ined.). En los escamados (lagartos y serpientes) se tuvieron en cuenta los rasgos de tiempo de actividad (diurno o nocturno), el modo de reproducción (ovíparos o vivíparos) y el tamaño (basado en la longitud rostro-cloaca, para los lagartos: pequeño <40 mm LRC, mediano 40 a 100 mm LRC y grande >100 mm LRC. y en serpientes: pequeño <400 mm LRC, mediano 400-1000 mm LRC y

grande >1000 mm LRC. Medina-Rangel, 2011), modo de forrajeo (en serpientes: activo-pasivo), termorregulación (heliotermia y tigmotermia) y el hábito (lagartos: terrestre y arborícola; serpientes: terrestre, arborícola y semiarborícola).

Análisis de datos

Grupos ecológicos y su distribución en el paisaje rural

Para la formación de los grupos ecológicos se siguió el enfoque metodológico expuesto por Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2015). Basados en los rasgos de historia de vida de las especies se formaron grupos ecológicos, que se clasificaron en jerarquías y fueron graficados en un dendrograma con el método de Ward y la distancia euclidiana, utilizando el programa INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2008). Se realizó un análisis descriptivo de la abundancia de los grupos ecológicos en los elementos del paisaje rural. Las curvas de rango abundancia fueron modificadas para mostrar los patrones de distribución de los grupos ecológicos con base en las abundancias de las especies (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2015). Los grupos ecológicos responsables de la variación entre elementos del paisaje se identificaron mediante el análisis de porcentaje de similitud (subrutina SIMPER). Para detectar las diferencias en la proporción de los grupos ecológicos en el paisaje rural se realizó un análisis multivariado de varianza con permutaciones “PERMANOVA” de factores múltiples (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001; Anderson *et al.*, 2008). Se realizó un análisis de correspondencia para explorar la asociación entre los grupos ecológicos y los seis elementos del paisaje (Pla *et al.*, 2012). Las abundancias de las especies fueron transformadas a raíz cuadrada para reducir la influencia de las especies más abundantes (Legendre & Legendre, 1998) y fueron asignadas como el valor de importancia de los grupos ecológicos. Este análisis se realizó en el programa INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2008).

Métricas de diversidad de los rasgos de historia de vida.

Se evaluó la respuesta de los rasgos de historia de vida de las especies de ranas, lagartos y serpientes a los diferentes elementos del paisaje, a través del cálculo de tres índices: la riqueza de los rasgos (**FRic**), que indica la gama de valores de los rasgos exhibidos por las especies de una comunidad (Farias & Jaksic, 2009). En su cálculo, basado en el volumen de cierre convexo (Cornwell *et al.*, 2006), el algoritmo utilizado identifica las especies extremas y estima el volumen en el espacio del rasgo (Casanoves *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre, 2010). La equidad de los rasgos (**FEve**), muestra la representación relativa de los valores de los rasgos dentro de la comunidad (Farias & Jaksic, 2009). Este índice cuantifica la regularidad con que la abundancia de especies es distribuida a lo largo del árbol de recorrido mínimo (Villéger *et al.*, 2008). La divergencia rasgos (**FDiv**), es

definida como la medida en que la distribución de los valores de los rasgos en el espacio maximiza su variabilidad (Mason *et al.*, 2005, Farias & Jaksic, 2009). Este índice estima la proporción de la abundancia total soportada por especies con valores extremos de los valores de los rasgos dentro de una comunidad (Mouillot *et al.*, 2013). Los índices fueron comparados entre elementos del paisaje a través de un análisis de varianza (ANOVA). Los cálculos se realizaron utilizando el programa FDiversity (Casanoves *et al.*, 2011).

RESULTADOS

Grupos ecológicos en el paisaje rural y elementos del paisaje

Ranas

Las ranas fueron clasificadas en nueve grupos ecológicos (Figura 1). Los grupos con mayor número de especies fueron el de las especies Nocturnas, Arborícolas, de Modo reproductivo 1 y Grandes (NoArM1Gra) y el de las especies Nocturnas, Terrestres, de Modo reproductivo 2 y Medianas (NoTeM2Me), cada uno con tres especies (Tabla 1). El grupo mejor representado en el paisaje rural fueron el de las especies de actividad Diurna-Nocturna, Terrestres, de Modo reproductivo 1 y Pequeñas (DNTeM1Pe), con el 30,7% del total de individuos (72 ind.), seguido por las especies Nocturnas, Terrestres, de Modo reproductivo 2 y Medianas (NoTeM2Me), con el 29,8% (70 ind) y el de las especies Nocturnas, Arborícolas, de Modo reproductivo 1 y Pequeñas (NoArM1Pe), con el 14% (33 ind. Tabla 1) del total registrado.

Tabla 1. Grupos ecológicos de las especies de ranas, lagartos y serpientes, su abundancia relativa y presencia en los elemento del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar- Región Caribe de Colombia

| Espece | Rasgos | Grupos | Elementos del paisaje | % Abundancia relativa |
|---------------------------------|---|-----------|-----------------------|-----------------------|
| Ranas | | | | |
| <i>Ceratophrys calcarata</i> | Nocturno (No), Terrestre (Te) Modo 1 (M1), Grande (Gra) | NoTeM1Gra | Bos , Eu | 1,7 |
| <i>Rhinella marina</i> | Dirno- Nocturno (DN), Terrestre (Te), Modo 1 (M1), Grande (Gra) | DNTeM1Gra | Pal | 0,42 |
| <i>Hypsiboas crepitans</i> | Nocturno (No), Arborícola (Ar), Modo 1 (M1), Grande (Gra) | NoArM1Gra | Bos, Eu, Pal | 5,1 |
| <i>Hypsiboas pugnax</i> | | | | |
| <i>Trachycephalus typhonius</i> | | | | |

| Espece | Rasgos | Grupos | Elementos del paisaje | % Abundancia relativa |
|--------------------------------------|--|--------------|-----------------------------|-----------------------|
| <i>Pseudopaludicola pusilla</i> | Diurno-Nocturno (DN), Terrestre (Te), Modo 1 (M1), Pequeño (Pe) | DNTeM1Pe | Arr, Pal, Par | 30,7 |
| <i>Engystomops pustulosus</i> | Diurno-Nocturno (DN), Terrestre (Te) Modo 2 (M2), Pequeño (Pe) | DNTeM2Pe | Arr, Bos, Eu, Pal | 8,93 |
| <i>Leptodactylus savagei</i> | Nocturno (No), Terrestre (Te), Modo 2 (M2), Grande (Gra) | NoTeM2Gra | Arr | 4,25 |
| <i>Leptodactylus insularum</i> | Nocturno (No), Terrestre (Te), Modo 2 (M2), Mediano (Me) | NoTeM2Me | Arr, Bos, Eu, Pal, Par | 29,8 |
| <i>Leptodactylus fuscus</i> | | | | |
| <i>Pleurodema brachyops</i> | | | | |
| <i>Rhinella humboldtii</i> | Nocturno (No), Terrestre (Te), Modo 1 (M1), Mediano (Me) | NoTeM1Me | Arr, Bos, Eu, Pal, Pa, Par | 5,1 |
| <i>Dendropsophus microcephalus</i> | Nocturno (No), Arborícola (Ar), Modo 1 (M1), Pequeño (Pe) | NoArM1Pe | Arr, Pal | 14 |
| Lagartos | | | | |
| <i>Anolis auratus</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia (He), Pequeño (Pe), Semi-arborícola (Sar) , | OviDiHePeSar | Bos, Pal, Eu, Pas, Par | 20,5 |
| <i>Anolis gaigei</i> | | | | |
| <i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia (He) Pequeño (Pe), Terrestre (Te) | OviDiHePeTe | Bos, Pas | 7,5 |
| <i>Gymnophthalmus speciosus</i> | | | | |
| <i>Tretioscincus bifasciatus</i> | | | | |
| <i>Bachia talpa</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Tigmotérmia (Ti), Pequeño (Pe), , Fosorial (Fos) | OviDiTiPeFos | Bos | 2 |
| <i>Gonatodes albogularis</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia/Tigmotérmia (HT), Pequeño (Pe), Arborícola (Ar) | OviDiHTPeAr | Bos, Pal, Eu, Pas, Par | 19 |
| <i>Ameiva bifrontata</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia (He), Mediano (Me), Terrestre (Te) | OviDiHeMeTe | Bos, Pal, Eu, Pas, Par | 31 |
| <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> | | | | |
| <i>Ameiva praesignis</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia (He), Grande (Gra), Terrestre (Te) | OviDiHeGraTe | Bos, Pal, Eu, Pas, Par, Arr | 10,5 |
| <i>Iguana iguana</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotérmia (He), Grande (Gra), Arborícola (Ar) | OviDiHeGraAr | Bos, Pal | 2 |
| <i>Phyllodactylus ventralis</i> | Ovíparo (Ovi), Nocturno (No), Tigmotérmia (Ti), Mediano (Me), Arborícola (Ar) | OviNoTiMeAr | Bos, Pal, Pas, Par | 6,8 |
| <i>Thecadactylus rapicauda</i> | | | | |
| <i>Mabuia sp.</i> | Vivíparo (Vi), Diurno (Di), Heliotérmia (He) Mediano (Me), Semi-arborícola (Ar) | ViDiHeMeSar | Bos, Pal | 0,7 |

| Espece | Rasgos | Grupos | Elementos del paisaje | % Abundancia relativa |
|-----------------------------------|--|-----------------|-----------------------|-----------------------|
| Serpientes | | | | |
| <i>Corallus ruschenbergerii</i> | Vivíparo (Vi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Activo (Ac), Grande (Gra), Arborícola (Ar). | ViNoTiAcGraAr | Pal | 2,2 |
| <i>Leptodeira annulata</i> | Ovíparo (Ovi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Pasivo (Pas , Mediano (Me), Semiarborícola (Sar). | OviNoTiPasMeSar | Bos | 6,7 |
| <i>Oxybelis aeneus</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotermia (He), Activo (Ac), Grande (Gra), Arborícola (Ar). | OviDiHeAcGraAr | Bos, Eu | 13,3 |
| <i>Oxyrhopus petolaris</i> | Ovíparo (Ovi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Activo (Ac), Mediano (Me), Terrestre (Te) | OviNoTiAcMeTe | Bos, Pal | 8,9 |
| <i>Tantilla melanocephala</i> | | | | |
| <i>Micrurus dissolencus</i> | | | | |
| <i>Phimophis guianensis</i> | | | | |
| <i>Leptodeira septentrionalis</i> | Ovíparo (Ovi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Activo (Ac), Mediano (Me), Semiarborícola (Sar). | OviNoTiAcMeSar | Bos, Pal | 46,7 |
| <i>Erythrolamprus melanotus</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Tigmotermia (Ti), Activo (Ac), Mediano (Me), Terrestre (Te). | OviDiTiAcMeTe | Bos | 2,2 |
| <i>Lygophis lineatus</i> | Ovíparo (Ovi), Diurno (Di), Heliotermia (He), Activo (Ac), Mediano (Me), Terrestre (Te). | OviDiHeAcMeTe | Pal, Pas | 4,4 |
| <i>Porthidium lansbergii</i> | Vivíparo (Vi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Pasivo (Pas), Mediano (Me), Terrestres (Te). | ViNoTiPasMeTe | Bos | 6,7 |
| <i>Crotalus durissus</i> | Vivíparo (Vi), Nocturno (No), Tigmotermia (Ti), Pasivo (Pas), Grande (Gra), Terrestre (Te). | ViNoTiPasGraTe | Bos | 8,9 |

Cod: Código; Abun Rel: abundancia relativa. Bos: remanente de bosque, Pal: cultivo de palma africana, Eu: plantación de eucalipto, Par: pastizal arbolado, Pas: pastizal, Arr: cultivo de arroz

En el cultivo de palma africana estuvieron representados siete grupos ecológicos y en el cultivo de arroz seis grupos. En el remanente de bosque y la plantación de eucalipto se registraron cinco grupos, mientras que en el pastizal arbolado tres y en el pastizal un grupo ecológico (Figura 2).

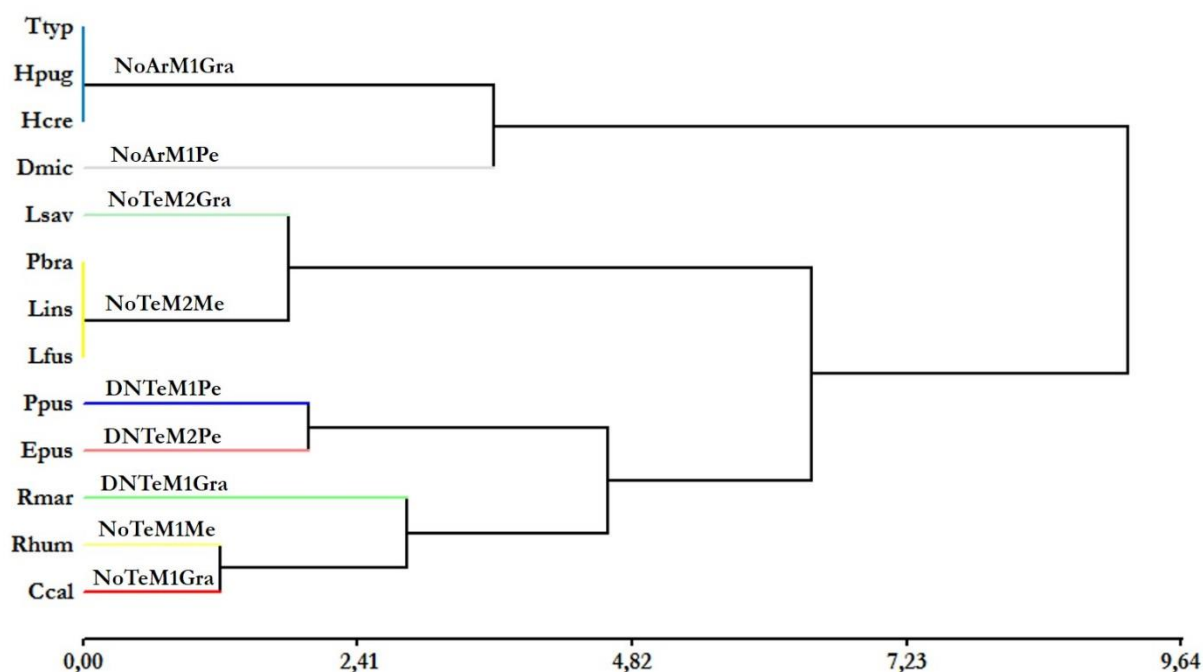


Figura 1. Grupos ecológicos de ranas en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia.

Ttyp: *Trachycephalus typhonius*, Hpug: *Hypsiboas pugnax*, Hcre: *Hypsiboas crepitans*, Rhum: *Rhinella humboldti*
 Lins: *Leptodactylus insularum*, Ppus: *Pseudopaludicola pusilla*, Pbra: *Pleurodema brachyops*, Epus: *Engystomops pustulosus*, Lfus: *Leptodactylus fuscus*, Dmic: *Dendropsophus microcephalus*, Rmar: *Rhinella marina*, Lsav: *Leptodactylus savagei*, Ccal: *Ceratophrys calcarata*

En el remanente de bosque, el grupo mejor representado fue el de las especies Nocturnas, Arborícolas, de Modo reproductivo 1 y Grandes (NoArM1Gra), con el 42% del total de individuos (cinco ind.) registrados en este elemento y dos especies (*H. crepitans* y *T. typhonius*. Figura 2). En el cultivo de palma africana el grupo de especies Nocturnas, Terrestres, de Modo reproductivo 2 y medianas (NoTeM2Me) fue el mejor representado con el 38,2% del total de individuos (49 ind.) de este elemento del paisaje y tres especies (*L. fuscus*, *L. insularum* y *P brachyops*. Figura 2); seguido por el grupo de especies Nocturnas, Arborícolas, de modo reproductivo 1 y Pequeñas (NoArM1Pe) con el 22,6% de los individuos (29 ind, una especie) y por las especies de actividad Diurna-Nocturnas, Terrestres, de modo reproductivo 1 y pequeñas (DNTeM1Pe) con el 21% de los individuos (27 ind, una especie). En la plantación de eucalipto el grupo mejor representado fue el de las especies Nocturnas, Terrestres, de modo reproductivo 2 y Medianas, (NoTeM2Me) con el 38,5% del total de individuos de este elemento (cinco ind. Figura 2). Las ranas Diurnas-Nocturnas, Terrestres, de Modo reproductivo 1 y Pequeñas (DNTeM1Pe), fueron las mejor representadas en el cultivo de arroz (59% del total de individuos, 43 ind. Figura 2). El grupo NoTeM1Me se distribuyó los seis elementos del paisaje.

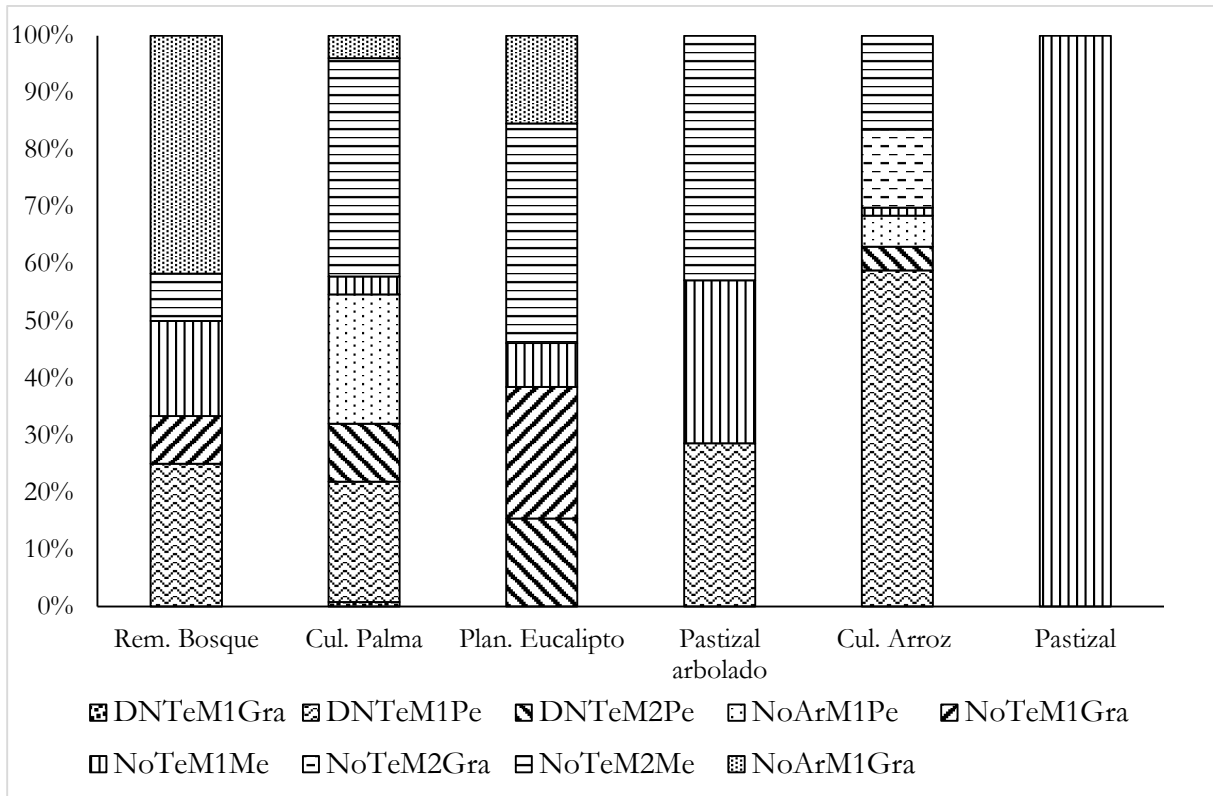


Figura 2. Proporción de los grupos ecológicos de ranas (a), en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 1. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación

Entra épocas climáticas presentaron diferencias en la presencia de los grupos ecológicos, ocho estuvieron representados en la época de lluvias y cinco en la época seca. El grupo DNTeM1Gra solo fue hallado en la época seca y el grupo NoArM1Gra solo en lluvias. Los grupos DNTeM1Pe, DNTeM2Pe, NoArM1Pe, NoTeM1Gra, NoTeM1Me, NoTeM2Gra, NoTeM2Me y NoArM1Gra estuvieron representados en la época de lluvias mientras que DNTeM1Gra, DNTeM1Pe, NoTeM1Gra, NoTeM1Me y NoTeM2Me se registraron en la época seca.

Lagartos

Los lagartos fueron clasificados en nueve grupos ecológicos (Figura 3). El grupo con mayor número de especies fue el de lagartos Ovíparos, Diurnos, heliotérmicos, Pequeños y Terrestres (OviDiHePeTe. Tabla 1). El grupo de especies Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Medianas y Terrestres (OviDiHeMeTe), fue el mejor representado con el 31% del total de individuos (185), seguido por las especies Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Pequeñas y Semiarbóricolas (OviDiHePeSar) con el 20,5 % (123 ind.) y el grupo de los lagartos Ovíparos, Diurnos,

Heliotérmicos/Tigmotérmicos, Pequeños y Arborícolas (OviDiHTPeAr) con el 19% del total de individuos (114 ind. Tabla 1).

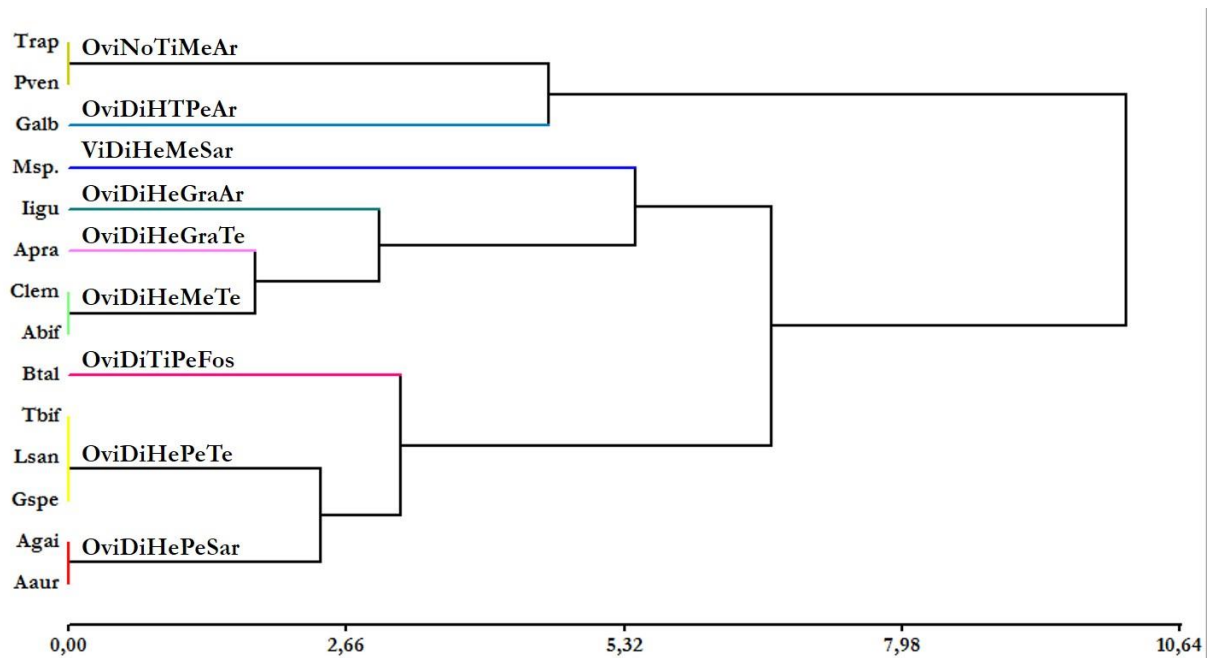


Figura 3. Grupos ecológicos de lagartos en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia.
 Trap: *Thecadactylus rapicanda*, Pven: *Phyllodactylus ventralis*, Iigu: *Iguana iguana*, Apra: *Ameiva praesignis*, Msp. *Mabuya* sp.
 Clem: *Cnemidophorus lemniscatus*, Bbas: *Basiliscus basiliscus*, Abif: *Ameiva bifrontata*, Tbfif: *Tretioscincus bifasciatus*, Lsan: *Lepidoblepharis sanctaemartae*, Gspe: *Gymnophthalmus speciosus*, Galb: *Gonatodes albogularis*, Btal: *Bachia talpa*, Agei: *Anolis gagei*, Aau: *Anolis auratus*.

Los nueve grupos ecológicos de lagartos estuvieron presentes en el remanente de bosque, en el cultivo de palma africana estuvieron presentes siete grupos, en el pastizal seis, en el pastizal arbolado cinco y en la plantación de eucalipto cuatro grupos. En el cultivo de arroz solo estuvo presente el grupo de lagartos Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Grandes y Terrestres (OviDiHeGraTe. Figura 4)

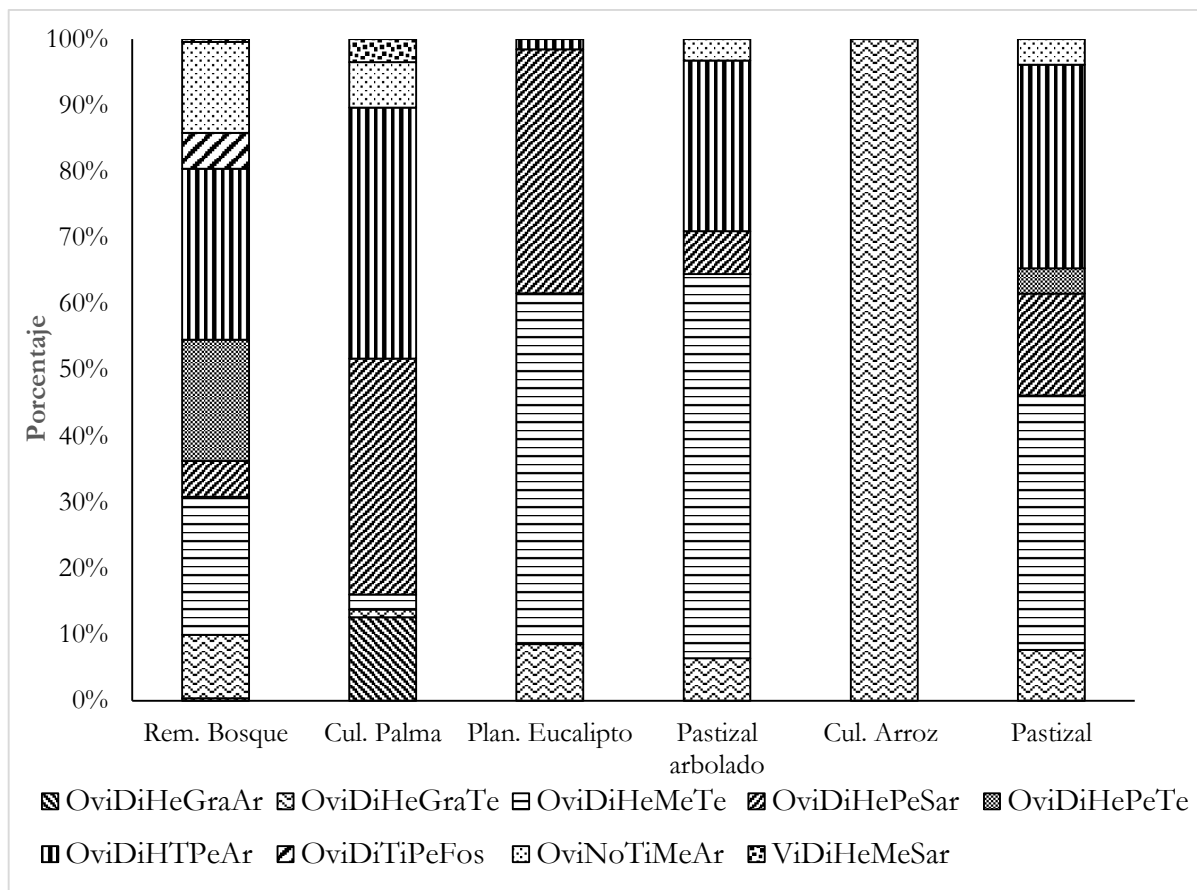


Figura 4. Proporción de los grupos ecológicos de lagartos, en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 1. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación

En el remanente de bosque, el grupo mejor representado fue el de lagartos Ovíoaros, Diurnos, Heliotérmicos/Tigmatérmicos, Pequeños y Arborícolas (OviDiHTPeAr), con el 26% del total de individuos (62) registrados en este elemento del paisaje, seguido por las especies Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Medianas y Terrestres (OviDiHeMeTe), con 21% de los individuos (50) y las especies Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Pequeñas y Terrestres (OviDiHePeTe), con el 18% de los individuos (44). En el cultivo de palma africana, los grupos mejor representados fueron el de los lagartos Ovíparas, Diurnos, Heliotérmicos/Tigmatérmicos, Pequeños y Arborícolas (OviDiHTPeAr) y el de lagartos Ovíparas, Diurnos, Heliotérmicos, Pequeños y Semiarborícolas (OviDiHePeSar), con el 38% (33 ind) y 34% (29 ind) respectivamente del total de individuos registrados en este cultivo. En la plantación de eucalipto, el pastizal y el pastizal arbolado, el grupo mejor representado fue el de las especies Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Medianas y Terrestres (OviDiHeMeTe) con el 53% (105 ind.), 34,6% (nueve ind.) y el 58% (12 ind.) respectivamente del

total de individuos de estos elementos del paisaje. Los nueve grupos ecológicos estuvieron presentes en ambas épocas climáticas.

Serpientes

Las serpientes fueron clasificadas en nueve grupos ecológicos (Figura 5). El grupo con mayor número de especies fue el de las serpientes Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo activo, Medianas y Terrestres con cuatro especies (OviNoTiAcMeTe. Figura 5), Las especies Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas (OviNoTiAcMeSar), fueron las mejor representadas con el 46,7% del total de individuos (21), seguido por el grupo de serpientes Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas de forrajeo Activo, Grandes y Arborícolas (OviDiHeAcGraAr), con el 113,3% del total de individuos (Tabla 1).

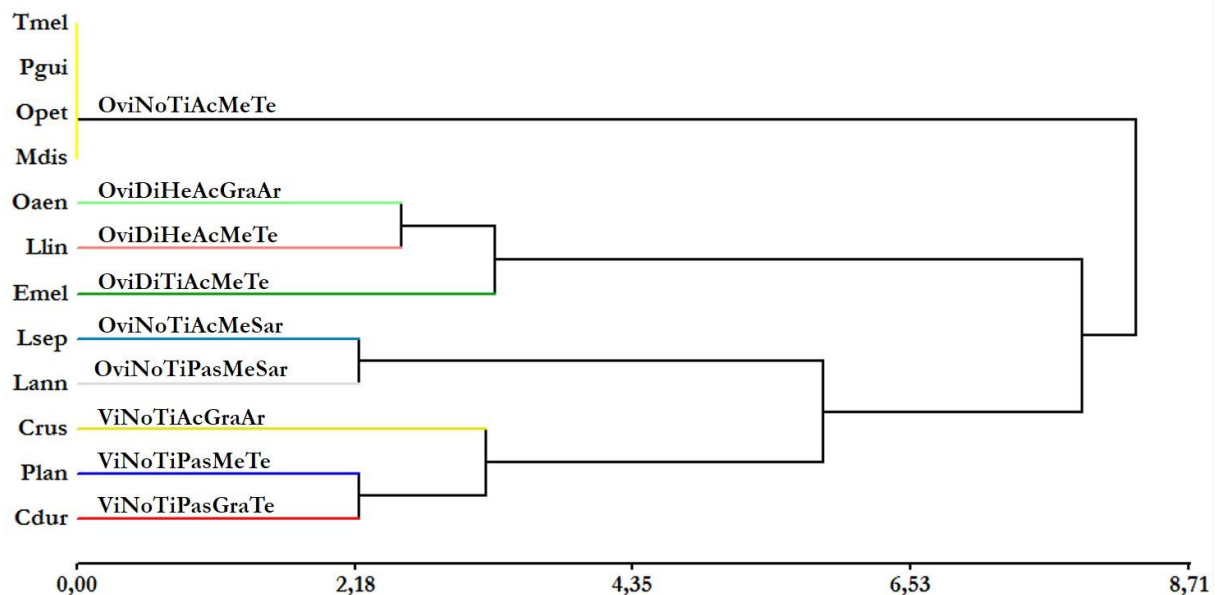


Figura 5. Grupos ecológicos de lagartos en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar-Región Caribe de Colombia. Tmel: *Tantilla melanocephala*, Pgui: *Phimophis guianensis*, Opet: *Oxyrhopus petolarius*, Mdis: *Micrurus dissolencus*, Lsep: *Leptodeira septentrionalis*, Oaen: *Oxybelis aeneus*, Llin: *Lygophis lineatus*, Emel: *Erythrolamprus melanotus*, Plan: *Porthidium lansbergii*, Crus: *Corallus ruscubenbergii*, Cdur: *Crotalus durissus*

En el remanente de bosque estuvieron presentes siete de los nueve grupos ecológicos, mientras que en el cultivo de palma solo se hallaron cuatro grupos; en la plantación de eucalipto y el pastizal solo estuvo presente un grupo ecológico (Figura 6). En el remanente de bosque y el cultivo de palma africana el grupo de serpientes Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Terrestres OviNoTiAcMeSar), fue el mejor representado con el 48,5% (16 ind.) y el 55,5% (cinco ind.), de los individuos de estos elementos del paisaje (dos y tres especies

respectivamente). En la época de lluvias estuvieron representados todos los grupos ecológicos, mientras en sequía se hallaron seis grupos (OviNoTiAcMeSar, OviDiHeAcGraAr, ViNoTiPasGraTe, ViNoTiPasMeTe, OviNoTiAcMeTe, OviDiHeAcMeTe).

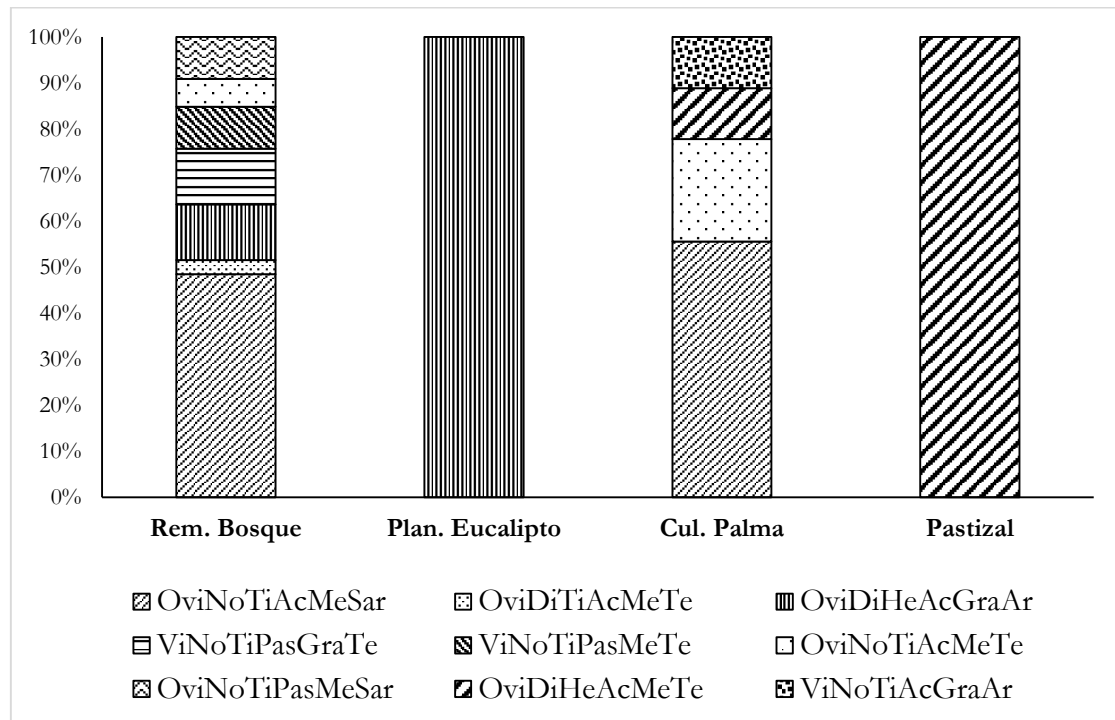


Figura 6. Proporción de los grupos ecológicos de serpientes, en los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar-región Caribe de Colombia. La codificación de los grupos se encuentra en la tabla 1. Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación

Abundancia y distribución de los grupos ecológicos en el paisaje rural y épocas climáticas

Ranas

Los patrones de distribución de los grupos ecológicos fueron diferentes entre los elementos del paisaje rural (Figura 7), el grupo de ranas Diurnas-Nocturnas, Terrestres, de Modo reproductivo 1 y Pequeñas (DNTeM1Pe) dominó en el cultivo de arroz (SIMPER: 55,63%), mientras que las ranas Nocturnas, Terrestres, de modo reproductivo 2 y medianas (NoTeM2Me) dominaron en el cultivo de palma africana (SIMPER: 61,3%) y la plantación de eucalipto, en el remanente de bosque dominaron las especies Nocturnas, Arborícolas, de Modo reproductivo 1 y Grandes (NoArM1Gra. SIMPER: 87.3%). En el pastizal arbolado dominaron tres grupos ecológicos 1 (NoTeM2Me, SIMPER: 57,9%; DNTeM1Pe, SIMPER: 21%; NoTeM1Me, SIMPER: 21%). Entre

las épocas climáticas la mayor abundancia se registró en lluvias, 195 individuos, mientras que en sequía 40 individuos.

Se presentaron diferencias significativas en la distribución de los grupos ecológicos de ranas entre elementos del paisaje (Pseudo-F= 2,1305; P-perm= 0,0028) y entre elementos del paisaje por época climática (Pseudo-F= 2,2256; P-perm= 0,0102). Entre elementos del paisaje, las diferencias en los grupos ecológicos se dieron entre el cultivo de arroz con los elementos de remanente de bosque (t=2,037; P-perm= 0,0084), entre el remanente de bosque y el cultivo de palma africana (t= 1,753; P-perm= 0,0209). En la época de lluvias se presentaron diferencias estadísticas en los grupos ecológicos entre en cultivo de arroz con el remanente de bosque (t= 1,8566; P-perm= 0,0202) y entre el remanente de bosque y el cultivo de palma africana (t= 1,853; P-perm= 0,0275). En la época seca no se presentaron diferencias en los grupos ecológicos.

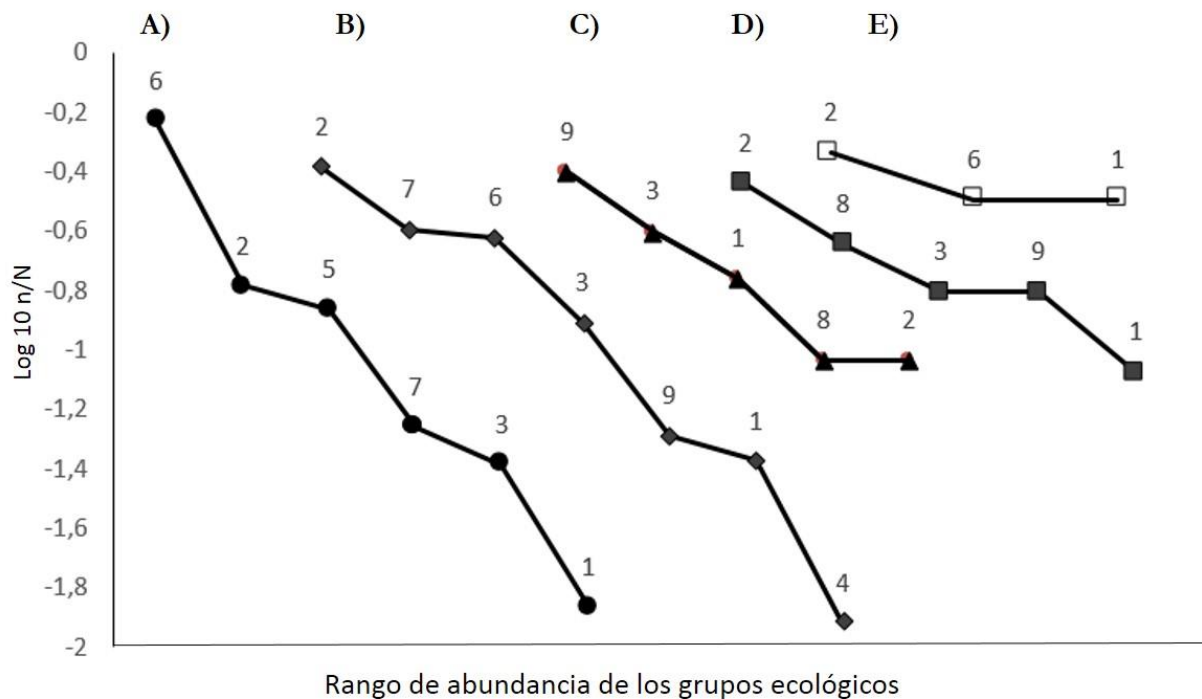


Figura 7. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de ranas registrados en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) arroz, (B) cultivo de palma africana, (C) remanente de bosque, (D) plantación de eucalipto, (E) pastizal arbolado. 1: NoTeM1Me, 2: NoTeM2Me, 3: DNTeM2Pe, 4: DNTeM1Gra, 5: NoTeM2Gra, 6: DNTeM1Pe, 7: NoArM1Pe, 8: NoTeM1Gra, 9: NoArM1Gra.

Lagartos

El orden jerárquico del grupo ecológico dominante, muestra que en los elementos del paisaje de remanente de bosque y cultivo de palma africana (Figura 8), dominó el grupo de lagartos Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos/Tigmotérmicos, Pequeños y Arborícolas (OviDiHTPeAr. SIMPER:

26,3% y 34% respectivamente). En la plantación de eucalipto, el pastizal y el pastizal arbolado dominaron las especies Diurnas, Terrestres, Ovíparas, de forrajeo Activo y Heliotérmicas (OviDiHeMeTe. SIMPER: 31,3%, 67,2% y 73,3% respectivamente).

Se presentaron diferencias significativas, en la distribución de los grupos ecológicos de lagartos entre elementos del paisaje (Pseudo-F= 11,266; P-perm= 0,0001) y entre elementos del paisaje por época climática (Pseudo-F= 1,7413; P-perm= 0,0427). Entre elementos del paisaje las diferencias en los grupos ecológicos, se dieron entre casi todos los elementos del paisaje (Anexo 1), excepto entre el pastizal y pastizal arbolado ($t= 0,50647$; P-perm= 0,8651). En la época de lluvias se presentaron diferencias entre casi todos los elementos del paisaje (Anexo 1), excepto entre el pastizal y el pastizal arbolado ($t= 1,0968$; P-perm= 0,3554) y entre el cultivo de arroz y el pastizal arbolado ($t= 2,0301$; P-perm= 0,889).

En la época seca se presentaron diferencias estadísticamente, entre los elementos de cultivo de arroz con el remanente de bosque ($t= 3,2699$; P-perm= 0,0135), con la plantación de eucalipto ($t= 6,7721$; P-perm= 0,0124), con el cultivo de palma africana ($t= 3,4473$; P-perm= 0,0112) y con el pastizal ($t= 2,452$; P-perm= 0,0254). También se presentaron diferencias entre el remanente de bosque con la plantación de eucalipto ($t= 3,4349$; P-perm= 0,0022) y con el cultivo de palma africana ($t= 1,8203$; P-perm= 0,0039). La plantación de eucalipto presentó diferencias con el cultivo de palma africana ($t= 2,8622$; P-perm= 0,0024), con el pastizal ($t= 2,0426$; P-perm= 0,0059). También hubo diferencias entre el cultivo de palma africana y el pastizal arbolado ($t= 1,739$; P-perm= 0,0414. Anexo 1).

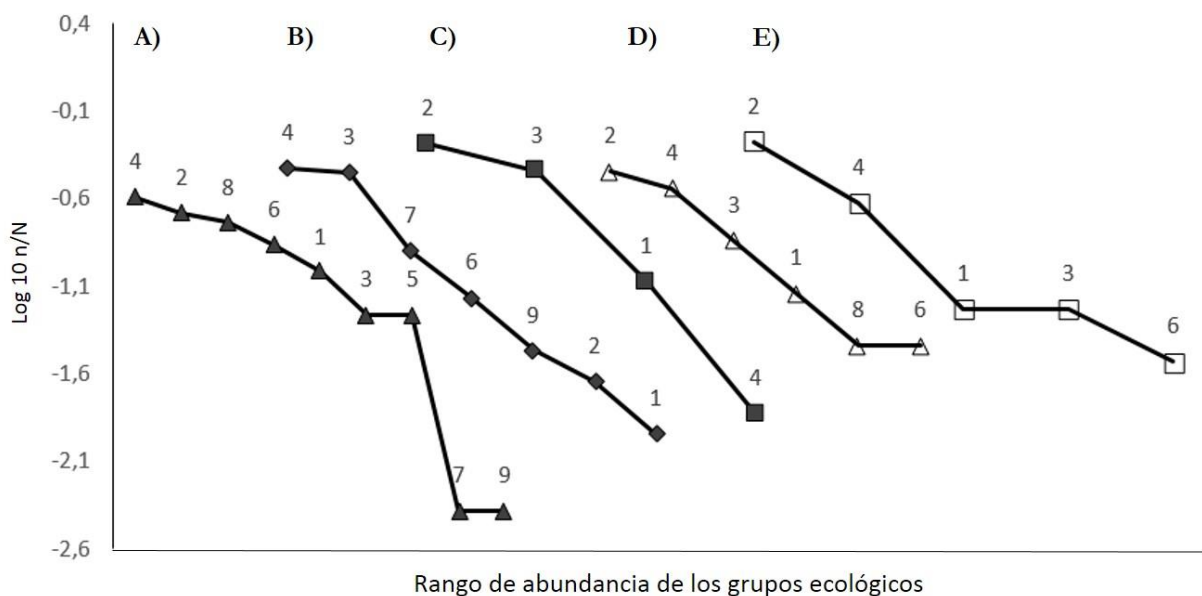


Figura 8. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de lagartos registrados en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) cultivo de palma africana, (C) plantación de eucalipto, (D) pastizal, (E) pastizal arbolado. 1: OviDiHeGraTe, 2: OviDiHeMeTe, 3: OviDiHePeSar, 4: OviDiHTPeAr, 5: OviDiTiPeFos, 6: OviNoTiMeAr, 7: OviDiHeGraAr, 8: OviDiHePeTe, 9: ViDiHeMeSar.

Serpientes

Los patrones de distribución de los grupos ecológicos de serpientes (Figura 9), muestran en el remanente de bosque y el cultivo de palma africana dominó el grupo de serpientes Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas (OviNoTiAcMeSar. SIMPER: 76,3% y 81,4% respectivamente). Se presentaron diferencias estadísticamente significativas, en la distribución de los grupos ecológicos entre los elementos del paisaje (Pseudo-F= 2,7608; P-perm= 0,0012) y entre épocas climáticas (Pseudo-F= 3,2859; P-perm= 0,0121). Los elementos que difirieron en la distribución de los grupos ecológicos fueron el remanente de bosque y la plantación de eucalipto ($t= 1,7478$; P-perm= 0,0076) y el cultivo de palma africana y la plantación de eucalipto ($t= 2,4807$; P-perm= 0,0325).

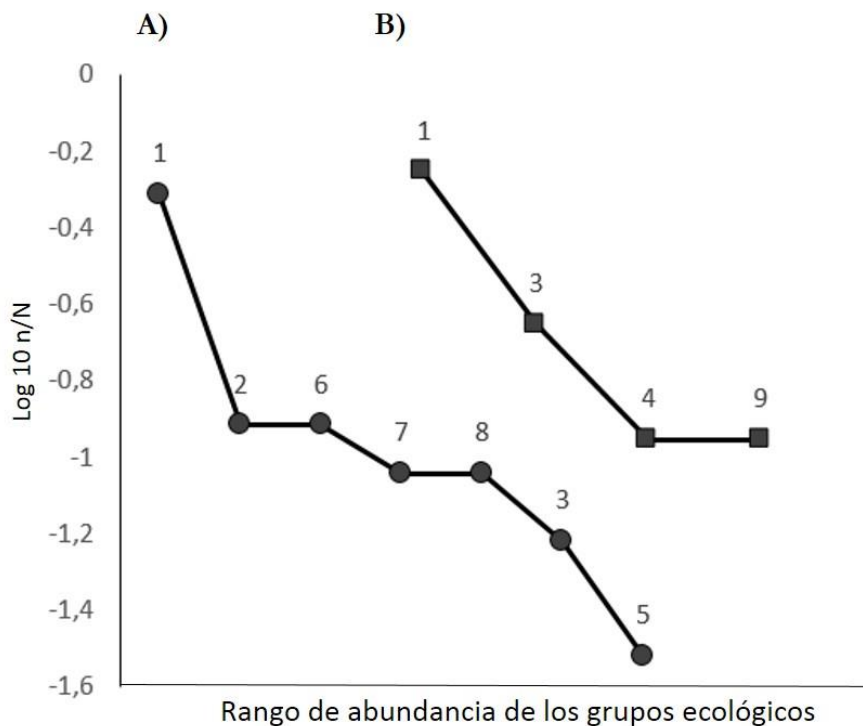


Figura 9. Curvas de rango abundancia de las especies y los grupos ecológicos del ensamblaje de serpientes registradas en elementos del paisaje rural en el Caribe de Colombia. (A) remanente de bosque, (B) cultivo de palma africana. 1: OviNoTiAcMeSar, 2: OviDiHeAcGraAr, 3: OviNoTiAcMeTe, 4: OviDiHeAcMeTe, 5: OviDiTiAcMeTe, 6: ViNoTiPasGraTe, 7: ViNoTiPasMeTe, 8: OviNoTiPasMeSar, 9: ViNoTiAcGraAr.

Relación de los grupos ecológicos y los elementos del paisaje.

Ranas

Se presentó una fuerte asociación de los grupos NoTeM2Me (Nocturnas, Terrestres, Modo reproductivo 2 y Medianas), DNTeM2Pe (Diurnas-Nocturnas, Terrestres, Modo reproductivo 2 y Pequeñas), DNTeM1Gra (Diurnas-Nocturnas, Terrestres, Modo reproductivo 1, Grande), NoArM1Pe (Nocturnas, Arborícolas y Modo reproductivo 1 y Pequeñas) con el cultivo de palma africana (Figura 10). Los grupos DNTeM1Pe (Diurno-Nocturnos, Terrestres, Modo reproductivo 1 y Pequeñas) y NoTeM2Gra (Nocturnas, Terrestres, Modo reproductivo 2 y Grande), presentaron una fuerte asociación con cultivo de arroz. Mientras que los grupos ecológicos NoTeM1Gra (Nocturnos, Terrestres, Modo reproductivo 1, Grandes), NoTeM1Me (Nocturno, Terrestres, Modo reproductivo 1, Mediano) y NoArM1Gra (Nocturnas, Arborícolas, Modo reproductivo 1 y Grandes), no muestran estar asociado a un solo elemento del paisaje.

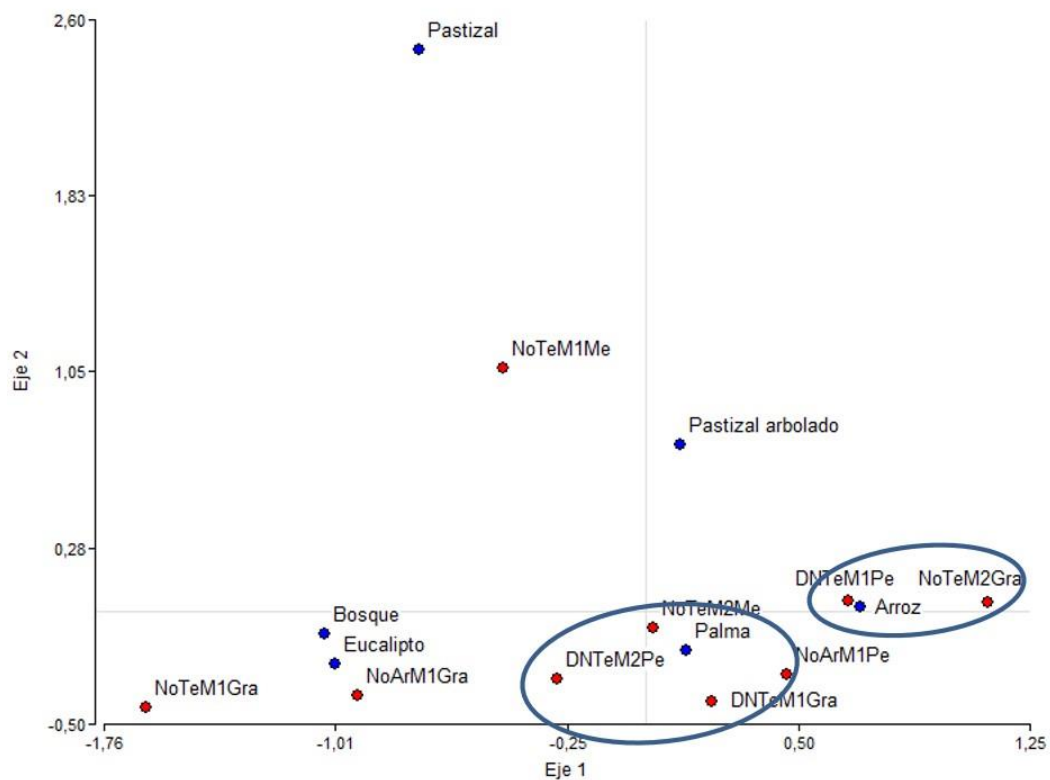


Figura 10. Asociación de los Grupos ecológicos de las especies de ranas y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos del paisaje: B, remanente de bosque; Pal, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Par, pastizal arbolado; Arr, cultivo de arroz. Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2.

Lagartos

El análisis de correspondencia mostró que los grupos ecológicos OviDiTiPeFos (Ovíparos, Diurnos, Tírmotérmicos, Pequeños y Fosoriales), OviDiHePeTe (Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Pequeños, Terrestres), OviNoTiMeAr (Ovíparos, Nocturnos, Tígmotérmicos, Medianos y Arborícolas) y OviDiHTPeAr (Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos/Tígmotérmicos, Pequeña, Arborícola), mostraron preferencia por el remanente de bosque (Figura 11). Los grupos ViDiHeMeSar (Vivíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Medianos y Semiarborícolas) y OviDiHeGraAr (Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Grande, Arborícolas), estuvieron asociados al cultivo de palma africana. El grupo OviDiHeMeTe (Ovíparos, Diurnos, Heliotérmicos, Medianos y Terrestres) estuvo asociado a los elementos del paisaje de pastizal, pastizal arbolado y la plantación de eucalipto. Los restantes grupos ecológicos no presentaron asociaciones claras con los elementos del paisaje.

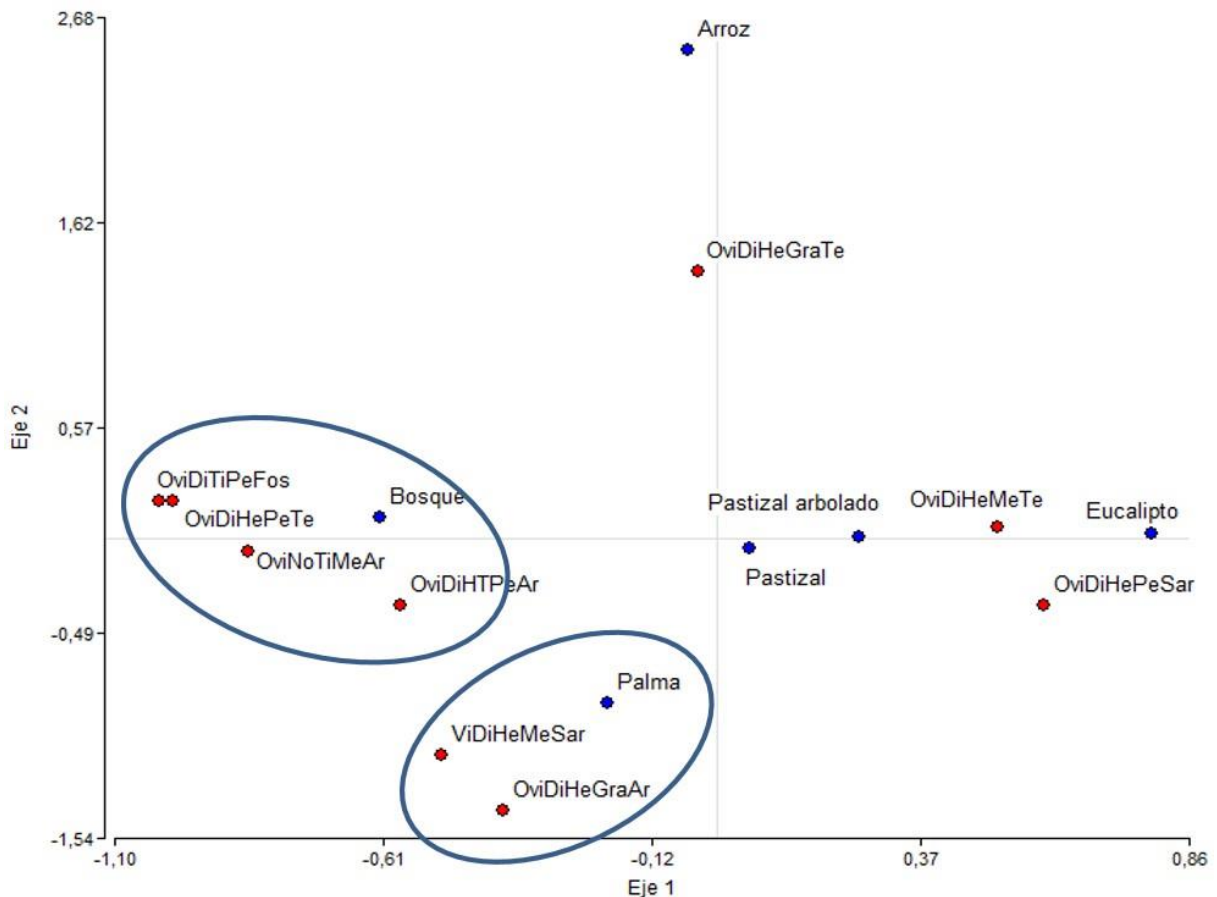


Figura 11. Asociación de los grupos ecológicos de las especies de lagartos y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos del paisaje: B, remanente de bosque; Pa, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Par, pastizal arbolado; Arr, cultivo de arroz; Pa, pastizal. Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2.

Serpientes

El análisis de correspondencias, mostró que los grupos ecológicos de serpientes ViNoTiPasMeTe (Vivíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Pasivo, Medianas y Terrestres), ViNoTiPasGraTe (Vivíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Pasivo, Grandes y Terrestres), OviNoTiPasMeSar (Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Pasivo, Medianas y Semiarborícolas), OviDiTiAcMeTe (Ovíparas, Diurnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas), OviNoTiAcMeSar (Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Semiarborícolas), presentaron preferencia por el remanente de bosque, en tanto que los grupos ViNoTiAcGraAr (Vivíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Grandes y Arborícolas) y OviNoTiAcMeTe (Ovíparas, Nocturnas, Tigmotérmicas, de forrajeo Activo, Medianas y Terrestres) estuvieron asociados al cultivo de palma africana (Figura 12)..

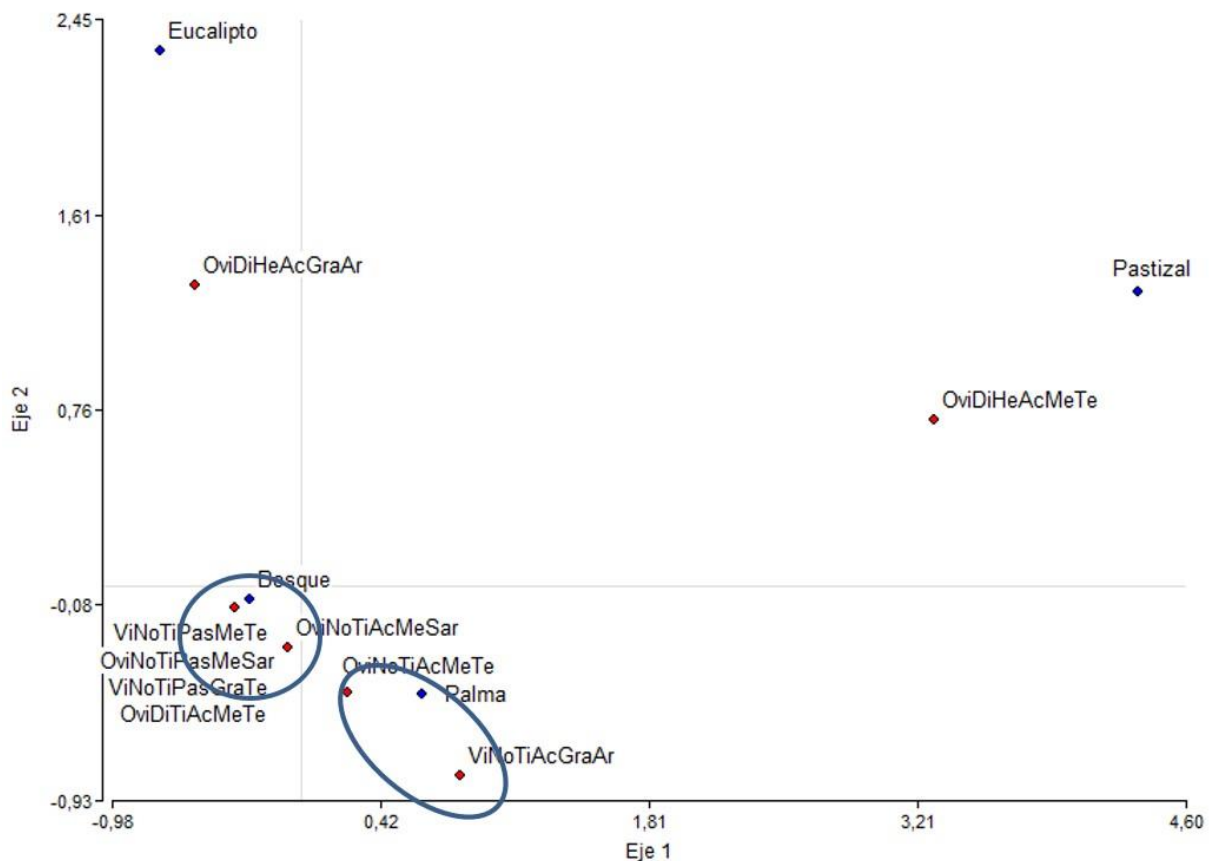


Figura 12. Asociación de los grupos ecológicos de las especies de serpientes y los elementos del paisaje rural, en la cuenca del río Cesar, región Caribe de Colombia. Los puntos azules corresponden a los elementos del paisaje: B, remanente de bosque; Pal, cultivo de palma; Eu, plantación de eucalipto; Pa, pastizal. Los puntos rojos corresponden a los grupos ecológicos definidos en la tabla 2.

Métricas de los rasgos de historia de vida de las especies en los elementos del paisaje rural.

Ranas

El comportamiento de los índices de los rasgos de historia de vida de las ranas, muestra que la mayor gama de las categorías de los rasgos (FRic) es mayor en el cultivo de palma africana (23,47) y en el cultivo de arroz (11,63) y los menores valores se presentaron en el remanente de bosque y la plantación de eucalipto (5,1). La equidad (FEve) de los valores de los rasgos que fue mayor en el remanente de bosque (0,9) y plantación de eucalipto (0,89). La mayor variación en los valores de los rasgos (FDiv) se presentó en los cultivos de palma africana y de arroz (0,94 cada uno). No se hallaron diferencias estadísticamente significativas, en las métricas de los rasgos de historia de vida de las serpientes entre los elementos del paisaje ($p > 0,05$).

Tabla 2. Índices de diversidad de los grupos ecológicos, por elemento del paisaje rural de la cuenca de río Cesar, región Caribe de Colombia.

| Elemento del paisaje | FRic | FEve | FDiv |
|----------------------|-------|------|------|
| Ranas | | | |
| Rem. Bosque | 5,1 | 0,89 | 0,89 |
| Cul. Palma africana | 23,47 | 0,84 | 0,94 |
| Pla. Eucalipto | 5,1 | 0,9 | 0,81 |
| Pastizal arbolado | 6,02 | 0,71 | 0,86 |
| Cul. Arroz | 11,63 | 0,45 | 0,94 |
| Lagartos | | | |
| Rem. Bosque | 4,28 | 0,54 | 0,8 |
| Cul. Palma africana | 2,14 | 0,66 | 0,8 |
| Pla. Eucalipto | 0,66 | 0,6 | 0,65 |
| Pastizal arbolado | 0,48 | 0,66 | 0,72 |
| Pastizal | 0,97 | 0,78 | 0,73 |
| Serpientes | | | |
| Rem. Bosque | 3,72 | 0,41 | 0,87 |
| Cul. Palma africana | 0,16 | 0,48 | 0,85 |
| Plan. Eucalipto | 0 | 0 | 0 |
| Pastizal | 0 | 0 | 0 |

Rem: remanente, Cul: cultivo, Plan: plantación

Lagartos

La riqueza de los rasgos de historia de vida de las especies de lagartos (FRic) fue mayor en el remanente de bosque (4,28) y en el cultivo de palma africana (2,14). Mientras que la equidad (FEve)

de los valores de los rasgos fue mayor en el pastizal (0,78). La divergencia (FDiv) de los rasgos fue mayor en el cultivo de palma africana (0,8) y en el remanente de bosque (0,8). No se hallaron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza ($F=0,27$; $p>0,05$) y la equidad de los rasgos de historia de vida de las especies ($F=0,53$; $p>0,05$). En la divergencia de los rasgos se hallaron diferencias estadísticamente significativas ($F=7,17$; $p<0,05$); las diferencias se dieron entre el eucalipto y los demás elementos del paisaje ($p<0,05$).

Serpientes

Los valores de riqueza (FRic) de los rasgos de las especies de serpientes fueron mayor en el remanente de bosque (3,72). La equidad de los rasgos fue mayor en el cultivo de palma africana (0,48). Mientras que la divergencia de los rasgos fue mayor en el remanente de bosque (0,87). No se presentaron diferencias estadísticamente significativas en las métricas de diversidad de los rasgos de vida de las serpientes ($p>0,05$).

DISCUSIÓN

La formación de grupos ecológicos, es un enfoque que permite cuantificar y predecir los efectos de las actividades humanas sobre las comunidades bióticas y sus posibles efectos sobre la funcionalidad de los ecosistemas (Mouillot *et al.*, 2013), ya que los rasgos de historia de vida de las especies reflejan la vulnerabilidad de las especies a las perturbaciones en su ambiente (Brown, 2001; Trimble & Aarde, 2014) y describen la dependencia de hábitat de las especies (Blaum *et al.*, 2011).

Grupos ecológicos en el paisaje rural

El número de grupos ecológicos de ranas y lagartos por elemento del paisaje no disminuyó a lo largo del gradiente de complejidad vegetal (del remanente de bosque al pastizal) contrario a lo registrado en los grupos ecológicos de serpientes. Trimble & Aarde (2014), documentaron que el número de grupos funcionales de anfibios y reptiles, disminuye a lo largo del gradiente de uso del suelo del bosque a los cultivos. En zonas perturbadas es probable que la diversidad funcional disminuye monótonamente a lo largo del gradiente de perturbación ((Mouillot *et al.*, 2013). El patrón encontrado por Trimble & Aarde (2014), difiere con lo encontrado en este estudio. Nuestros resultados sugieren que para las ranas las características combinados del hábitat, como la presencia de fuentes hídricas y una mayor oferta de microhábitats del suelo, pueden estar

determinando la presencia de los grupos ecológicos en los distintos elementos del paisaje rural, mientras que en lagartos es probable que una mayor cantidad de microhábitats y sitios de refugio estén determinando la variación en el número de grupos ecológicos en los elementos del paisaje.

La mayoría de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes, son mono específicos y con características generalistas, similar a lo encontrado en ranas en los remanentes de bosque de la cuenca del río Cesar (Paternina-H., 2014) y en reptiles en remanentes de bosque seco siempre verde (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2015), por tanto a pesar de presentar una amplia distribución en los elementos del paisaje rural, estos grupos son los encargados de mantener los procesos y funciones ecológicas en el paisaje rural, por tanto es relevante salvaguardar la Fauna anfibios y reptiles que persiste en estos ambientes.

Ranas

Los grupos ecológicos de ranas presentes en los elementos de paisaje rural, de la cuenca del río Cesar, corresponden al 75% de los grupos que se distribuyen en los remanentes de bosque en esta misma zona (Paternina-H., 2014). Los elementos del paisaje rural presentan simplificación de la estructura vegetal y reducción en la heterogeneidad de los estratos vegetales, por tanto hay una mayor temperatura y reducción en de la humedad, condiciones que con llevan a la pérdida de agua por evaporación en la piel en las ranas (Duellman & Trueb, 1994), a la vez que enfrentan condiciones como la escasez de agua en los pastizales, el remanente de bosque y la plantación de eucalipto. La actividad nocturna de la mayoría de grupos ecológicos (NoArM1Gra, NoArM1Pe, NoTeM1Gra, NoTeM1Me, NoTeM2Gra, NoTeM2Me), así como la combinación de actividad diurna y nocturna de los restantes grupos (DNTeM1Gra, DNTeM1Pe, DNTeM2Pe), son rasgos que evitan la exposición a las altas temperaturas del día y la baja humedad atmosférica (Duellman & Trueb, 1994).

El tamaño corporal de las ranas es otro rasgo de historia de vida que puede evitar la pérdida de agua por evaporación. Se considera que las ranas pequeñas, tienen tasas más altas de pérdida de agua que los anuros grandes (Duellman y Trueb 1994), lo que causa que las ranas pequeñas no toleren las condiciones de desecación de las zonas perturbadas. En los remanentes de bosque húmedo tropical y en los mosaicos agrícolas del bosque seco en Centroamérica, se ha documentado que los anuros pequeños son poco frecuentes en áreas perturbadas y prefieren sitios con mayor estabilidad ambiental como los bosques conservados (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). Sin embargo nuestros resultados siguen un patrón diferente, los grupos

ecológicos con especies pequeñas (DNTeM1Pe, DNTeM2Pe, NoArM1Pe), se encuentran asociados a ambientes altamente perturbados como los cultivos de palma africana y de arroz, con menor presencia en el remanente de bosque y la plantación de eucalipto, por tanto es probable que el tiempo de actividad (Nocturna o Diurna-Nocturna), este facilitando la presencia de los anuros en los diferentes elementos del paisaje.

Grupos de ranas como NoTeM2Me (Nocturnas, Terrestres, Modo reproductivo 2 y Medianas), se amoldan exitosamente a las condiciones ambientales y de estructura de la vegetación que presenta el cultivo de palma africana y la plantación de eucalipto, se ha documentado que este grupo ecológico presenta alta tolerancia a las condiciones ambientales extremas de los pastizales y los bordes de bosque (Paternina-H, 2014), debido a que rasgos como la talla mediana y el hábito terrestres, los hace menos vulnerables a la transformación de los hábitats (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005). Se ha identificado que los anuros que hacen uso de los hábitats terrestres, son más vulnerables a las perturbaciones y presentan mayor tendencia al declive (Crump, 2003). Sin embargo nuestros resultados muestran que los grupos ecológicos conformados por ranas terrestres presentan un patrón diferente para el bosque seco tropical estacional, donde están asociadas a ambientes alterados como los cultivos de arroz y de palma africana, con reducción de la abundancia en el remanente de bosque y los pastizales.

Lagartos

El grupo ecológico OviDiHeMeTe (Ovíparas, Diurnas, Heliotérmicas, Medianas y Terrestres), fue el mejor representado en el paisaje rural, se encuentra estrechamente asociado a ambientes con poca cobertura de dosel y alta radiación solar, al igual que el grupo OviDiHeGraTe (Ovíparas, Diurnos, Helitéricos, Grandes y Terrestres), están constituidos por especies de la familia Teiidae, que presentan altos requerimientos térmico-energético para la activación del metabolismo y una estrategia de forrajeo activo (Vitt *et al.*, 1977; Vitt & Pianka, 2004), lo que les permite explotar una mayor variedad de recursos frente a otros lagartos (Vitt & Pianka, 2005) y ser especies exitosas en ambientes con alta exposición a los rayos solares, como la mayoría de los elementos del paisaje rural.

El remanente de bosque provee una mayor heterogeneidad de ambiental y proporciona un amplio espectro de microhábitats (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Grupos como OviDiHeGraAr, OviDiHePeSar, OviDiHTPeAr, OviNoTiMeAr, ViDiHeMeSar, con hábitos arborícolas y semiarborícolas, son más prósperos en el remanente de bosque que en otros elementos del paisaje con presencia de vegetación de porte arbóreo como la plantación de eucalipto, el cultivo de palma

africana y el pastizal arbolado, ya que una mayor cantidad de estratos de la vegetación que presenta el remanente de bosque proporciona una mayor con la estabilidad ambiental (Urbina-Cardona & Londoño, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). La presencia de arbustos, arbolitos y árboles son elementos estructurales importantes para los lagartos arborícolas y semiarborícolas (Ríos-López & Mitchell, 2007), pues les brinda sitios de camuflaje y perchas para esperar y emboscar a las presas (Losos *et al.*, 1997).

Serpientes

En las serpientes el tamaño parece ser un rasgo determinante de la presencia de los grupos ecológicos en el paisaje rural. La mayoría de los grupos ecológicos están constituidos por serpientes de talla mediana (OviNoTiAcMeSar, OviDiTiAcMeTe, ViNoTiPasMeTe, OviNoTiAcMeTe, OviNoTiPasMeSar, OviDiHeAcMeTe). Se considera que el tamaño mediano es óptimo, para hacer uso de la cantidad de recurso disponible a lo largo de los elementos del paisaje, porque pueden alimentarse de presas pequeñas, ubicarse en varios microhábitats y evitar a los depredadores (Madsen & Shine, 2000). Mientras que los grupos ecológicos con serpientes grandes estuvieron poco representados en los elementos del paisaje rural (OviDiHeAcGraAr, ViNoTiPasGraTe, ViNoTiAcGraAr), debido probablemente a que las serpientes de talla grandes tienen un ámbito hogareño mayor (Morales-Mavil *et al.*, 2001) y son más afectadas por las perturbaciones en su hábitat (Scott & Seigel, 1992), por tanto no hacen uso de los ambientes perturbados.

Los grupos de especies arborícolas y semiarborícolas, (OviNoTiAcMeSar, OviDiHeAcGraAr, OviNoTiPasMeSar, ViNoTiAcGraAr) fueron los mejor representados en el paisaje rural y estuvieron asociados al remanente de bosque y en menor proporción con el cultivo de palma africana y la plantación de eucalipto. La coberturas de arbolitos y arboles proporciona sitio de protección de los depredadores, facilita la termorregulación y la disponibilidad de especies presa (en particular, aves y mamíferos) que hacen uso de árboles como sitios de refugio para la nidificación o reposo (Webb & Shine, 1997). Además del tamaño corporal, el hábito de las serpientes, parece influir en la distribución de los grupos ecológicos a lo largo del paisaje rural.

Métricas de los rasgos de historia de vida de las especies en los elementos del paisaje rural.

Las métricas de los rasgos de historia de vida de las ranas, lagartos y serpientes, presentaron variaciones a lo largo de los elementos del paisaje, sin embargo no presentan una relación con el gradiente de simplificación en la vegetación. Los resultados de la riqueza de los rasgos de las especies de ranas concuerdan con lo encontrado en otras investigaciones (Villéger *et al.*, 2008), que han hallado que la riqueza de los rasgos de historia de vida (FRic) y la riqueza de especies (ver capítulo) están correlacionados. En cuanto a la uniformidad en los valores de los rasgos de las especies (FEve), presentó cambios a lo largo de los elementos del paisaje, probablemente atribuido a las diferentes tolerancias ambientales de las especies de las ranas, lagartos y serpientes, que se reflejan en sus abundancias. La divergencia (FDiv) de las abundancias en el espacio del rasgo, presentó altos valores en cada uno de los elementos del paisaje para las ranas, lagartos y serpientes, la alta variabilidad se debe a la manera diferencial en que son afectadas las especies por las características ambientales y de la estructura de cada elemento del paisaje.

CONSIDERACIONES FINALES

Los ensamblajes de anfibios, lagartos y serpientes, fueron clasificados en nueve grupos ecológicos, la mayoría de ellos monoespecíficos, lo cual realza la importancia de las especies de anfibios y reptiles para el funcionamiento de los diferentes ambientes del paisaje rural. La distribución de los grupos ecológicos varió con el cambio en la cobertura del suelo, sin embargo, la cantidad de grupos ecológicos no disminuye con el gradiente pero no sigue el gradiente de simplificación de la vegetación, como ha sido registrado en otras investigaciones.

Nuestros resultados muestran que la respuesta de los grupos ecológicos de las ranas, lagartos y serpientes en el bosque seco estacional, difiere de lo encontrado para los bosques húmedos tropicales. Esto atribuido a que la mayoría de las especies tienen características generalistas en cuanto al uso de los recursos, lo que les permite amoldarse a las fluctuaciones climáticas del bosque seco estacional y a las condiciones propias de los elementos del paisaje.

La mayor expresión y asociación de los grupos ecológicos de ranas se presentó en el cultivo de palma africana y de arroz, mientras que los lagartos y serpientes estuvieron más asociados al remanente de bosque y al cultivo de palma africana.

La riqueza, la equidad y la divergencia de los rasgos de historia de vida de las especies, de ranas, lagartos y serpientes en los elementos de pastizal arbolado, plantación de eucalipto, cultivo de palma africana y remanente de bosque, puede estar relacionado con el uso eficiente de los recursos y la alta tolerancia a las condiciones ambientales que presentan las especies. Es probable que en los elementos de pastizal y cultivo de arroz, las especies presenten baja tolerancia a las fluctuaciones ambientales.

Para hacer conclusiones generales sobre las métricas de diversidad de los rasgos de historia de vida de ranas, lagartos y serpientes, es necesario realizar más estudios que relacionen a los grupos ecológicos con las coberturas del suelo y gradientes de hábitat, pues a la fecha es poco el marco de comparación existente.

La respuesta de los grupos ecológicos de ranas, lagartos y serpientes, en los elementos del paisaje rural, depende en gran medida de los rasgos de las especies, involucrados en el aprovechamiento de los recursos y en la capacidad de hacer frente a las condiciones ambientales y de la estructura de la vegetación de cada elemento del paisaje. Estos rasgos pueden estar involucrados en la estructuración de los ensamblajes a lo largo del mosaico de ambientes en el paisaje.

IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

A partir de nuestros resultados y de las observaciones de campo de los factores tensionantes en cada uno de los elementos del paisaje, se recomienda una serie de acciones relativamente simples y baratas, que conlleven al mantenimiento y crecimiento de la riqueza y abundancia de los ensamblajes de anfibios y reptiles en los diferentes elementos del paisaje, con lo cual también se verán beneficiadas, las demás especies de fauna que sobreviven en estos ambientes.

Es importante mantener los límites físicos entre los pastizales y los remanentes de bosque, ya que las cercas son abiertas durante la época de sequía para que el ganado entre y forraje en el remanente de bosque, con esta actividad se mitiga en parte el avance de las actividades agropecuaria, sobre los escasos remanentes de bosque que persisten en el paisaje rural; sin embargo es necesario procurar por mantenimiento del área de los remanentes de bosque, así como asegurar el crecimiento de las áreas de bosque ralo producto del abandono de tierras y prácticas agrícolas, evitar la entresaca de madera. En los pastizales, se considera importante la implementación de sistemas agrosilvopastoriles (Estrada *et al.*, 2000; Estrada & Coates-Estrada, 2001; Chacón & Harvey, 2006),

lo cual brinda una mayor cantidad de hábitats, para los anfibios y reptiles y beneficia de modo directo el forrajeo del ganado.

El diseño adecuado de los cultivos de palma africana es una estrategia adecuada para incrementar la heterogeneidad espacial (Turner *et al.*, 2011), a través de lotes mixtos en edades entre el cultivo, lo que permite contar con diversas edades (De Chenon & Susanto, 2006), para garantizar la permanencia de anfibios y reptiles en el cultivo a través del tiempo, además de contemplar la generación de medidas de contingencia como los planes de ahuyentamiento, captura y reubicación. Evitar la disposición de la hojarasca en montículos, con lo cual se espera una mayor cobertura de la hojarasca y con ello una mayor cantidad de hábitats y recursos para las especies de anfibios y reptiles que habitan en el suelo. Sin embargo es necesario llegar acuerdos con los palmicultores para promover la implementación de estas actividades, para aumentar el potencial de conservación de las plantaciones de palma africana y merminar los impactos negativos que tienen las plantaciones de palma africana sobre los anfibios y reptiles.

El cultivo de arroz es un elemento importante para la conservación y mantenimiento de las especies de anuros y los grupos ecológicos en el paisaje rural del departamento del Cesar. Dado que estos cultivos están asociados a los bosques de ribera, es necesario promover la protección de estos bosques y lograr aumentar su franja, con el objeto que sirva como refugio para los anfibios durante la época que no esté inundado el cultivo. Para la plantación de eucalipto, se recomienda realizar plantaciones mixtas en edades y mantener algunos elementos arbóreos nativos dentro de la plantación, que provean una mayor heterogeneidad de microhábitats para los anfibios y los reptiles. Por último para los pastizales, y la plantación de eucalipto se sugiere la creación de jagüeyes, que aseguren la permanencia del recurso hídrico en estos ambientes durante las épocas climáticas del año.

El planteamiento de las estrategias e iniciativas para la conservación de los anfibios y reptiles en el paisaje rural, solo serán eficaces si no se llegan a acuerdos con los dueños de los predios y se mantenga la rentabilidad en la producción o se incluyan planes de compensaciones económicas por los predios destinados a la conservación.

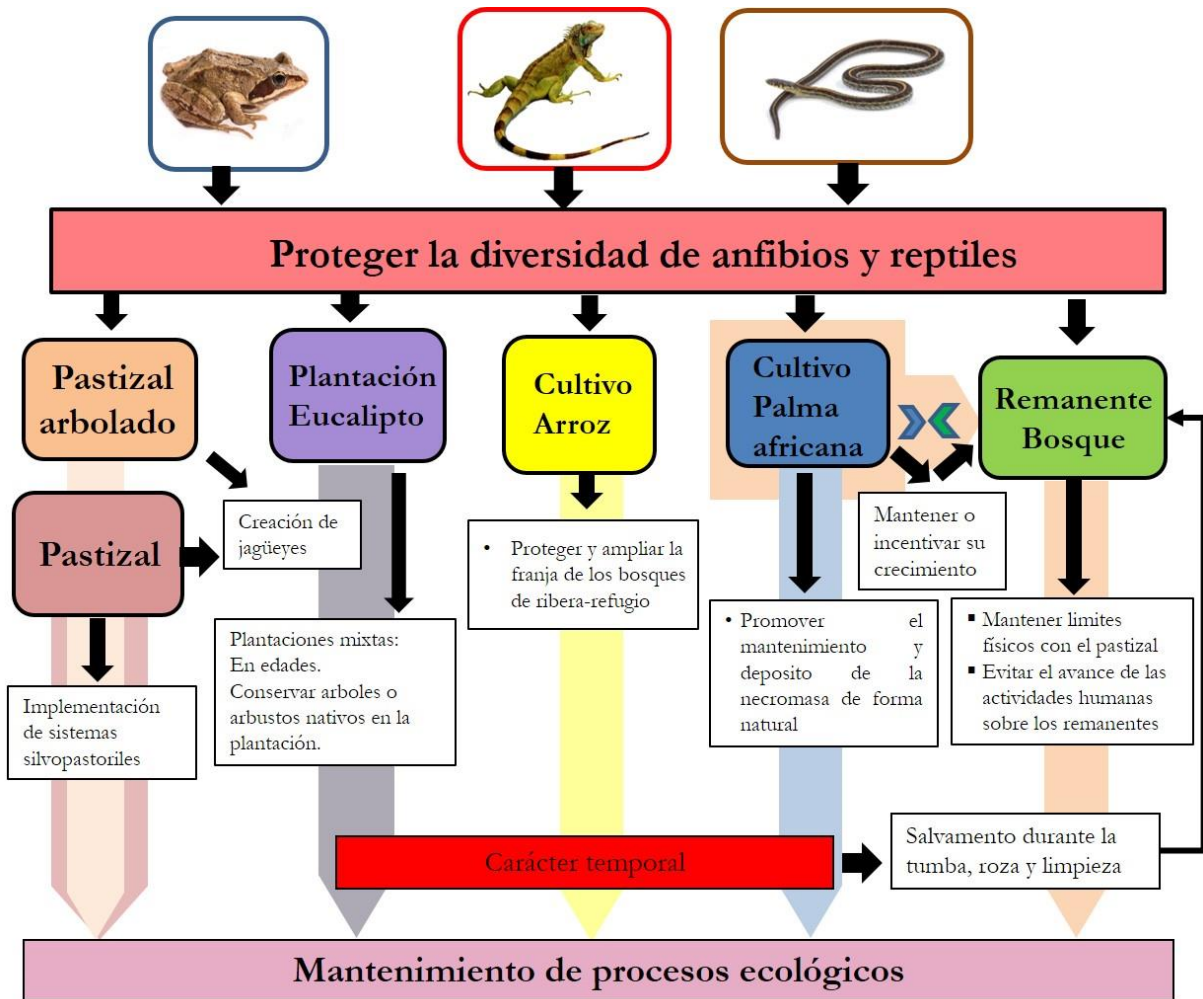


Figura 13. Actividades recomendadas para la protección de la diversidad de anfibios y reptiles en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar.

Literatura citada

Ayala, S. & F. Castro. Inéd. Lagartos de Colombia/ Lizards of Colombia.

Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecology* 26: 32–46.

Anderson, M.J., R.N. Gorley, & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E: Plymouth, UK.

Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager, & F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* 20:2333–2345. DOI 10.1007/s10531-011-9995-1

- Bernarde, P.S. 2004. Composição faunística, ecologia e história natural de serpentes em uma região no sudoeste da amazônia, rondônia, Brasil. Tesis doctoral. Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”.139 pp. Brasil.
- Brown, G. W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation* 10:161–176.
- Campbell, J., & W. Lamar. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere I. Cornell University Press. Londres. England.
- 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 de doctorado. Universidad Nacional de Colombia- Instituto de Ciencias Naturales. 119 p
- Carvajal-Cogollo, J.E., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo, & J. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29 (2): 427-438.
- Carvajal-Cogollo J.E., & J.N. Urbina-Cardona. 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., & J.N. Urbina-Cardona. 2015. Ecological grouping and edge effects in tropical dry evergreen forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation*. DOI 10.1007/s10531-014-0845-9
- Casanoves, F., L. Pla, J. A. Di Rienzo, & S. Díaz. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 233–237
- Chacón, M., & C.A. Harvey. 2006. Live fences and landscape connectivity in a Neotropical agricultural landscape. *Agroforestry Systems* 68: 15–26.
- Cornwell, WK; Schwilk, DW; Ackerly, DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465-1471.
- Crump, M.L., & N.Y. Scott. 1994. Visual Encounter Surveys. In: W. Heyer, M.A. Donnelley, R.A. McDiarmid, L.C: Hayek & M.C. Foster (eds.) *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution. USA, pp. 84-92.
- Crump, M.L., 2003. Conservation of amphibians in the new world tropics. In: Semlitsch, R.D. (Ed.), *Amphibian Conservation*. Smithsonian Institution, Washington, pp. 53–69.

- Daily, G., P.R. Elrich, & G.A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: Use of human-dominated habitats by avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11: 1-13.
- De Chenon, R.D., & A. Susanto. 2006. Ecological observations on diurnal birds in Indonesian oil palm plantations. *Journal of oil palm research. Special Issue*, pp.122-143.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2008) InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Duellman, W.E., & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Londres.
- Estrada, A., P. Commarano, & R. Coates-Estrada. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9: 1399–1416.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24: 94–102.
- Etter, A., C. McAlpine, D. Pullar & H. Possingham 2006. Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79: 74-87
- Ewers, R.M. & R.K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117–142.
- Farias, AA; Jaksic, FM. 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos* 118: 591-603.
- Ford, N.B., & R.A. Seigel. 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. *Ecology* 70: 1768–1774.
- Harvey, C.A., 2007. Designing agricultural landscapes for biodiversity conservation. In: Scherr, S.J., McNeely, J.A. (Eds.), *Farming with Nature: The Science and Practice of Ecoagriculture*. Island Press, Washington, DC, pp. 146–165.
- Harvey, C.A., & W.A. Haber. 1998. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44: 37–68.
- Hillebrand, H. & B. Matthiessen. 2009 Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12: 1405–1419.

- Houet, T., T.R. Loveland, L. Hubert-Moy, C. Gaucherel, D. Napton, C.A. Barnes, & K. Saylor. 2010. Exploring subtle land use and land cover changes: a framework for future landscape studies. *Landscape Ecology* 25 (2): 249-266"
- Lin, B.B., D.F.B. Flynn, D.E. Bunker, M. Uriarte, & S. Naeem. 2011. The effect of agricultural diversity and crop choice on functional capacity change in grassland conversions. *Journal of Applied Ecology* 48: 609–618.
- Laliberté E. & P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299–305 by the Ecological Society of America.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Second Edition. Editorial Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Losos, J.B., K.I. Warheit, and T.W. Schoener. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387: 70-73.
- Lunney, D., A. L. Curtin, D. Fisher, D. Ayers, and C. R. Dickman. 1997. Ecological attributes of the threatened fauna of New South Wales. *Pacific Conservation Biology* 3:13–26.
- Madsen, T., Shine, R., 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution* 47, 321–325.
- Madsen, T., & R. Shine. 2000. Silver Spoons and Snake Body Sizes: Prey Availability Early in Life Influences Long-Term Growth Rates of Free-Ranging Pythons. *Journal of Animal Ecology* 69 (6): 952-958.
- Magurran A, & B. McGill. 2011. *Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, Oxford.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G Lee., & W. Bastow. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111: 112–118.
- McArdle, B.H., & M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290–297.
- Medina-Rangel, G. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatos, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59 (2): 935-968
- Michael, D., R.B. Cunningham, & D.B. Lindenmayer. 2011. Regrowth and revegetation in temperate Australia presents a conservation challenge for reptile fauna in agricultural landscapes. *Biological Conservation* 144: 407–415.

Morales-Mavil, J.E., M. Hernández-González, & O. Bravo-Méndez. 2001. Biomasa de reptiles en un borde de selva de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 3 (2): 25-30.

Moreno-Arias, R.A., & G.F. Medina-Rangel. 2007. Herpetofauna de la Serranía del Perijá, Colombia, p. 193- 201. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica V: La alta montaña de la Serranía del Perijá, Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia- CORPOCESAR, Bogotá D.C., Colombia.

Mouillot, D., N. Graham, S. Villéger, N.W. Mason & D.R. Bellwood. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (3): 167-177

Norris, K., A. Asase, B. Collen, J. Gockowski, J. Mason, B. Phalan, & A. Wade. 2010. Biodiversity in a forest-agriculture mosaic – The changing face of West African rainforests. *Biological Conservation* 143: 2341–2350.

Paternina – Hernández, A. 2015. Evaluación del efecto de borde sobre la riqueza, la estructura y los grupos ecológicos de anfibios, en fragmentos de bosque tropical seco estacional (Cesar-Colombia). Libro de tesis. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. 84 pp.

Pereira, H.M., & G.C. Daily. 2006. Modeling biodiversity dynamics in countryside land-scapes. *Ecology* 87: 1877–1885.

Pérez-Santos & A. Moreno 1988. *Ofidios de Colombia*. Monografía: 517 pp. Torino.

Pla, L., F. Casanoves, & J. Di Rienzo. 2012 *Quantifying Functional Biodiversity*, SpringerBriefs in Environmental Science, DOI: 10.1007/978-94-007-2648-2_2,

Poff, N.L., J.D. Olden, N.K. Vieira, D.S. Finn, M.P. Simmons, & B.C. Kondratieff, 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-base ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of North American Benthic Society* 25: 730-755

Ranganathan, J., R. Daniels, M. Chandran, P. Ehrlich, & G. Daily. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 105: 17852–17854.

Rangel-Ch. J. O. 2012. La vegetación de la región Caribe colombiana: composición florística y aspectos de la estructura. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed.) *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp.

Reed, R. N., and R. Shine. 2002. Lying in wait for extinction: ecological correlates of conservation status among Australian elapid snakes. *Conservation Biology* 16:451–461.

- Rios-López, N. & T. Mitchell. 2007 Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*: 63 (1): 35-50.
- Rotem, G., Z. Yaron, G. Itamar, & B. Amos. 2013. Wheat fields as an ecological trap for reptiles in a semiarid agroecosystem. *Biological Conservation* 167: 349–353
- Sawaya, R. 2003. História natural e ecologia das serpentes de cerrado da região de Itirapina, sp. Tesis doctoral. Universidade estadual de campinas Instituto de biología. Brasil. 159 pp.
- Scott, Jr.N., & R.A. Seigel. 1992. The management of Amphibian and Reptile populations: species priorities and methodological and theoretical constraints. pp. 343-368. En: McCullough, D.R., & H.R. Barrett, (Eds.). *Wildlife: Populations*. Elsevier Applied Science. Londres.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Diaz & M. Martinez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22: 362-374.
- Trenham, P.C., & H.B. Shaffer. 2004. Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecological Applications* 15:1158–1168.
- Trimble, M. J. & R. J. van Aarde. 2014. Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation* 17 (5): 441–453.
- Turner, E.C., J. L. Snaddon, R.M. Ewers, T.M. Fayle, & W.A. Foster. 2011. *The Impact of Oil Palm Expansion on Environmental Change: Putting Conservation Research in Context, Environmental Impact of Biofuels*, Dr. Marco Aurelio Dos Santos Bernardes (Ed.), ISBN: 978-953-307-479-5.
- Urbina-Cardona, J.N., & M.C. Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la Comunidad de herpetofauna Asociada a Cuatro Áreas con diferente Grado de Perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27:105-113.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez, & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J.N., & V.H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. In Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A (eds) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Volumen 4. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, pp 191-207.

Villéger, S., N.W.H. Mason, & D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.

Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2004. Historical patterns in lizard ecology: what teiids can tell us about lacertids. In V. Perez-Mellado, N. Riera, and A Perera (eds.) *The Biology of Lacertids. Evolutionary and Ecological Perspectives*. Institut Menorqui d'Estudis. Recerca 8: 139-157.

Vitt, L.J., J. D. Congdon, & N.A. Dickson. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326–337.

Vitt, L. J. & E. R. Pianka. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 102 (22): 7877–7881.

Webb, J.K., & R. Shine 1997a. Out on a limb: conservation implications of tree hollow use by a threatened snake species (*Hoplocephalus bungaroides*: Serpentes, Elapidae). *Biological Conservation* 81: 21- 33.

Zug, G.R., L.J. Vitt, & J.P. Caldwell. 2001. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibian and Reptiles*. Academic Press. USA.

Anexos

Anexo 1. Resultados PERMANOVA para los grupos ecológicos de ranas presentes en los elementos del paisaje rural de la cuenca del río Cesar. Región Caribe de Colombia

| Prueba General | | | | |
|---|----------|---------|--------------|--------|
| Factores | Pseudo-F | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Época Climática | 2,884 | 0,027 | 9951 | 0,0304 |
| Elementos del paisaje | 1,9794 | 0,0217 | 9924 | 0,0281 |
| Elementos del paisaje x Época | 2,2886 | 0,0086 | 9944 | 0,0175 |
| Prueba pareada x Elementos del paisaje | | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Arroz, Bosque | 2,4351 | 0,0011 | 9125 | 0,0043 |
| Arroz, Palma | 1,4836 | 0,0857 | 9954 | 0,0932 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 1,1521 | 0,2969 | 9921 | 0,2894 |
| Arroz, Eucalipto | 1,7761 | 0,0292 | 8555 | 0,0555 |
| Bosque, Palma | 1,7827 | 0,0234 | 8012 | 0,0313 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 1,5675 | 0,0865 | 1073 | 0,1067 |

| | | | | |
|--|----------|--------|------|--------|
| Bosque, Eucalipto | Negative | | | |
| Palma, Pastizal arbolado | 0,76712 | 0,7048 | 9822 | 0,6413 |
| Palma, Eucalipto | 1,0814 | 0,3654 | 7093 | 0,3448 |
| Pastizal arbolado, Eucalipto | 0,79005 | 0,6231 | 1677 | 0,5687 |
| Prueba pareada x Elementos del paisaje en época de lluvia | | | | |
| Arroz, Bosque | 2,2533 | 0,0018 | 245 | 0,0119 |
| Arroz, Palma | 1,5054 | 0,1019 | 336 | 0,1084 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 1,8314 | 0,0356 | 63 | 0,051 |
| Arroz, Eucalipto | 1,5386 | 0,1399 | 6 | 0,1507 |
| Bosque, Palma | 1,9124 | 0,0241 | 336 | 0,0332 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 1,5273 | 0,1554 | 30 | 0,124 |
| Bosque, Eucalipto | Negative | | | |
| Palma, Pastizal arbolado | 1,4482 | 0,1141 | 84 | 0,1342 |
| Palma, Eucalipto | 1,2661 | 0,288 | 7 | 0,2179 |
| Pastizal arbolado, Eucalipto | 0,69988 | 0,5055 | 4 | 0,6113 |
| Prueba pareada x Elementos del paisaje en época seca | | | | |
| Arroz, Palma | 1,5817 | 0,0966 | 10 | 0,161 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 1,736 | 0,0949 | 10 | 0,1227 |
| Arroz, Eucalipto | 1,9749 | 0,0951 | 10 | 0,0756 |
| Palma, Pastizal arbolado | 0,85797 | 1 | 3 | 0,5331 |
| Palma, Eucalipto | 1 | 1 | 1 | 0,4637 |
| Pastizal arbolado, Eucalipto | 0,96232 | 0,6552 | 3 | 0,4557 |

Anexo 2. Resultados PERMANOVA para los grupos ecológicos de lagartos presentes en los elementos del paisaje rural de la cuenca del río Cesar. Región Caribe de Colombia

| Prueba General | | | | |
|--|-----------------|----------------|---------------------|--------------|
| Factores | Pseudo-F | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Época | 1,191 | 0,3294 | 9947 | 0,3225 |
| Elementos del paisaje | 11,266 | 0,0001 | 9917 | 0,0001 |
| Elemento del paisaje x época | 1,7413 | 0,0427 | 9928 | 0,0478 |
| Prueba pareada x elemento del paisaje | | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Arroz, Bosque | 5,5391 | 0,0002 | 9941 | 0,0001 |
| Arroz, Eucalipto | 6,4845 | 0,0001 | 9957 | 0,0001 |
| Arroz, Palma | 6,1388 | 0,0001 | 9923 | 0,0001 |
| Arroz, Pastizal | 3,6094 | 0,0004 | 9949 | 0,0001 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 3,1004 | 0,0039 | 9937 | 0,0015 |

| | | | | |
|---|---------|---------|--------------|--------|
| Bosque, Eucalipto | 4,8713 | 0,0001 | 9950 | 0,0001 |
| Bosque, Palma | 4,0535 | 0,0001 | 9942 | 0,0001 |
| Bosque, Pastizal | 2,6538 | 0,0002 | 9943 | 0,0004 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 2,3622 | 0,001 | 9960 | 0,0029 |
| Eucalipto, Palma | 3,7914 | 0,0001 | 9952 | 0,0001 |
| Eucalipto, Pastizal | 2,4382 | 0,0001 | 9942 | 0,0003 |
| Eucalipto, Pastizal arbolado | 2,3427 | 0,0018 | 9958 | 0,0049 |
| Palma, Pastizal | 2,603 | 0,0006 | 9955 | 0,0012 |
| Palma, Pastizal arbolado | 2,6379 | 0,0008 | 9942 | 0,0016 |
| Pastizal, Pastizal arbolado | 0,50647 | 0,8651 | 9955 | 0,8403 |
| Prueba pareada x elementos del paisaje en época de lluvias | | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Arroz, Bosque | 4,9917 | 0,0049 | 210 | 0,0001 |
| Arroz, Eucalipto | 3,5652 | 0,0055 | 210 | 0,0013 |
| Arroz, Palma | 6,241 | 0,0053 | 210 | 0,0001 |
| Arroz, Pastizal | 2,8703 | 0,0075 | 126 | 0,0044 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 2,0301 | 0,0889 | 25 | 0,0419 |
| Bosque, Eucalipto | 3,639 | 0,0019 | 462 | 0,0004 |
| Bosque, Palma | 5,032 | 0,0014 | 462 | 0,0001 |
| Bosque, Pastizal | 2,8999 | 0,0022 | 462 | 0,0016 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 1,7186 | 0,0041 | 210 | 0,0409 |
| Eucalipto, Palma | 2,792 | 0,002 | 461 | 0,0023 |
| Eucalipto, Pastizal | 2,0191 | 0,0274 | 462 | 0,0243 |
| Eucalipto, Pastizal arbolado | 1,7642 | 0,0299 | 210 | 0,0505 |
| Palma, Pastizal | 3,3176 | 0,0023 | 462 | 0,0023 |
| Palma, Pastizal arbolado | 2,2973 | 0,0033 | 210 | 0,0068 |
| Pastizal, Pastizal arbolado | 1,0968 | 0,3554 | 91 | 0,343 |
| Prueba pareada x elemento del paisaje en época seca | | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Arroz, Bosque | 3,2699 | 0,0135 | 63 | 0,0027 |
| Arroz, Eucalipto | 6,7721 | 0,0124 | 63 | 0,0001 |
| Arroz, Palma | 3,4473 | 0,0112 | 63 | 0,0006 |
| Arroz, Pastizal | 2,452 | 0,0254 | 25 | 0,0112 |
| Arroz, Pastizal arbolado | 2,5983 | 0,0548 | 18 | 0,0258 |
| Bosque, Eucalipto | 3,4349 | 0,0022 | 462 | 0,0006 |
| Bosque, Palma | 1,8203 | 0,0039 | 461 | 0,0236 |
| Bosque, Pastizal | 1,1667 | 0,2888 | 210 | 0,2765 |
| Bosque, Pastizal arbolado | 1,8401 | 0,0419 | 154 | 0,0522 |
| Eucalipto, Palma | 2,8622 | 0,0024 | 462 | 0,0009 |
| Eucalipto, Pastizal | 2,0426 | 0,0059 | 209 | 0,0154 |
| Eucalipto, Pastizal arbolado | 1,5874 | 0,0837 | 154 | 0,0967 |
| Palma, Pastizal | 0,9623 | 0,5171 | 210 | 0,4478 |

| | | | | |
|-----------------------------|---------|--------|-----|--------|
| Palma, Pastizal arbolado | 1,739 | 0,0414 | 154 | 0,0572 |
| Pastizal, Pastizal arbolado | 0,72042 | 0,8592 | 25 | 0,6667 |

Anexo 3. Resultados PERMANOVA para los grupos ecológicos de serpientes presentes en los elementos del paisaje rural de la cuenca del río Cesar. Región Caribe de Colombia

| Prueba General | | | | |
|---|----------|---------|--------------|--------|
| Factores | Pseudo-F | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Época climática | 1,1312 | 0,3252 | 9958 | 0,3278 |
| Elementos del paisaje | 2,606 | 0,015 | 9921 | 0,0197 |
| Elemento del paisaje x Época | 1,6658 | 0,1757 | 9951 | 0,1761 |
| Prueba pareada x Elementos del paisaje | | | | |
| Grupos | t | P(perm) | Unique perms | P(MC) |
| Bosque, Palma | 1,0042 | 0,3826 | 9937 | 0,3851 |
| Bosque, Eucalipto | 1,9162 | 0,0123 | 8516 | 0,0265 |
| Bosque, Pastizal | 1,1846 | 0,2276 | 7329 | 0,2545 |
| Palma, Eucalipto | 2,6077 | 0,0406 | 81 | 0,022 |
| Palma, Pastizal | 1,2247 | 0,3053 | 20 | 0,2834 |

CAPITULO III

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

Respuesta de los ensamblajes de anuros, lagartos y serpientes a la transformación de las coberturas vegetales por paisajes rurales.

El paisaje rural de la cuenca del río Cesar tiene heterogeneidad de cambios producto de la implementación de diversos sistemas productivos que datan desde finales del siglo (Márquez, 2001). Actualmente el paisaje rural del área de estudio, ha sido moldeado por la intensificación y extensión de las actividades agrícolas. Los cuales han producido fuertes cambios en la cobertura y uso del suelo, encontrándose como principales elementos de este paisaje los pastizales para ganadería, cultivos de palma africana, bosques ralos, cultivos de arroz y otros tipos de cultivos (Carvajal-Cogollo, 2014). Esta dinámica de transformación y pérdida de las coberturas del bosque seco estacional, de la cuenca del río Cesar, según nuestros datos han moldeado patrones diferenciales en estructura y composición de ensamblajes de anuros y lagartos, hecho que ha sido comprobado en otros estudios como los de Carvajal-Cogollo (2014) y Paternina-Hernández (2015) los patrones diferenciales de estructura y composición de los ensamblajes de anuros, lagartos y serpientes (Carvajal-Cogollo, 2014) en el paisaje y determinaron la respuesta de las especies a las condiciones estructurales y ambientales de los sistemas productivos.

El paisaje rural alberga una alta proporción de las especies de anfibios y reptiles, presentes en la cuenca del río Cesar. Estas especies se caracterizan por presentar alta distribución y ocupación de hábitats y características generalistas en cuanto al uso de recursos (Ayala & Castro en prensa, Pérez-Santos & Moreno 1988; Carvajal-Cogollo *et al.*, 2013); sus rasgos de historia natural, les permiten amoldarse a las fluctuaciones ambientales que presenta el paisaje rural, así como a la estacionalidad y a las marcadas oscilaciones climáticas en el bosque seco estacional (Carvajal-Cogollo, 2014). La alta proporción de especies generalistas se refleja en la tendencia uniforme en la distribución de los grupos ecológicos en el paisaje.

Los patrones de riqueza, abundancia y composición de especies y de grupos ecológicos de los ensamblajes de anuros, lagartos y serpientes en el paisaje rural, es una respuesta diferencial de las especies a las características ambientales y estructurales de cada elemento del paisaje, que no tiene una asociación directa con el gradiente de simplificación de la vegetación. La posible asociación de

la estructura de los ensamblajes con los diferentes elementos del paisaje, se relaciona con la calidad del hábitat que presenta uno de estos ambientes. Se ha identificado que las características del medio (temperatura, humedad y estructura de la vegetación), influyen positiva o negativamente sobre el uso que hace la fauna de los hábitats (Heatwole, 1977) y esta estrechamente relacionada con la calidad del hábitat. La calidad del ambiente es una medida de la importancia de los tipos de hábitat en el mantenimiento de una especie en particular (Van Home, 1983). Se ha documentado que los patrones de riqueza y abundancia de los ensamblajes de anfibios y reptiles depende de las características de la estructura vegetal (cobertura arbórea, herbácea espaciado y densidad), estabilidad ambiental en los hábitats y la cantidad de microhábitats disponibles (Urbina-Cardona *et al.*, 2006), por tanto la simplificación en la estructura de la vegetación puede generar cambios en la composición de especies, la dominancia y en la diversidad (Urbina-Cardona & Londoño-M., 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2008; Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009; Medina-Rangel, 2011). Sin embargo nuestros resultados muestran que la riqueza, abundancia, composición de especies de ranas.

Los ensamblajes de anuros, lagartos y serpientes y reptiles respondieron de manera diferencial a la estacionalidad de las lluvias en el paisaje rural, en el bosque seco estacional. Los anuros fueron el grupo con marcadas diferencias en la riqueza de especies, atribuido a la dependencia hídrica de los modos reproductivos de los anfibios (Duellman & Trueb, 1994), mientras que la poca variación de la riqueza de los lagartos y las serpientes, entre las épocas climáticas, indica que los ensamblajes están conformados por especies capaces de tolerar condiciones ambientales extremas y hacer uso de diversos ambientes (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Medina-Rangel, 2011).

El mosaico de los elementos de bosque, cultivos de palma africana y de arroz, los pastizales y la plantación de eucalipto, son importantes para el mantenimiento de la fauna de anuros, de lagartos y de serpientes en el mosaico de ambientes que persisten en la cuenca del río Cesar, ya que proveen los recursos mínimos necesarios para suplir los requerimientos de las especies. Los niveles de biodiversidad que pueden albergar los paisajes rurales, se debe en gran medida a la heterogeneidad de recursos que presentan estos paisajes (Kindt *et al.*, 2004; Schroth *et al.*, 2004; Bennett *et al.*, 2006). La generación de estrategias y programas para el mantenimiento y aumento en la heterogeneidad y calidad de los elementos del paisaje, es el punto de partida para asegurar la sobrevivencia de los anfibios y reptiles, en paisajes altamente transformados y dependientes de la intensidad de las actividades humanas.

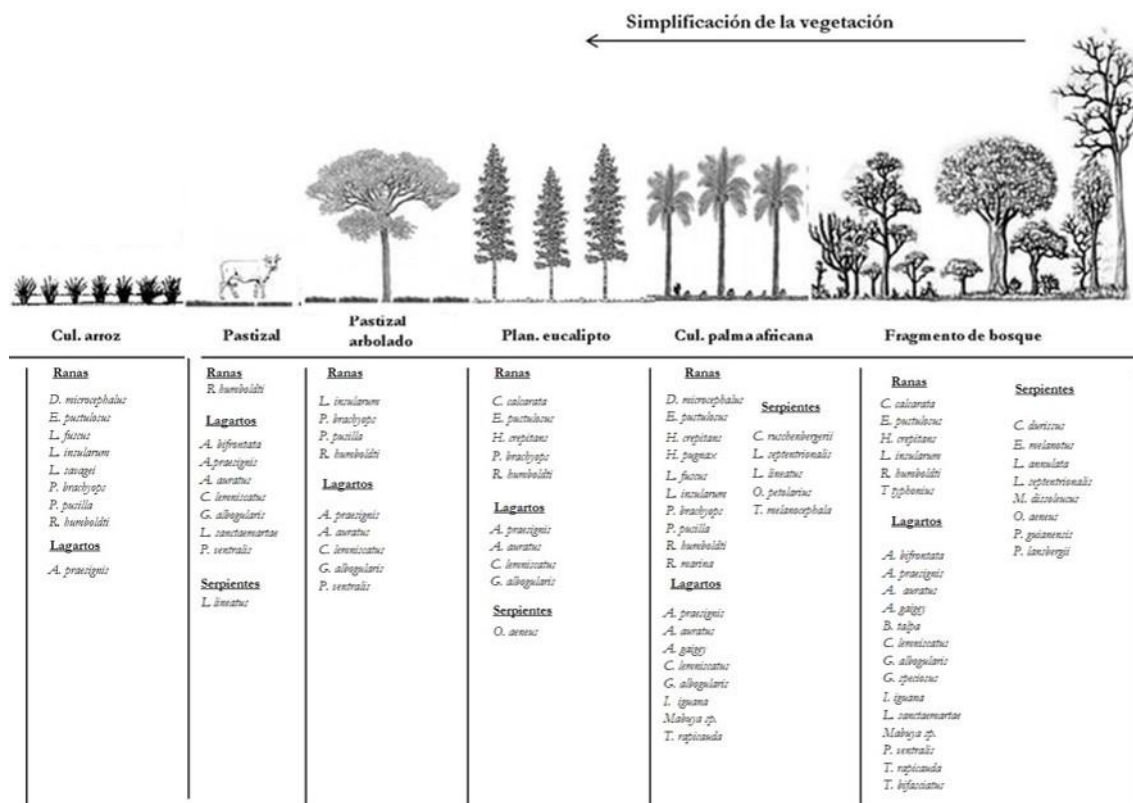


Figura 1. Gradiente de simplificación de la estructura de la vegetación en el paisaje rural de la cuenca del río Cesar.

Literatura citada

Ayala, S. & F. Castro. Inéd. Lagartos de Colombia/ Lizards of Colombia.

Bennett, A.F., J.Q. Radford, & A. Haslem. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133: 250–64.

Caceres-Andrade, S.P. & J.N. Urbina-Cardona. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1):175-194.

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 de doctorado. Universidad Nacional de Colombia- Instituto de Ciencias Naturales. 119 p

Carvajal-Cogollo, J.E., V. Bernal-G., J.O. Rangel-Ch., G. Cárdenas-A., A. Paternina-H., & Y. López. 2013. Colombia Diversidad Biótica- Publicación Especial N°8. La Fauna Silvestre del Cesar. Importancia y Conservación. Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia. ARFO Editores e impresores Ltda. 82 p.

Duellman, W.E., & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Londres.

- Heatwole, H. 1977. Habitat selection in reptiles. *Biology of the Reptilia* 7: 137-155. En Gans, C., & D.W. Tinkle (Eds.). *Ecology and Behavior*. Academic Press New York, New York, USA
- Kindt, R., A.J. Simons, & P. van Damme. 2004. Do farm characteristics explain differences in tree species diversity among West Kenyan farms? *Agroforestry Systems* 63: 63–74.
- Márquez, G. 2001. De la abundancia a la escasez: La transformación de ecosistemas en Colombia. *En* : Palacios, G (ed.), 2001. *La Naturaleza en Disputa*. Universidad Nacional de Colombia. UNIBIBLOS. Bogotá.
- Medina-Rangel, G. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatos, Colombia. *Revista de Biología Tropical*. 59 (2): 935-968
- Paternina – Hernández, A. 2015. Evaluación del efecto de borde sobre la riqueza, la estructura y los grupos ecológicos de anfibios, en fragmentos de bosque tropical seco estacional (Cesar-Colombia). Libro de tesis. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. 84 pp.
- Pérez-Santos & A. Moreno 1988. *Ofidios de Colombia*. Monografía: 517 pp. Torino.
- Schroth, G.A., G.A.B. da Fonseca, C.A. Harvey, C. Gascon, H.L. Vasconcelos, & A.M.N. Izac, ed. 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Washington, DC: Island Press.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz & M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez, & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J.N. & M.C. Londoño. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas. Físicas y Naturales* 27: 105–113.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Londoño-Murcia, & D. García-Ávila. 2008. Dinámica Espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el parque nacional natural Isla Gorgona, pacífico Colombiano. *Caldasia* 30 (2): 4479-493.
- Van Horne, B., 1982. Niches of adult and juvenile deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forest. *Ecology* 6: 92–103.