

**EVALUACIÓN A MÚLTIPLES ESCALAS DE
LOS EFECTOS DE LA TRANSFORMACIÓN
DEL PAISAJE SOBRE LOS ENSAMBLAJES
DE REPTILES EN LOCALIDADES DE LA
REGIÓN CARIBE COLOMBIANA**

Juan Emiro Carvajal-Cogollo
Código 190890



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

Bogotá, 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 para optar al título de Doctor en Ciencias Biología-Línea
Biodiversidad y Conservación

Juan Emiro Carvajal-Cogollo
Código 190890

Directores:

Dr. J. Orlando Rangel-Ch
Universidad Nacional de Colombia
Dr. José Nicolas Urbina-Cardona
Dr. Jairo Pérez-Torres
Pontificia Universidad Javeriana



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

Bogotá, 2014

AGRADECIMIENTOS

No es un camino fácil la realización de una tesis doctoral y esta por supuesto no es la excepción. Un gran número de personas me han ayudado y acompañado en este camino interesante y desafiante.

Primero a mi director, mi maestro J. Orlando Rangel-Ch, por sus enseñanzas, su apoyo, su colaboración, en los últimos nueve años. Por permitirme aprender de su amplia experiencia investigativa, de hacer investigación a su lado y de desarrollar mi propia línea de investigación dentro del grupo.

A J. Nicolás Urbina y Jairo Pérez, por su apoyo y colaboración constante. Ambos representaron un gran soporte en los últimos años, por poner a mi disposición su vasto conocimiento en ecología y por sus consejos, por las reuniones en la PUJ que siempre fueron enriquecedoras.

A Universidad Nacional de Colombia y CORPOCESAR, por la financiación del proyecto de investigación.

A mi maestra Olga V. Castaño-Mora, por su apoyo, su amistad, sus consejos, por darme la oportunidad de dar mis primeros pasos como docente en la oficina 307, nuestro laboratorio.

Al geógrafo Andrés Felipe Carvajal, por su valiosa ayuda en el tratamiento de la información para el análisis multitemporal, por sus grandes aportes al capítulo 1.

A ingeniero forestal Andrés Avella-Muñoz, por su ayuda, sus comentarios y su disponibilidad para colaborar en el tema de composición florística y estructura de la vegetación.

A Joern Fischer, por su colaboración en el uso de las métricas de anidamiento, a Karen Harper, por facilitarme los scripts para R para el análisis de efecto de Borde (RTEI) y sus comentarios para la aplicación en mis datos, Jonsson Bengt-Gunnar por sus explicaciones y el envío de la hoja de cálculo, con los macro para RANDNESS.

A Vladimir Bernal, Azarys Paternina, Rocio López, Javier Cabrejo, Luis E. Rojas, Johann Cárdenas, Alexander Trujillo, Nadia Torres, Elena Rubio y Alexander Mendoza, por el esfuerzo, la dedicación, la amistad y la compañía en campo; por permitirme enseñarles y recíprocamente aprender de ellos. Por soportar aquellos días de Bijagual y Barlovento.

A Gladys Cárdenas, Rafael Moreno y Guido Medina, mis amigos y compañeros de grupo, por las conversaciones diarias en los últimos siete años, por los comentarios a mi investigación que si lugar a dudas fueron muy enriquecedores.

A Rosa y Julio en Bijagual, a María y Luis en el Jabo, a Juana en Las Carolas, A Kenny, a Iván, a Modesto en Potrerillo (El Higuito), Alba Luque en Río de Janeiro, por los gratos momentos, por su hospitalidad, por su amabilidad, por convertirse en nuestras familias durante la fase de campo.

A Irina por su apoyo y compañía siempre. A David y a Adriana por su compañía, por todas las pausas activas cerca a Girón.

A Henry Arellano, Denisse Cortés, Mary Berdugo, Yennifer García, Monica Parra, Alexander Chaves, por todo estos años de trabajo en el grupo de investigación Biodiversidad y Conservación.

Al Instituto de Ciencias Naturales y su cuerpo de profesores, por contribuir de una u otra forma a mi formación profesional.

A mamá y papá

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	12
INTRODUCCION GENERAL	13
LITERATURA CITADA.....	16
MARCO TEÓRICO	18
PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT	18
EFECTOS DE MATRIZ.....	19
EFECTO DE BORDE	19
ESTUDIOS EN FRAGMENTACIÓN, PÉRDIDA DE HÁBITAT Y EFECTO DE BORDE EN REPTILES	21
OBJETIVOS	23
CAPÍTULO I. ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984-2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA)	24
RESUMEN	25
INTRODUCCIÓN	25
MÉTODOS	27
Área de estudio	27
Detección de cambios y clasificación de las coberturas vegetales y no vegetales.....	28
RESULTADOS.....	30
Análisis de pérdidas y ganancias por tipo de cobertura 1984-2013.....	30
DISCUSIÓN	38
El paisaje actual del bosque seco tropical en el norte de la región Caribe: reflejo de procesos históricos y modelos económicos regionales	38
Procesos conductores de cambios en las coberturas actuales (1984-2013).....	39
Patrones de transformación	40
CONCLUSIONES.....	41
LITERATURA CITADA.....	42
CAPÍTULO II. RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS	47
RESUMEN	48
INTRODUCCIÓN	48
MATERIALES Y MÉTODOS.....	50
Área de estudio	50
Protocolo de muestreos.....	51
Fase de laboratorio.....	52
Análisis de datos	52
Análisis estructurales y composicionales.....	52
Relación especie/área y especie/forma.....	54
Análisis de influencia del borde	55
RESULTADOS.....	56
Composición florística	56
Estructura y fisionomía de la vegetación.....	59
VARIACIÓN DE LA COBERTURA POR TIPO DE ESTRATO – INFLUENCIA DEL BORDE	63
DISCUSIÓN	64
<i>Relación de la riqueza y la composición florística y el área de los fragmentos</i>	64
<i>Estructura de la vegetación y efecto de borde en los bosques secos estacionales</i>	65
<i>Conservación de los fragmentos de bosque seco tropical estacional</i>	67
LITERATURA CITADA.....	68

CAPÍTULO III.ENSAMBLAJE DE REPTILES EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: PATRONES DE COEXISTENCIA Y DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES	76
RESUMEN	77
INTRODUCCIÓN	77
MATERIALES Y MÉTODOS	79
Área de estudio y métodos de campo	79
Análisis de datos	79
Anidamiento	79
Coexistencia.....	81
RESULTADOS.....	82
Patrones de anidamiento a través de escalas espaciales en el bosque seco estacional	84
Patrones de coexistencia de las especies de reptiles	86
DISCUSIÓN	89
Patrones de riqueza, de composición y de anidamiento de especies	89
Patrones de coexistencia de la especies	91
LITERATURA CITADA	92
CAPÍTULO IV.DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL BORDE EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: EFECTOS SOBRE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DE REPTILES.....	96
RESUMEN	97
INTRODUCCIÓN	97
MATERIALES Y MÉTODOS	99
Área de estudio	99
Recolección de datos	100
Muestreos y diseño de la investigación.....	100
Medición de variables	102
Análisis de datos	102
RESULTADOS.....	105
Estructura del ensamblaje a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior.....	106
Variación de la abundancia de los reptiles por tipo de hábitat – Influencia del borde.....	108
Dinámica temporal de la riqueza en el gradiente Pastizal-Borde-Interior	108
Relaciones entre la composición y la estructura de reptiles con las variables ambientales	110
DISCUSIÓN	112
Variabilidad ambiental vs. Especies de reptiles	112
Reptiles alargo del gradiente interior pastos de borde del bosque	112
LITERATURA CITADA.....	114
DISCUSIÓN GENERAL.....	¡Error! Marcador no definido.

Lista de Tablas

CAPÍTULO I. ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984-2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA).....	24
Tabla 1. Análisis multitemporal de cambios en el uso y cobertura del suelo en los años 1984-1998-2013, en tres sectores de bosque seco estacional del valle del río Cesar, al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar.	30
Tabla 2. Cambio neto por tipo de cobertura a escala multitemporal 1984-1998-2013, en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. Los valores negativos indican pérdida de cobertura en ha.	31
CAPÍTULO II. RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS.....	47
Tabla 1. Arreglo general de la vegetación de seis fragmentos de bosque seco tropical estacional al norte de la región Caribe de Colombia. El arreglo de los grupos, se describe con base en la composición florística, en las especies características y en atributos como cobertura relativa de las especies (Rangel & Velásquez, 1997; Avella & Rangel 2012).	57
Tabla 2. Parámetros estructurales estimados en levantamientos de vegetación en fragmentos grandes y pequeños y en los hábitats de borde e interior al norte de la región Caribe de Colombia. Los valores medios fueron obtenidos de los seis levantamientos de vegetación que se hicieron en cada categoría de tamaño.	62
CAPÍTULO III. ENSAMBLAJE DE REPTILES EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: PATRONES DE COEXISTENCIA Y DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES	76
Tabla 1. Riqueza y anidamiento individual de especies por tipo de coberturas al norte de la región Caribe de Colombia. BG = Bosques Grandes, BP = Bosques Pequeños, P = Pastizales, Eu= Plantación de Eucalipto, Pa = Cultivo de Palma Africana, An = Temperatura de anidamiento individual	82
Tabla 2. Regresión múltiple de la riqueza de especies por área, forma y distancia a los bosques húmedos más cercanos (se muestra el coeficiente de correlación parcial). Los valores en negrita indican las variables significativas al 95%.	84
Tabla 3. Prueba de anidamiento con matrices de sitio/especie. Las matrices fueron ordenadas por riqueza de especies, y por tamaño de los fragmentos y se incluyeron matrices que agrupaban las coberturas más representativas del área de estudio, con 1000 simulaciones con el modelo nulo RANDNEST (ver métodos). La distribución de las discrepancias se aplicó a la prueba de anidamiento por riqueza de especies así como por tamaño y complejidad de los sitios. Los valores negativos de los Z-Score muestran un anidamiento significativo al 95% (Ulrich 2008).	84
Tabla 4. Coexistencia de especies en áreas boscosas de diferente tamaño en el Norte de la región Caribe de Colombia. Arriba se muestra la coexistencia de lagartos y abajo la coexistencia de serpientes. El significado de la abreviatura de la especie se encuentra en la Tabla 1.	87
Tabla 5. Valores de las medidas de coexistencia de especies en áreas boscosas de diferente tamaño en el Norte de la región Caribe de Colombia. C obs = valores métricos observados, C Sim = Valores simulados, DV = Desviación estándar, Z = Z-Score. Los valores negativos de los Z-Score muestran significancia estadística.	88

CAPÍTULO IV. DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL BORDE EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: EFECTOS SOBRE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DE REPTILES..... 96

Tabla 1. Riqueza, composición y estructura del ensamblaje de reptiles por época climática, por tamaño de fragmento y por tipo hábitat en el bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. * Se incluye en el grupo de los lagartos una especie de anfisbaenido. 105

Tabla 2. Comparación por pares (Pairwise) entre factores y sus interacciones para lagartos y serpientes en el bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. Los factores y sus grupos que no se aparecen para lagartos y/o serpientes no mostraron diferencias estadísticamente significativas. En negrita están resaltados los pares significativos 107

Tabla 3. Modelo de regresión de mínimos cuadrados ordinarios 110

Lista de Figuras

Figura 1. Estructura del documento de tesis 16

CAPÍTULO I. ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984-2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA)..... 24

Figura 1. Área de estudio. Localización de los sectores seleccionados en el sur, centro y norte del valle del río Cesar, Colombia. 29

Figura 2. Evolución de los porcentajes de cobertura boscosa en los sectores Sur, Centro y Norte del valle del río Cesar, Colombia. 31

Figura 3. Pérdidas y ganancias por tipo de cobertura en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. El análisis en dos intervalos de tiempo entre 1984-1998 (a la izquierda) y 1998-2013 (a la derecha). A y B, Zona Norte, C y D, zona Centro y E y F, zona sur 33

Figura 4. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Norte, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CuA cultivo de arroz, CP cultivo de palma, P pastizal, PA pastizal con árboles, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas 34

Figura 5. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Centro, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CP cultivo de palma, P pastizal, PA pastizal con árboles, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas 35

Figura 6. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Sur, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CP cultivo de palma, P pastizal, PA pastizal con árboles, VA vegetación acuática, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas 36

Figura 7. Cambios multitemporales en las coberturas y usos del suelo en tres sectores de bosque seco estacional en la cuenca del río Cesar, al norte de la región Caribe de Colombia..... 37

CAPÍTULO II. RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS..... 47

Figura 1. Área de estudio en el departamento del Cesar. En el Norte, fragmentos pequeños en localidades del municipio de Valledupar (Hacienda Río de Janeiro), en el Centro, un fragmento grande en el municipio de Agustín Codazzi y al Sur dos fragmentos grandes en el municipio de Chiriguana 51

Figura 2. Ordenación de la composición florística en los fragmentos estudiados basados en un análisis de perfil de similitud (SIMPROF). Las abundancias de las especies fueron transformadas con raíz cuadrada y se usó la distancia de Bray Curtis. Comunidad vegetal 1. ▲ 466 ha, ▼ 901 ha; Comunidad vegetal 2 + 541 ha; Comunidad vegetal 3 ■ 46 ha, ◆ 69 ha, ● 41 ha. 58

Figura 3. Relación entre la riqueza total de especies arbóreas y el área de los fragmentos (Izquierda, $R = 0,001$, $P = 0,995$) y con la forma de los fragmentos (derecha, $R = 0,003$, $P = 0,920$). Los valores de riqueza, área y forma fueron transformados con \log_{10} 58

Figura 4. Diagrama estructural de los fragmentos grande y pequeño en el norte de la región Caribe de Colombia. Ai = arbóreo inferior; Ar = arbolitos; ar = arbustivo. 60

Figura 5. Diagrama estructural de los hábitats de Borde e Interior en tres comunidades vegetales en el norte de la región Caribe de Colombia. Ai = arbóreo inferior; Ar = arbolitos; ar = arbustivo. 61

Figura 6. Diagramas estructurales del IVI por tipo de hábitat en fragmentos de bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. A-C Comunidad vegetal 3; D Comunidad vegetal 2 y E-F comunidad vegetal 1. 62

Figura 7. Variación de la magnitud de influencia del borde para las tres comunidades vegetales estudiadas para la cobertura relativa de los estratos herbáceo, arbustivo, arbolitos y arbóreo inferior. *Rombos* representan la comunidad vegetal 1, *cuadrados* a la comunidad vegetal 2 y *triángulos* a la comunidad vegetal 3. 63

CAPÍTULO III. ENSAMBLAJE DE REPTILES EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: PATRONES DE COEXISTENCIA Y DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES 76

Figura 1. Valores medios, máximos y mínimos de temperatura de anidamiento del ensamblaje de reptiles, de serpientes y de lagartos. Para los lagartos los Z-Score presentan P-valor menores al 0.05% ($P > 0,05$). Las temperaturas de anidamiento entre 19 y 25 para el ensamblaje, 5-13 para lagartos y 32 y 52 para serpientes. 85

Figura 2. Matrices de presencia/ausencia, sitio/especies organizadas por riqueza de especies. A. Ensamblaje de reptiles, B. Lagartos, C. Serpientes. Los cuadros negros indican presencia y los blancos indican ausencia. La matriz organizada por riqueza de especies de lagartos (B), presenta anidamiento significativo ($P = 0,05$) y la organizada del ensamblaje en general y de serpientes no presenta anidamiento significativo ($P > 0,05$). 86

Figura 3. Incidencia de especies en fragmentos de bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. El código de las especies se puede está en la tabla 1. 87

CAPÍTULO IV. DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL BORDE EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: EFECTOS SOBRE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DE REPTILES..... 96

Figura 1. Promedio mensual de lluvias en el área de estudio. Las barras negras representan el promedio de precipitación en el periodo comprendido entre 1993-2012; las barras blancas representan los valores mensuales de lluvias para el año 2011 y las barras grises representan los valores mensuales de lluvias para el año 2012. La línea sólida indica el promedio mensual para el año 2013. Las flechas indican los meses en que se realizaron los muestreos. 101

Figura 2. Área de estudio. Se muestra la disposición y las distancias de los transectos de 100 x 2 m a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior dentro de un fragmento de bosque 102

Figura 3. Composición y riqueza de reptiles en la época seca y de lluvias en el bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. Los perfiles de vegetación fueron modificados de Rojas et al. (en prensa). 107

Figura 4. Variación de la magnitud de influencia del borde para las especies que presentaron mayores abundancias en el área de estudio. A. Época de lluvias, B. Época Seca. ◆ = Fragmento de 41 ha, □ = Fragmento de 46 ha, △ = Fragmento de 69 ha, × = Fragmento de 466 ha, ✱ = Fragmento de 541 ha, ○ = Fragmento de 901 ha. 108

Figura 5. Variación de la riqueza, a través del tiempo, en el gradiente pastizal-borde-interior, de fragmentos grandes y pequeños al norte de la región Caribe de Colombia. — Borde de fragmentos grandes, — Borde de

fragmentos pequeños, — Interior de fragmentos grandes, — Interior de fragmentos pequeños, — Pastizal de fragmentos grandes, — Pastizal de fragmentos pequeños 109

Figura 6. Heterogeneidad de los valores de riqueza entre y dentro de cada una de las temporadas analizadas en la serie temporal en el gradiente pastizal-borde-interior, de fragmentos grandes y pequeños al norte de la región Caribe de Colombia. 109

Figura 7. Análisis dbRDA de la estructura del ensamblaje de reptiles a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior. A la izquierda el análisis para los lagartos y a la derecha el análisis para las serpientes. Triángulos verdes = hábitat de pastizal, triángulos azules = hábitat de borde y cuadrados = hábitat de interior. 111

Lista de Anexos

CAPÍTULO I. ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984-2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA)..... 24

Anexo 1. Contribución en hectáreas al cambio neto por tipo de cobertura en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. El análisis en dos intervalos de tiempo entre 1984-1998 y 1998-2013. La lectura de la tabla se debe realizar en sentido vertical.....45

CAPÍTULO II. RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS..... 47

Anexo 1. Cálculos de la Influencia del Borde (Distancia de influencia del borde, Magnitud de la influencia Significancia de influencia del borde). VMD Valor Medio de la Distancia, MEI Magnitud de Influencia del Borde, * Significancia de una cola para que la distancia fuera significativamente menor que el interior, ** Significancia de una cola para que sea más alta que el interior, *** Significancia de dos colas. Los datos fueron calculados usando el scrip para R creado por Dodonov (2011).....72

Anexo 2. Principales aspectos estructurales de la vegetación en fragmentos de bosques seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia.....73

RESUMEN

Se evaluaron los efectos de la transformación del paisaje sobre los reptiles en bosques secos estacionales en la región Caribe colombiana. El trabajo de campo se realizó entre marzo de 2011 y junio de 2012. Mediante imágenes Landsat 5 TM y 7 ETM, se evaluó las dinámicas de cambio de usos del suelo entre 1984 y 2013, para caracterizar la estructura de la vegetación se escogieron seis fragmentos de bosques de diferente tamaño (grandes y pequeños), se hicieron seis levantamientos de vegetación en el borde y seis en el interior; se realizaron muestreos estandarizados de reptiles en los fragmentos de bosques y en sistemas productivos para determinar la presencia o ausencia de anidamiento y patrones de coexistencia y por último se evaluó el efecto de borde sobre la diversidad de reptiles mediante el establecimiento de 21 conjuntos de 15 transectos lineales en el gradiente Pastizal-Borde-Interior en los fragmentos escogidos. Se evidenció una reducción de las áreas boscosas y un aumento de sistemas productivos y también la recuperación de áreas intervenidas hacia coberturas boscosas. Las perturbaciones históricas serían responsables de los patrones de riqueza y estructura de la vegetación actual, más que el área y la forma de los fragmentos. No se detectó efecto de borde sobre la composición y la estructura de la vegetación. La fauna de reptiles no se relacionó con la estructura de la vegetación. El ensamblaje presentó un alto grado de ocupación y alta distribución entre los tipos de cobertura. Los lagartos presentaron un patrón de distribución anidado y una alta coexistencia de especies. El efecto de borde, se detectó principalmente sobre la abundancia de las especies, con variaciones entre el pastizal, el borde y el interior y entre las épocas climáticas.

PALABRAS CLAVE: Configuración del paisaje, pérdida de coberturas, estructura de la vegetación, anidamiento, coexistencia, efecto de borde

ABSTRACT

We evaluated the effects of the transformation of the landscape on the reptiles in seasonal dry forests in the Colombian Caribbean region. The field work was carried out between March 2011 and June 2012. Using Landsat 5 TM and ETM 7, was evaluated the dynamics of change in land use between 1984 and 2013; to characterize the structure of the vegetation were chosen six forest fragments of different size (large and small), there were six uprisings of vegetation at the edge and six in the interior; standardized reptiles samplings were carried out in the forest fragments and in production systems to determine the presence or absence of nesting and patterns of coexistence and finally evaluated the edge effect on the diversity of reptiles with 21

sets of 15 linear transects in the gradient Pasture-Edge-Interior in selected fragments. We observed a reduction of the forested areas and an increase in productive systems and also the recovery of areas intervened toward forest coverage. Historical perturbations would be responsible for the patterns of richness and structure of the current vegetation, more than the area and shape of fragments. No detected edge effect on the composition and structure of vegetation. Fauna of reptiles is not related to the structure of the vegetation. The Assembly presented a high degree of occupation and high distribution among the types of coverage. The lizards were presented a nested pattern of distribution and a high coexistence of species. The edge effect is found mainly on the abundance of species, with variations in the gradient Pasture-Edge-Interior and between the climatic seasons.

KEY WORDS: Configuration of the landscape, loss of coverage, vegetation structure, nesting, coexistence, edge effect.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La rápida extensión de las actividades humanas a lo largo del planeta, han transformado bloques originales de gran extensión de ecosistemas naturales en numerosos fragmentos, evento que se ha calificado como el factor más importante que provoca la extinción masiva y acelerada de especies y pone en riesgo la funcionalidad y estabilidad de todos los ecosistemas del globo (Ehrlich & Ehrlich 1981).

Colombia posee un área es de 1.141.748 km², en la porción continental hay cinco grandes regiones naturales que albergan una gran diversidad de formaciones vegetales que desde las tierras bajas, hasta las cumbres de las montañas incluyen herbazales, matorrales, bosques secos y húmedos, bosques subandinos, altoandinos y los páramos, los manglares y los matorrales xerofíticos desde los climas áridos hasta los pluviales (Rangel & Velásquez 1997). En las últimas décadas se ha documentado una gran pérdida de áreas boscosas, con una historia de transformación que se remonta a las épocas precolombinas, principalmente en la región andina y las planicies con bosque seco tropical en los valles internadinos y la región Caribe (Etter 2006, Sánchez et al. 2012). En el Caribe colombiano se estima que aún persiste el 60.5% de las coberturas de bosques húmedos tropicales en los macizos montañosos de Perijá, Sierra Nevada de Santa Marta, Serranía de San Lucas y en las planicies del sur del departamento de Córdoba. Sin embargo la llanura del Caribe se encuentra transformada casi en su totalidad en

agroecosistemas y son pocas las áreas en la planicie en donde subsisten zonas con algún tipo de vegetación nativa (Rangel-Ch 2007). El cambio de uso del suelo para agricultura y en especial la “vocación ganadera” de sus tierras, declarada por los propietarios, ha causado una grave devastación de los bosques y otros ambientes presentes en la planicie del Caribe como los manglares, humedales y estuarios (Castaño-Mora et al. 2005). La mayor parte del territorio está cubierto por pastos y forrajes, por plantaciones forestales comerciales, por malezas y rastrojos y una pequeña parte del territorio de las tierras bajas del Caribe por bosques naturales secundarios e intervenidos (Rangel 2012).

En las últimas décadas los estudios sobre los efectos de la fragmentación del hábitat, entendida como el paso de extensas áreas de hábitat natural a un gran número de pequeños parches aislados por una matriz que presenta gran extensión en el paisaje (Wilcove et al. 1986, Saunders et al. 1991, Fahrig 2003), se han enfocado prioritariamente en el grupo de las aves, mamíferos y recientemente los anfibios (Gardner et al. 2007). Los reptiles son el grupo de vertebrados terrestres más pobremente estudiado a pesar de que sus poblaciones presentan un declive a nivel global (Gibbons et al. 2000, Gardner et al. 2007).

Debido al tipo de vida críptico y solitario, los reptiles no presentan un comportamiento de agregación para la reproducción, siendo uno de los grupos de vertebrados más difíciles de estudiar (Gardner et al. 2007). Existen pocos trabajos y se desconoce la respuesta de los reptiles a los efectos de borde y a la pérdida de hábitat en los fragmentos remanentes, principalmente en los bosques secos estacionales (incluyendo a Colombia). En los trópicos los estudios a este respecto se han realizado principalmente en bosque húmedo, en las tierras bajas y de montaña (Gambold & Woinarski 1993, Schlaepfer & Gavin 2001, Lehtinen et al. 2003, Urbina & Londoño 2003, Bragg et al. 2005, Bell & Donnelly 2006, Urbina-Cardona et al. 2006, Urbina-Cardona et al. 2012, Moreno-Arias & Urbina-Cardona 2013).

En las tierras bajas (< 1000 m de altitud), en las zonas de transición entre los bosques húmedos y los bosques secos, se cuenta con los trabajos de Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (2008) y Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona (En Prensa). En los bosques secos estacionales, se han desarrollado investigaciones que relacionan los efectos de la deforestación con la diversidad de reptiles (México Suazo-Ortuño et al. 2008, Calderón-Mandujano et al. 2008) y en localidades del Caribe colombiano (Carvajal-Cogollo et al. 2007, Medina-Rangel 2011, Medina-Rangel 2012). Dada la elevada tasa de fragmentación y de pérdida de cobertura de bosque seco estacional en

Colombia, el alto grado de vulnerabilidad y la formación de bordes en este tipo de bosques (IAVH 1998, Rangel-Ch 2012), el estudio de efectos de la transformación del paisaje, sobre los patrones de distribución, riqueza, estructura, composición y grupos ecológicos de la comunidad de reptiles es una línea de investigación prioritaria para el país.

A lo largo de la presente Tesis Doctoral, se evalúan principalmente los efectos de la transformación del paisaje sobre los reptiles en bosques secos estacionales, al norte de la región Caribe de Colombia. Los patrones de distribución y de diversidad de los reptiles, se analizaron desde la escala de paisaje hasta la escala de hábitats y microhábitats. Inicialmente se evaluó en una serie de tiempo la dinámica del cambio de coberturas de los fragmentos estudiados y se analizó la respuesta de la flora y vegetación al efecto de borde y al tamaño de los fragmentos, para entender patrones posteriores en la comunidad de reptiles.

En la figura 1, se muestra la estructura general del trabajo:

El capítulo I, describe la transición multitemporal de los cambios en las diferentes tipos de coberturas y usos del suelo en las ventanas que conforman el área de estudio

El capítulo II, evalúa los efectos de los bordes y el tamaño de los fragmentos sobre la composición florística y la estructura de la vegetación.

El capítulo III, examina los patrones de anidamiento y de coocurrencia de los reptiles en fragmentos de diferente tamaño y en general en diferentes tipos de coberturas presentes en el área de estudio. Se discute sobre los mecanismos de estructuración de la comunidad de reptiles del bosque seco estación y su relación con la cercanía a los bosques húmedos aledaños.

El capítulo IV, se evalúa la dinámica espacio temporal de la comunidad de reptiles en un gradiente ambiental de pastizal-borde-interior. Se explora la asociación de variables ambientales con la diversidad por cada tipo de hábitat, se discute sobre las variaciones en la autoecología de las especies en las diferentes épocas climáticas del área de estudio.

El capítulo V, es una discusión general sobre la transformación del paisaje y sus efectos generales sobre los reptiles, se hacen apreciaciones generales de las diferentes vías que puede tener las respuestas de las especies a la transformación de formaciones vegetales estructuralmente diferentes (ej. bosques húmedos vs. bosques secos). Se definen recomendaciones para la conservación de los bosques y de los reptiles en el área de estudio.

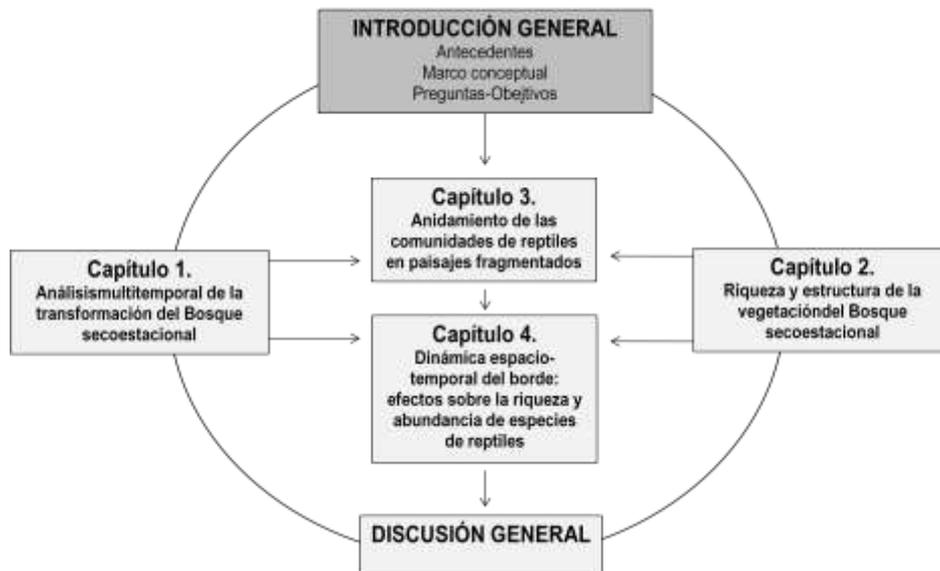


Figura 1. Estructura del documento de tesis

LITERATURA CITADA

Bragg, J.G., J. E. Taylor & B. J. Fox. 2005. Distributions of lizard species across edges delimiting open-forest and sand-mined areas. *Austral Ecology* 30: 188–200.

Calderón-Mandujano, R. R., C. Galindo-Leal & J. R. Cedeño-Vázquez. 2008. Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 24(1): 95-114

Carvajal-Cogollo, J.E., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo & J.N. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de Áreas Asociadas a Humedales de la Planicie del Departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 29: 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.

Castaño-Mora, O.V., G. Cárdenas-Arévalo & N. Gallego-García. 2005. Uso actual y potencial de la fauna silvestre en la ciénaga Grande del Bajo Sinú. Informe final. Convenio No. 28, Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales – Corporación Autónoma Regional de los Valles del Sinú y San Jorge CVS. Bogotá, Colombia. 72 p.

Ehrlich, P. R. & A. H. Ehrlich. 1981. Extinction: The causes and consequences of the disappearance of species. Random house, New York.

Etter, A. & W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29: 432–439.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 487-515.

Gambold, N. & J. C. Woinarski. 1993. Distributional patterns of herpetofauna in monsoon rainforests of the Northern Territory, Australia. *Aust. J. Ecol.*, 18, 431-449.

Gardner, T. A., J. Barlow & C. A. Peres. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*.

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.

IAVH-Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 1998. Bosque seco Tropical (Bs-T) en Colombia. Programa de inventario de la Biodiversidad, Grupo de exploraciones y monitoreo ambiental GEMA. Pp. 24.

Lehtinen, R.J., J. B. Ramanamanjato & J. G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 12: 1357–1370.

Medina-Rangel, G. F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Rev. biol. trop* [online]. 2011, vol.59, n.2, pp. 935-968. ISSN 0034-7744.

Medina-Rangel, G. F. 2012. Cambio Estacional en el uso de los recursos de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar (Colombia). *Caldasia* 35(1):103-122

Moreno-Arias, R. & Urbina-Cardona N. 2013. Population Dynamics of the andean lizard *Anolis heterodermus*: fast-slow demographic strategies in fragmented scrubland landscapes. *Biotropica* 45 (2): 253-261pp

Rangel-Ch, J.O. 2007. Deforestación-Agotamiento del capital natural en Colombia. Pasado y Presente. XVII Congreso Venezolano de Botánica. Maracaibo.

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 region Caribe de Colombia. Bogota: Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp.

Rangel-Ch, J.O., & A. Velázquez, 1997. Métodos de estudio de la vegetación. 59-87 pp. En Rangel-Ch, O, P. D. Lowy-C y M. Aguilar-P. (Eds). Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente.

Sánchez-Cuervo, A.M., T.Aide, C. Mitchell, L.Matthew & A. Etter. 2012. Land Cover Change in Colombia: Surprising Forest Recovery Trends between 2001 and 2010. *PLoS ONE* 7(8): e43943.

Saunders, D., R. Hobbs & C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*. 5: 18-32.

Schlaepfer, M. & T. Gavin. 2000. Edge Effects on Lizards and Frogs in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology*. 15: 1079-1090.

Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Diaz, J. & Martinez-Ramos, M. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.

Urbina, J. N. & M. C. Londoño. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la isla de Gorgona, Pacífico colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 102: 105-113.

Urbina-Cardona, J.N., V.H. Reynoso & R. Dirzo. 2012. Spatio-temporal variation in edge effects on the herpetofauna of a Mexican tropical rain forest. In: Bezerra, A.D. and Ferreria, T.S. (eds.). *Evergreens: Types, Ecology and Conservation*. Nova Science Publishers, Inc., NY – USA. ISBN: 978-1-61942-177-6

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

MARCO TEÓRICO

PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT

Debido a la elevada tasa con la que se extiende la frontera agrícola y ganadera, la consecuente reducción que se genera en los hábitats naturales disponibles para organismos silvestres (Paoletti et al. 1992) y la pérdida de calidad de hábitat (Urbina-Cardona et al. 2006), el proceso de la fragmentación es una de las principales amenazas contemporáneas para la diversidad de las especies (Saunders et al. 1991, Dirzo 2001). La fragmentación de hábitat es definida como un proceso que resulta en la transformación de extensas secciones de vegetación nativa, en pequeños parches de hábitat de composición heterogénea, aislados uno del otro por una matriz de hábitat diferente al original (Wilcove et al. 1986, Reed et al. 1996, Fahrig 2003). La fragmentación además de la pérdida de especies en los fragmentos, involucra efectos del borde y de la matriz, que determinan la manera como el fragmento evoluciona luego de la perturbación (Gascon & Lovejoy 1998). Estos efectos (de matriz y borde) pueden ser atribuidos a cambios en los patrones de hábitat y de manera independiente, a la pérdida de hábitat, implicando cuatro efectos (Fahrig 2003): 1) disminución de la cantidad de hábitat; 2) reducción del área en estos parches; 3) incremento en el número de parches de hábitat original; y, 4) aumento en el aislamiento.

El grado de aislamiento y el tamaño del fragmento influyen en la magnitud de los cambios en la composición de las comunidades y los procesos ecológicos que ocurren al interior de los parches (Collinge 1996, Gascon et al.1999). En la actualidad los hábitats de origen humano se encuentran ampliamente distribuidos en el paisaje y pueden llegar a convertirse en una barrera para la dispersión de animales y plantas (Hunter 1996).

EFFECTOS DE MATRIZ

La matriz es considerada como el hábitat que ocupa la mayor extensión en el paisaje y que para el caso del sistema en estudio es el potrero. Este hábitat presenta alta perturbación antropogénica (Joly et al.2001) y afecta la dinámica temporal y espacial de los fragmentos por dos razones principales: primero puede actuar como un filtro selectivo del movimiento de las especies a través del paisaje y segundo la matriz puede ejercer una fuerte influencia en la dinámica de la comunidad al interior de los remanentes (Laurance 1990, Gascon et al.1999, Laurence et al.2002).

Según Fabricius et al.(2003) el impacto de cambio del uso del suelo en reptiles no sigue el patrón observado en otros grupos como en las plantas y en los insectos. Pero de manera general las especies de reptiles que toleran o hacen uso de la matriz, tienden a ser menos vulnerables a la fragmentación que aquellas que la evitan (Lehtinen et al.2003). En bosques tropicales Urbina-Cardona y Londoño (2003) determinaron que las especies de reptiles asociadas a áreas abiertas están fuertemente influenciadas por la temperatura del microhábitat. A su vez, Urbina-Cardona *et al.* (2006) encontraron que el número de especies esperadas en el potrero puede ser menor que el de los hábitat de bosque tropical a causa de las condiciones microclimáticas extremas y la estructura vegetal simple que presentan los pastizales. Sin embargo, en bosques secos Suazo-Ortuño et al.(2008) encontraron que los lagartos presentan mayor abundancia y riqueza en bosques perturbados, debido posiblemente a incremento en la disponibilidad de alimento y de lugares para termoregular. Los efectos de la matriz se extienden incluso hasta los bosques remanentes. Debido a la invasión del fragmento por las especies de reptiles asociadas a la matriz, ésta ejerce una fuerte influencia en las dinámicas de la fauna del bosque remanente (Sartorius et al.1999, Urbina-Cardona et al.2006). La estructura vegetal de la matriz puede determinar la influencia y profundidad de los efectos microambientales del borde en los fragmentos remanentes (Mesquita et al. 1999, Gascon et al.1999).

EFFECTO DE BORDE

El efecto de borde es el resultado de la interacción entre distintos tipos de vegetación, de ecosistemas o diferentes clases de uso de suelo que generan una transición abrupta también

conocida como interfase, borde o ecotono (Murcia 1995, Ries et al.2004, Harper et al.2005). Los ecotonos pueden ser definidos como áreas de transición a lo largo de un gradiente ambiental (e. g. el potrero-borde-interior), donde el ambiente rápidamente cambia de un tipo a otro basado en factores abióticos (e. g. climáticos) y/o bióticos, es así como muchos estudios de efecto de borde se enfocan en la escala local, dando origen a un caso especial de estudio de los ecotonos (Kark & van Rensburg 2006).

Los bordes entre los fragmentos son por lo general distintos ecológicamente del interior de los parches y comprender como se dan los cambios en los modelos ecológicos cerca del borde, es esencial para vislumbrar la dinámica a escala de paisaje (Ries et al.2004). Los bordes de bosque son cada vez más abundantes en los paisajes naturales a causa de la pérdida de bosques por actividad humana, consecuentemente grandes porciones de hábitat experimentan la influencia de los bordes (Harper et al.2005).

Murcia (1995) describió tres niveles a los que el efecto de borde opera: 1. Efectos abióticos que covarían con la cercanía a una matriz estructuralmente diferente como el potrero, para el caso de la herpetofauna factores tales como las altas temperaturas y baja humedad en los pastizales limitan la distribución del grupo en este hábitat (Schlaepfer & Gavin 2000, Toral-C et al.2001, Urbina-Cardona et al. 2006); 2. Efectos biológicos directos que incluyen cambios en la abundancia y distribución de las especies que pueden relacionarse con las condiciones físicas cercanas al borde. La distribución de la fauna de reptiles en un fragmento está relacionada con las condiciones físicas y químicas que presente el borde, se hallan especies que por sus condiciones fisiológicas no toleran los borde y por tanto se encuentran exclusivamente en los hábitats núcleo o de interior (Glor et al.2001, Fischer et al.2005); y 3. Efectos biológicos indirectos, como las interacciones bióticas (Ej. parasitismo, competencia, entre otros) que son consecuencia de los primeros dos niveles.

Dentro de este marco de pérdida de la cobertura vegetal boscosa y la influencia de los bordes sobre los organismos, el estudio de la fauna juega un papel importante. Laurance et al.(2002) encontraron que la respuesta de diferentes especies y grupos taxonómicos es altamente individualista ante la fragmentación, algunas especies responden positivamente a los bordes y otras negativamente, probablemente porque son vulnerables a la fragmentación. Sin embargo, estos efectos positivos o negativos son relativos al concepto que se use para definir la fragmentación del hábitat en los estudios (*sensu* Fahrig 2003).

Entre los grupos faunísticos, los reptiles por sus características fisiológicas y biológicas son muy sensible a las modificaciones que se presentan en el medio natural, por lo cual son organismos ideales para detectar temporal y espacialmente los efectos de la pérdida de hábitat (Lehtinen et al.2003, 2006).

ESTUDIOS EN FRAGMENTACIÓN, PÉRDIDA DE HÁBITAT Y EFECTO DE BORDE EN REPTILES

En las últimas décadas han sido publicados artículos que abordan el tema de la fragmentación de hábitat desde diferentes puntos de vista, a distintas escalas y con diferentes grupos taxonómicos (Fahrig 2003). Para la fauna de reptiles entre los estudios que han evaluado los efectos de la fragmentación del hábitat se encuentran Díaz et al.(2004), quienes estudiaron la distribución del saurio *Psammotromus algirus* hallando que la frecuencia del lagarto era mayor en los hábitat continuos y que con la estructura de la vegetación se podía predecir la presencia de la especie. MacNally & Brown (2001) analizaron fragmentos entre 10 y 80 ha y encontraron que la fragmentación no parece influir en la riqueza total registrada, pero evidenciaron diferencias significativas en la ocurrencia de ciertas especies de reptiles en los fragmentos. Glor et al.(2001) registraron en sitios de perturbación reciente por agricultura una riqueza baja, para los hábitats agrícolas abandonados registraron una riqueza relativamente más alta y en las áreas sin perturbación hallaron el mayor porcentaje de especies nativas. Según Fischer et al. (2005) las zonas con más bosque nativo presentan una mayor riqueza de lagartos y la respuesta de las especies es individualista ante las condiciones de fragmentación. Bell & Donnelly (2006) comparan entre fragmentos y hábitat continuo y encuentran que la composición de la saurofauna en los fragmentos constituían un subconjunto de la fauna de los hábitats continuos, además la densidad de lagartos fue menor en los fragmentos mientras que la composición vario con el tamaño del fragmento. Watling & Donnelly (2007), muestrearon bosque primario continuo, sabanas y fragmentos de bosque rodeado de sabanas, buscando identificar los caracteres ecológicos asociados a la probabilidad de extinción de anfibios y reptiles. Hallaron que para reptiles, la probabilidad de extinción está basada en la especificidad trófica; este carácter combinado con las tasas metabólicas relativamente altas (con relación a los anfibios) hace susceptibles a los reptiles ante este recurso limitante en los fragmentos y en la sabana. Gardner et al. (2007b) muestrearon la herpetofauna de bosques primarios, secundarios y en plantaciones y encontraron que los bosques primarios albergan un número significativamente mayor de especies, pero soportan una abundancia de herpetos similar a las áreas de vegetación

secundaria y plantaciones. Las plantaciones fueron dominadas por especies generalistas con amplia variedad de hábitats y la herpetofauna de bosque secundario contenían un número característico de especies de bosque primario.

Entre los trabajos que han evaluado el efecto de borde sobre los reptiles en los trópicos y otras latitudes figuran los de Sartorius et al.(1999) quienes estudiaron los efectos sobre la termorregulación y uso de hábitat del lagarto *Ameiva ameiva* causados por cambios en la temperatura ambiental producidos por disturbios en los hábitat naturales. Estos autores hallaron que la especie presenta temperaturas corporales más bajas en los sitios con mayor cobertura de dosel, lo cual representa una restricción termal en el uso de hábitat y tiempo de actividad de *Ameiva* en hábitat de dosel cerrado; también mencionaron una mayor actividad de forrajeo de esta especie cerca de los bordes del bosque. Según Schlaepfer & Gavin (2001), la distribución de las especies fue altamente variable con respecto a los bordes y la magnitud del efecto de borde sobre una especie no fue influenciada por el tamaño del fragmento o la distancia de la parcela interior al borde más cercano. Anderson & Burgin (2002) caracterizaron la influencia de los borde en tres especies de pequeños lagartos de la familia Scincidae, hallaron que la abundancia de estas especies se diferenció significativamente entre las áreas de los borde y del interior en los remanentes analizados, también detectaron diferencias en la estructura por tamaño de una de las especies estudiadas entre el borde y el interior. Lehtinen et al.(2003) trabajando en Madagascar, en zona de vida de bosque lluvioso hallaron tres tipos de respuesta de las especies al borde: especies que evitan el borde, especies que evitan el interior y especies que se presentan en ambos hábitats. Los reptiles responden a alteraciones microclimáticas cerca de los bordes y esta respuesta tiene un componente estacional fuerte. Bragg et al.(2005), identificaron dos estrategias de respuesta al borde, taxones especialistas por el borde y especies que lo evitan. Igualmente encuentran diferentes niveles de abundancia de las especies de lagartos entre el borde del bosque y el hábitat de interior. Según Urbina-Cardona *et al.* (2006) el efecto de borde para reptiles y anfibios es una respuesta indirecta a una cascada de efectos dadas por las variables ambientales del microhábitat. La distancia al borde, la cobertura del dosel y la de hojarasca fueron las variables que influyeron negativamente en la distribución de reptiles de potreros, y positivamente a los reptiles de bosque. Recientemente Suazo-Ortuño et al.(2008) determinaron que dentro de los reptiles de bosque seco neotropical, las tortugas son el grupo más sensible a la perturbación antropogénica, mientras que los lagartos se benefician de la apertura del bosque para encontrar lugares para termoregular y en general las serpientes son flexibles a la respuesta al disturbio.

OBJETIVOS

El objetivo general de la investigación es, determinar a múltiples escalas los efectos de la transformación del paisaje sobre los patrones de distribución, riqueza, composición y abundancia de reptiles en bosques secos estacionales al norte de la región Caribe colombiana. Para esto se cuenta con cinco objetivos específicos: **(i)**Determinar la dinámica espacio-temporal de la transformación, pérdida hábitat y fragmentación del paisaje y cambios en el uso del suelo en la formación de bosque seco estacional al norte de la región Caribe colombiana; **(ii)**Determinar las diferencias florísticas y de la estructura de la vegetación entre fragmentos grandes y pequeños y entre borde e interiores en bosques secos estacionales al norte de la región Caribe colombiana; **(iii)**Determinar los patrones distribución de las especies de reptiles en un mosaico de elementos que componen el paisaje fragmentado de bosques secos estacionales al norte de la región Caribe de Colombia; **(iv)** Evaluar la composición y estructura espacio-temporal del ensamblaje de reptiles y su relación con los bordes e interiores y pastizales en bosques secos estacionales al norte de la región Caribe colombiana.

CAPÍTULO I.

ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984- 2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA)

ANÁLISIS MULTITEMPORAL (1984-2013) DE LA TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE SECO ESTACIONAL EN LA CUENCA DEL RIO CESAR (COLOMBIA)

RESUMEN

Evaluar y analizar los cambios temporales en el uso del suelo a escala local permiten explicar y predecir nuevos cambios en la configuración y composición del paisaje. Basados en imágenes Landsat 5 TM y Landsat 7 ETM, se evaluó las dinámicas de cambio de usos del suelo en un sector de la formación de bosque tropical seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, en el periodo comprendido entre 1984 y 2013. El área de estudio fue dividida en tres sectores definidos en términos de las condiciones ambientales y de la presencia de las asociaciones vegetales representativas del valle del río Cesar. Se evidenció un patrón de pérdidas y recuperación de las áreas boscosas en los sectores Norte, Centro y Sur de la cuenca del río Cesar, aunque el cambio neto muestra una reducción en las coberturas boscosas debido a la extensión de cultivos tradicionales (ej. cultivos de arroz) en el sector Norte y Sur y a la expansión de los cultivos de palma en el sector Centro, con tendencia de crecimientos hacia los sectores Norte y Sur, particularmente en los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa y al crecimiento de las áreas urbanas. Estos resultados muestran la importancia de zonificar las áreas en el valle del río Cesar, poner límites a las zonas de cultivos y de implementar una correcta planeación de crecimiento urbano, para el manejo correcto del suelo en la cuenca del río Cesar.

Palabras clave: Configuración del paisaje, dinámica espacio-temporal, economía extractiva, pérdida de coberturas, LULCC.

INTRODUCCIÓN

La rápida expansión de las actividades humanas a un nivel mundial, ha causado la transformación de los sistemas naturales en paisajes fragmentados. Esto ha generado la extinción acelerada de especies y pone en riesgo la funcionalidad, la resistencia y la resiliencia de los ecosistemas del planeta (Ehrlich & Ehrlich 1981). El cambio en el uso y cobertura del suelo no solo causa pérdida de áreas boscosas, sino que también modifica la configuración del paisaje (Skole & Tucker 1993). En la región tropical entre las formaciones vegetales más

afectadas por este fenómeno figuran los bosques secos estacionales y los siempre verdes (Janzen 1988).

Los bosques secos están distribuidos en extensas áreas a nivel global, en Asia, Africa y Latino América, cuya característica general es la fuerte estacionalidad climática con relación a los bosques húmedos (Murphy & Lugo 1995). En sur América se distribuyen en Argentina, Brasil, Bolivia, Perú, Ecuador, Venezuela y Colombia (Pennington et al. 2000). En Colombia la distribución original cubría los valles internadinos del ríos Magdalena y Cauca y en la planicie de la región Caribe (Repizo & Devia 2008).

Los procesos de degradación y transformación de las áreas de bosque seco tropical han sido altos, hasta el punto que es considerada la formación vegetal más amenazada y menos conocida, en toda su área de distribución tanto en el neotropico como a nivel global (Murphy & Lugo 1986, Janzen 1988), subsistiendo solo pequeñas fracciones de remanentes intactos (Murphy & Lugo 1995). En Centroamérica, para el año 2006, se estimó que se conservaba tan solo el 2% de la cobertura original de bosque seco (Milles et al. 2006), este panorama no es diferente para los países de Suramérica (Sánchez-Asofeita et al. 2005). Hace un par de décadas se estimaba que para Colombia quedaban cerca del 1.5% de bosques secos a subhúmedos, de su cobertura original de 80.000 km² (Etter 1993).

Globalmente, las principales amenazas obedecen a modelos de desarrollo económico planteados por fuera de los principios de sostenibilidad ambiental (Grau & Aide 2008, Gasparri & Grau 2009). Para Latinoamérica, la extensión de la frontera agrícola y pecuaria representan las mayores amenazas (Janzen 1983; Murphy & Lugo 1986; Márquez 2004). En Colombia, para el año 1500 quedaba el 65% del Bosque seco tropical original con una ocupación de 500.000 habitantes dedicados principalmente a la agricultura; actividad que cambió más adelante por la ganadería (Etter et al. 2008). Particularmente en la región Caribe de Colombia se tienen datos de fuertes cambios de uso del suelo desde finales del siglo XIX y principios del siglo XX, para el establecimiento de pastizales para el pastoreo de ganado y para cultivos de arroz, maíz, plátano y yuca (Márquez 2001). Se estima que para 1920 las planicies de la región Caribe habían perdido la mayoría de sus áreas de bosque seco estacional (Arteta-Hernández 2012), las áreas con vegetación remanente de bosque seco ligeramente conservados son apenas perceptibles y están en el orden menos del 25% de la cobertura original (Márquez 2001), incluyendo áreas de

la región tropical de los macizos montañosos con bosques subhúmedos y húmedos (Rangel 2008).

En Colombia se han evaluado patrones generales de cambios de coberturas, demostrando cambios drásticos de áreas boscosas a otros tipos de coberturas principalmente de producción agrícola o pecuaria (Etter & van Wyngaarden 2000, Etter et al. 2006a, Etter et al. 2008). A escalas locales se han descrito patrones de cambios de cobertura en los bosques secos de la cuenca alta del río Cauca (Arcila et al. 2012) y en las planicies de la región Caribe, en áreas aledañas a las ciénagas del departamento de Córdoba (Rangel & Arellano 2010). La mayor parte del área potencial de distribución del bosque seco tropical no cuenta con este tipo de evaluaciones a escala local, las cuales son necesarias para entender los principios generales que proporcionan una explicación y predicción de nuevos cambios y usos del suelo (Lambin et al. 2003).

Este estudio tuvo como objeto evaluar las dinámicas de cambio de usos y coberturas del suelo en el bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, bajo las siguientes preguntas: 1. ¿Cuáles son los patrones de tipos de uso del suelo en el área de bosque seco estacional de la cuenca del río Cesar, durante el periodo comprendido entre los años 1984 y 2013?; 2. ¿Cuál es el papel de los sistemas productivos de la región, como factores claves de la modificación de las zonas boscosas?. Se desarrolló el análisis bajo un enfoque multitemporal basado en la cuantificación del cambio neto de cada tipo de cobertura y los aportes de cada cobertura al establecimiento de las demás.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el norte de la región Caribe, en el valle del río Cesar, en el departamento del Cesar (9°29'34"N, 73°41'59"O - 10°29'13"N, 73°41'21"O, Alt 50-125 m), con un área de 10198,91 km². El bajo y medio río Cesar, está influenciado por las planicies de inundación del complejo cenagoso de Zapatosa y el alto río Cesar está influenciado por las zonas secas, áridas y semiáridas presentes en la península de La Guajira.

Originalmente el área estaba cubierta por bosques secos y semiáridos (Rangel 2012), los cuales han tenido una serie de modificaciones históricas por los modelos económicos adoptados en el

área desde hace más de un siglo (Gutiérrez-Lemus 2012). Actualmente la producción económica del área de estudio está dada principalmente por la ganadería, los cultivos de palma africana, la explotación de carbón y en menor medida los cultivos de arroz y los frutales (Bernal-Castillo 2004).

La precipitación del área es de tipo bimodal tetraestacional, incluidos dentro de la unidad climática C, con montos de precipitación anual entre 1450 y 1890 mm anuales, con clima secos y semihúmedos (Rangel & Carvajal 2012).

El área de estudio se dividió en tres sectores: Norte, Centro y Sur de la cuenca (subventanas 400 km², Figura 1). La división se hizo basados en una combinación de características tales como las condiciones ambientales (gradiente de humedad de Sur-Centro-Norte) y la presencia de fragmentos de bosque de vegetación densa, representativos de las asociaciones vegetales del valle medio, bajo y alto del río Cesar (Rangel 2012). Los sectores fueron representativos para los principales tipos de coberturas vegetales y no vegetales que predominan en el área total. La generación de centroides para los polígonos de cada sector, se hizo utilizando el programa ArcMap versión 10.0 (ESRI, Inc.).

Cada uno de los sectores presentan particularidades que combinadas representan las condiciones de uso actual del suelo en el área de estudio. En el sector Sur las condiciones ambientales son influenciadas por inundaciones periódicas, dada por el incremento en el nivel del agua del complejo cenagoso de Zapatosa, las principales actividades productivas que se realizan en este sector son la explotación de carbón, la ganadería y los cultivos de pan coger. En el sector Centro disminuye la precipitación con relación al sector Sur, lo que provoca una disminución en la humedad relativa del sector. Las principales actividades productivas son la ganadería, los cultivos de palma, la explotación de carbón y en muy baja proporción la agricultura. En el sector Norte las condiciones climáticas son secas, por influencia de las áreas áridas y semiáridas provenientes de la península de La Guajira. La actividad económica se basa en los cultivos de arroz a gran escala, la ganadería, las plantaciones forestales y en menor medida las plantaciones de palma africana.

Detección de cambios y clasificación de las coberturas vegetales y no vegetales

Con el fin de clasificar las diferentes coberturas vegetales y no vegetales del área de estudio y detectar cambios espacio-temporales en el uso y cobertura del suelo, se utilizó el método de detección digital de cambios (*Digital change detection*), el cual es un proceso ideal para identificar y cuantificar diferencias en el estado de un objeto o fenómeno a partir de datos multi-temporales de sensores remotos (Singh 1989). Este conjunto de datos multi-temporales incluyó imágenes Landsat 5 TM y Landsat 7 ETM, correspondientes con la Fila/Columna 08/53 para los años 1984, 1998 y 2013. Las imágenes fueron obtenidas de la United States Geological Survey (USGS).

A las imágenes se les realizó una corrección geométrica a partir de información cartográfica base como vías, cuerpos de agua y centros poblados, generada por el Instituto Geográfico Agustín Codazzi y se utilizaron puntos de control, ubicados aleatoriamente, levantados en campo por medio de un dispositivo GPS (Global Position System). Los puntos de control abarcaron intersecciones de carreteras, de ríos y todos aquellos elementos conspicuos en el paisaje.

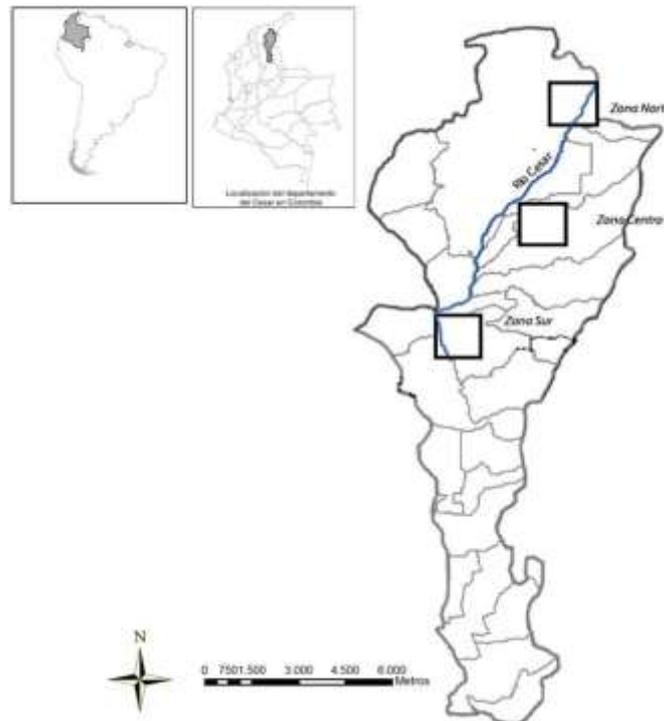


Figura 1. Área de estudio. Localización de los sectores seleccionados en el sur, centro y norte del valle del río Cesar, Colombia.

Posteriormente se aplicó una corrección atmosférica para cada una de las escenas, por medio del método de la sustracción del objeto oscuro (Chávez, 1988). Se llevó a cabo una clasificación supervisada de las imágenes con el programa ENVI (Environment for Visualizing Images) versión

4.8 (Research Systems, Inc.) y se obtuvieron las capas de coberturas para cada uno de los años analizados.

Se hizo un análisis multitemporal, evaluando la transición de las coberturas con la ayuda del Modelador de Cambio de la Tierra (Land Change Modeler) incluido en el programa IDRISI Taiga Versión 16.03 (Eastman, 2009a). Este ofrece la herramienta de análisis de cambio y facilita la comparación pareada de datos cualitativos, lo que permitió analizar tendencias entre múltiples imágenes y obtener información sobre pérdidas y ganancias de coberturas y contribución neta al cambio por tipo de cobertura y mapas de cambio y tendencia espacial del mismo (Eastmant, 2009b; Eastmant, 2009c).

Para cada ventana de estudio se utilizaron ocho métricas/índices para caracterizar la estructura, composición y configuración del paisaje, estas medidas son conocidas y fácilmente interpretables (Forman & Grodon 1986): número de parches, tamaño promedio de parches, densidad de parches, índice de forma promedio, dimensión fractal promedio, borde total, borde promedio de parche y distancia euclidiana al vecino más cercano. Para los cálculos se utilizó la extensión Patch Analyst en el programa ArcMap versión 10.0 (ESRI, Inc.).

RESULTADOS

Análisis de pérdidas y ganancias por tipo de cobertura 1984-2013

A lo largo de la cuenca del río Cesar los tipos de coberturas se distribuyen de manera diferente de Sur a Norte, donde se observan algunas coberturas exclusivas de un sector o representadas en áreas menores a 200 ha (Tabla 1). De manera general no se observó un proceso de deforestación marcada en los diferentes sectores, los tipos de coberturas han tenido una dinámica de pérdidas y ganancias en los últimos 30 años, incluyendo las coberturas boscosas, bosques densos y ralos (Tabla 1). Las coberturas boscosas decrecieron entre 1984 y 1998 y hubo un leve incremento entre 1998 y 2013 para el sector del Sur (Figura 2).

Tabla 1. Análisis multitemporal de cambios en el uso y cobertura del suelo en los años 1984-1998-2013, en tres sectores de bosque seco estacional del valle del río Cesar, al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar.

Cobertura/Año	SECTOR NORTE (áreas en ha)			SECTOR CENTRO (áreas en ha)			SECTOR SUR (áreas en ha)		
	1984	1998	2013	1984	1998	2013	1984	1998	2013
Bosque denso	6800	4561	4540	5329	3628	3495	11210	6038	7153
Bosque ralo	11235	9122	6835	7159	6154	4580	9504	6274	4351
Pastizal	8049	8268	6650	9468	12894	10791	5138	4683	10200

Cobertura/Año	SECTOR NORTE (áreas en ha)			SECTOR CENTRO (áreas en ha)			SECTOR SUR (áreas en ha)		
	1984	1998	2013	1984	1998	2013	1984	1998	2013
Pastizal con árboles	11305	12307	13500	11435	12068	11179	9781	16790	9091
Zona muy intervenida	170	1071	3439	1955	1693	1403	727	576	1597
Zona urbana	1459	2144	2840	59	116	185	5	11	20
Cultivo de arroz	767	2311	1660	3652	0	0	****	****	****
Cultivo de palma	0	216	389	0	1893	7783	0	0	681
Otros cultivos	0	0	90	728	1096	84	****	****	****
Cuerpo de agua	****	****	****	216	459	495	1465	1006	2807
Vegetación acuática	****	****	****	****	****	****	2171	4622	4098
Cultivo de maíz	****	****	****	0	0	4	****	****	****
Plantación forestal	0	0	14	****	****	****	****	****	****
Frutales	0	0	44	****	****	****	****	****	****

**** Cobertura en el sector y en el periodo de tiempo

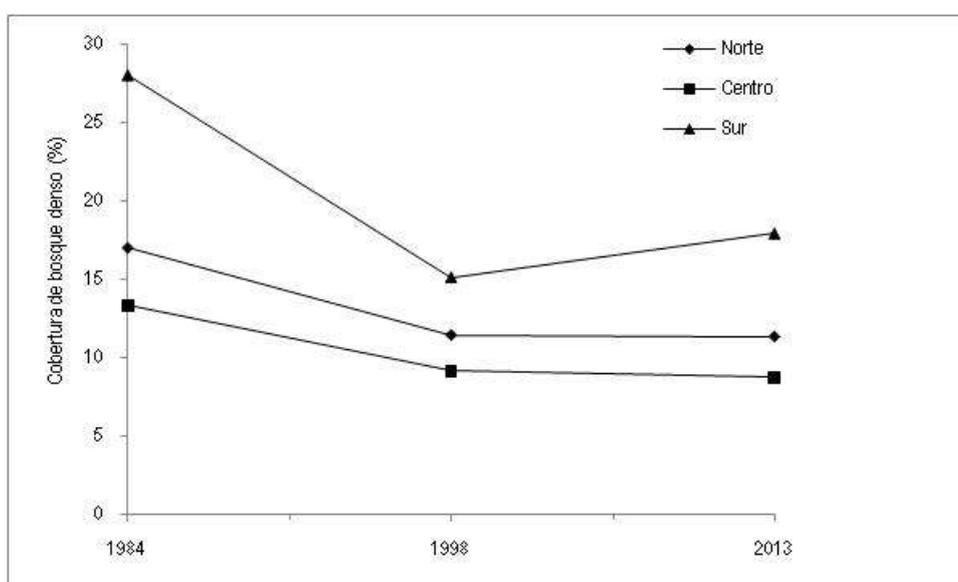


Figura 2. Evolución de los porcentajes de cobertura boscosa en los sectores Sur, Centro y Norte del valle del río Cesar, Colombia.

La transformación del paisaje muestra patrones particulares entre y dentro de los sectores. En los sectores Norte y Centro entre 1984 y 1998 hubo reducción del bosque denso del 33% y entre el 1 y 3% entre 1998 y 2013 (Tabla 2). El sector sur tuvo una pérdida de bosque denso entre 1984 y 1998 de 46% y una ganancia del 18% (1115 ha) entre 1998 y 2013. En los sectores Norte y Sur es notoria la aparición de cultivos de palma africana y la disminución o pérdida de las tierras dedicadas a cultivos de arroz y a pastizales para ganadería (Tabla 2, Figura 2).

Tabla 2. Cambio neto por tipo de cobertura a escala multitemporal 1984-1998-2013, en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. Los valores negativos indican pérdida de cobertura en ha.

Tipo de Cobertura	Zona Norte		Zona Centro		Zona Sur	
	Área (ha)		Área (ha)		Área (ha)	
	1984-1998	1998-2013	1984-1998	1998-2013	1984-1998	1998-2013

Tipo de Cobertura	Zona Norte		Zona Centro		Zona Sur	
	Área (ha)		Área (ha)		Área (ha)	
	1984-1998	1998-2013	1984-1998	1998-2013	1984-1998	1998-2013
Bosque denso	-2239	-21	-1701	-132	-5171	1115
Bosque ralo	-2113	-2287	-1005	-1574	-3230	-1923
Pastizal	219	-1619	3426	-2103	-455	5517
Pastizal con árboles	1002	1193	633	-889	7009	-7699
Zona muy intervenida	901	2369	-262	-290	-151	1021
Zona urbana	685	696	56	70	6	9
Cultivo de arroz	1545	-652	-3652	****	****	****
Cultivo de palma	****	173	1893	5890	****	681
Otros cultivos	****	90	369	-1013	****	****
Cuerpo de agua	****	****	243	37	-459	1802
Vegetación acuática	****	****	****	****	2451	-523
Cultivo de maíz-yuca	****	****	****	4	****	****
Plantación Forestal	****	14	****	****	****	****
Frutales	****	44	****	****	****	****

En cuanto a la contribución al cambio neto en el tiempo de cada tipo de cobertura, entre 1984 y 1998, en el sector Norte, gran parte del área de bosque denso fue transformado en bosques ralos, pastizales con árboles y cultivos de arroz y en ciertas zonas hubo una leve ganancia de bosque, con áreas recuperadas de los pastizales (Anexo 1, Figura 2). Entre 1998 y 2013 hubo una recuperación de bosque ralo a bosque denso en algunas zonas y transformación del bosque denso en cultivos de arroz, frutales y en cultivos de palma en otros. En la serie de tiempo el área ganada por los cultivos de palma han sido cedidas por áreas abiertas de pastizales y pastizales arbolados y en menor medida por bosques ralos y densos (Anexo 1). En el sector Centro entre las temporadas analizadas se sigue un patrón de contribución al cambio de coberturas similar al sector Norte. Aunque una mayor proporción de bosques ralos y densos fueron transformados en cultivos de palma (2126 ha) y en pastizales arbolados (1049 ha). En el sector Sur se evidencia una recuperación y ganancia del bosque denso con contribuciones de las tierras cubiertas por pastizales arbolados, pastizales y de vegetación acuática (Anexo 2).

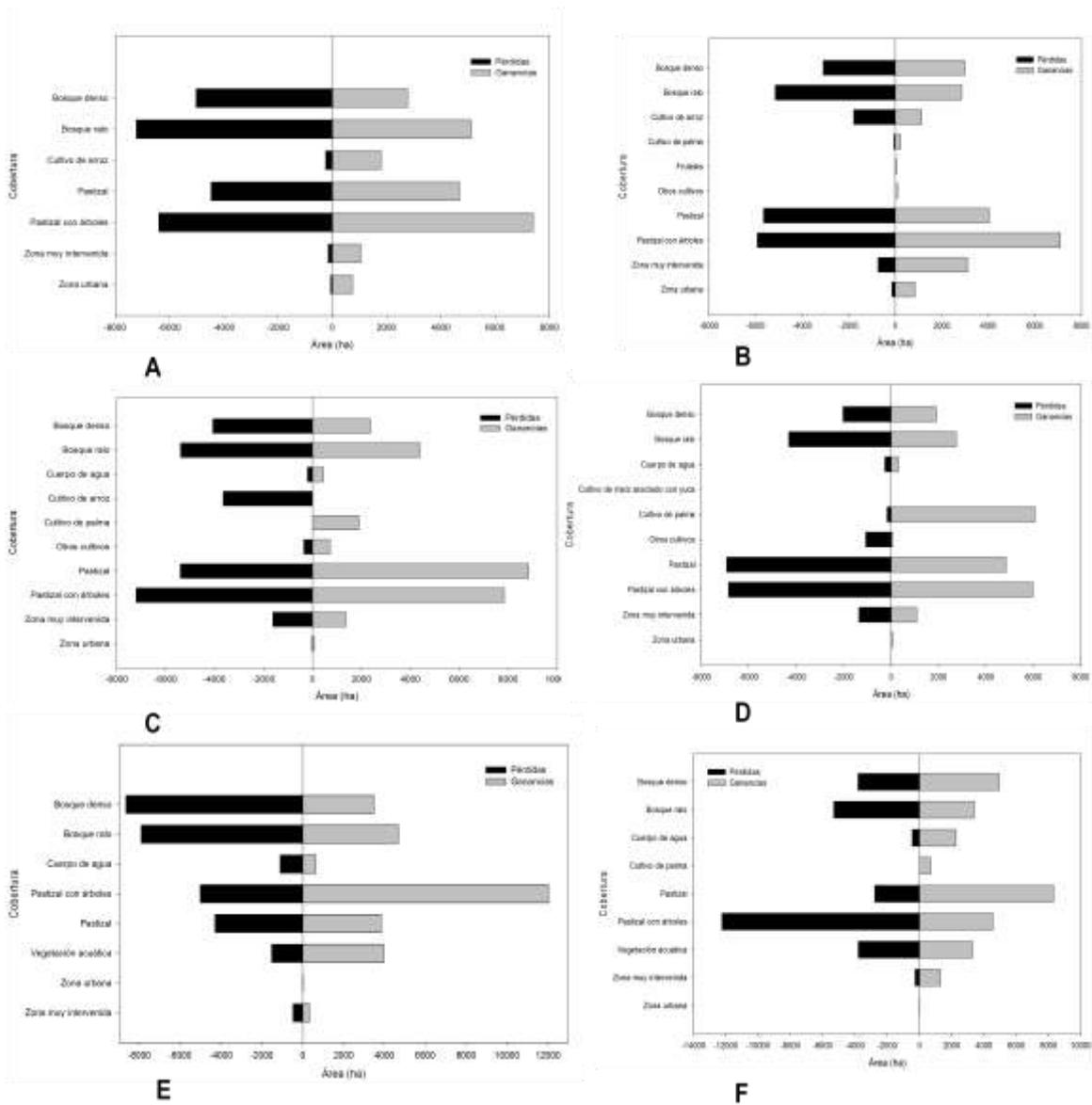


Figura 3. Pérdidas y ganancias por tipo de cobertura en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. El análisis en dos intervalos de tiempo entre 1984-1998 (a la izquierda) y 1998-2013 (a la derecha). A y B, Zona Norte, C y D, zona Centro y E y F, zona sur

En el sector Norte entre 1984 y 2013, las zonas urbanas y los cultivos de arroz y la aparición entre 1998 y 2013, de cultivos de palma africana, muestran un incremento significativo a expensas de otros tipos de usos del suelo como los pastizales, los pastizales con árboles y las áreas con bosques (denso y ralo), las cuales decrecieron en los últimos 30 años, reflejándose en un mayor número de parches de áreas pequeñas (Figura 4A y B). La clasificación por densidad de borde fue > bosques ralos > pastizales arbolados > bosques densos > pastizales en 1984; en 2013 la clasificación tuvo las mismas coberturas pero en el siguiente orden: > pastizales

arbolados > pastizales > bosques ralos > bosques densos (Figura 4C). En cuanto a la configuración del paisaje el sector Norte muestra alta complejidad de forma, manteniéndose relativamente homogénea a lo largo del periodo analizado, desde los promedios de la relación perímetro/área (Figura 4D), las formas irregulares, siendo significativamente mayor para los pastizales con árboles (Figura 4E), hasta los altos valores de la dimensión fractal ponderada para cada tipo de cobertura (Figura 4F).

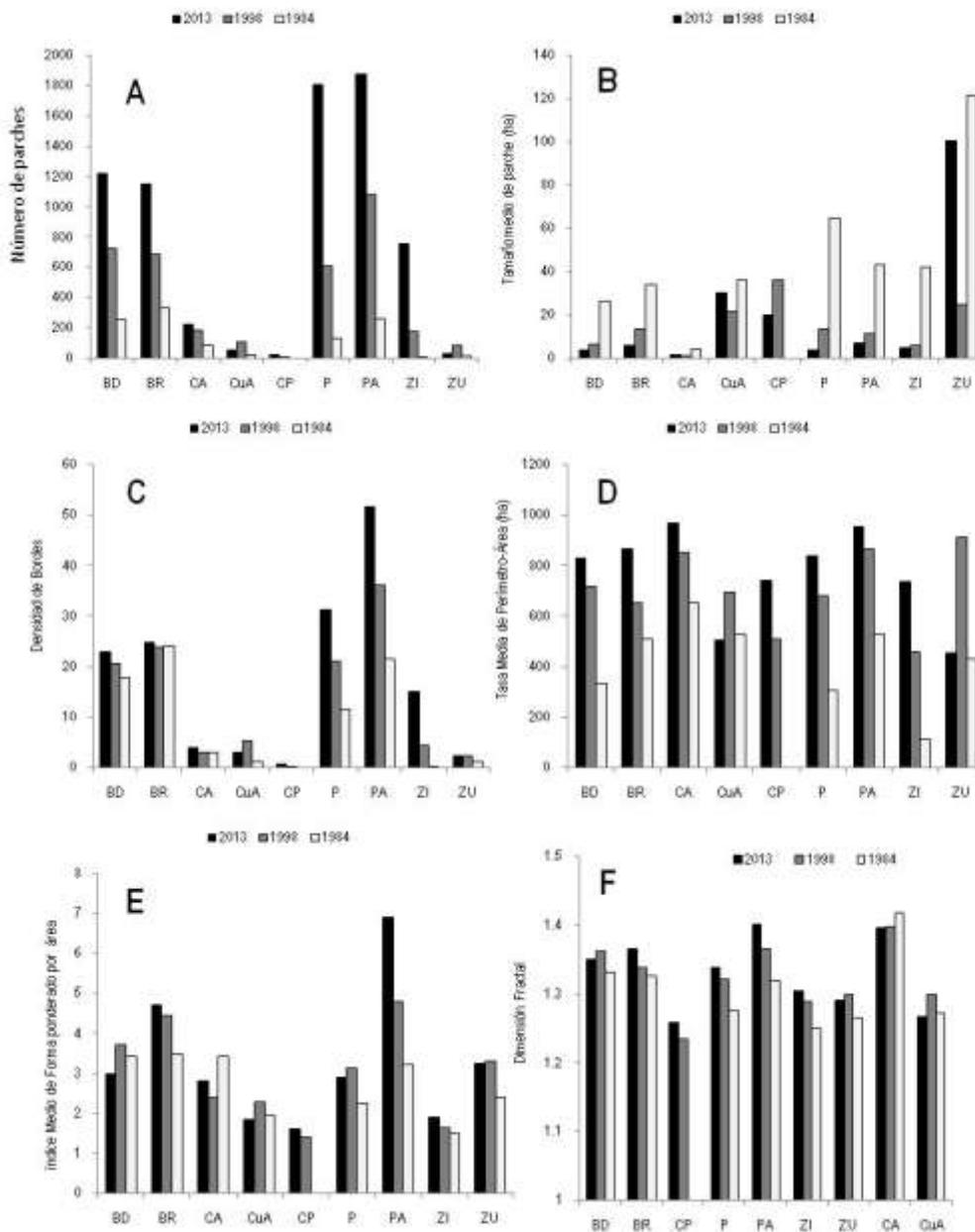


Figura 4. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Norte, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CuA cultivo de arroz, CP cultivo de palma, P pastizal, PA pastizal con árboles, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas

En el sector Centro, es notorio el incremento de cultivos de palma africana entre 1998 y 2013, las coberturas boscosas y las áreas abiertas de pastizales y pastizales con árboles están

formadas por un mosaico de numerosos parches con áreas que no superan las 50 ha. (Figura 5A y B). La clasificación por densidad de borde fue similar para 1984 y 2013, así: > pastizales arbolados > pastizales > bosques ralos > bosques densos (Figura 5C). La complejidad de la forma de los parches fue similar para el periodo 1984-2013, tanto para los promedios de la relación perímetro/área (Figura 5D) y la dominancia de formas irregulares, para todas las coberturas analizadas (Figura 5E). La dimensión fractal ponderada presentó valores altos para cada tipo de cobertura (Figura 5F).

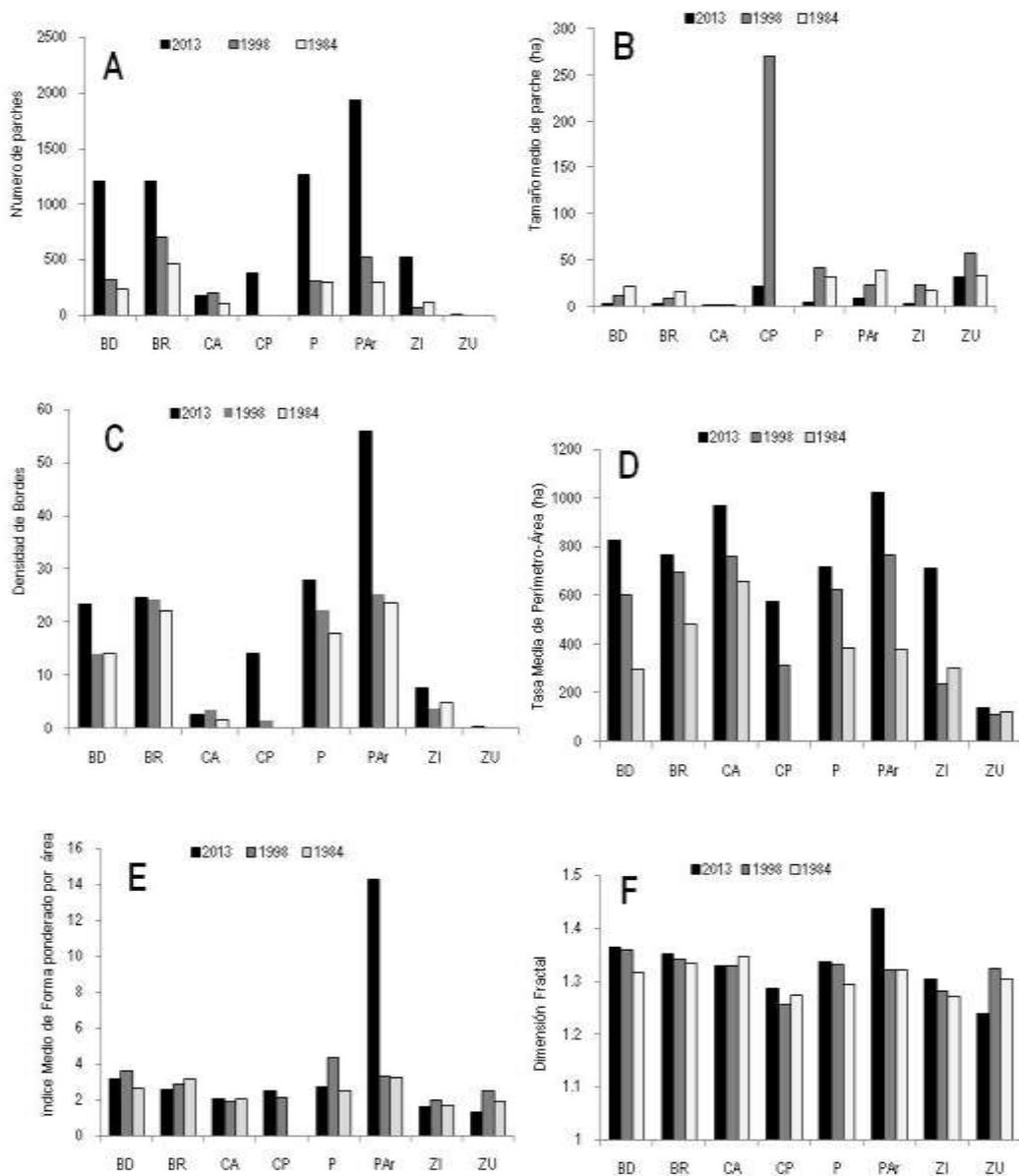


Figura 5. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Centro, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CP cultivo de palma, P pastizal, PAr pastizal con árboles, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas

Los patrones observados en el sector Sur, en cuanto a tamaño y número de parches es similar a los sectores Norte y Centro, con la singularidad que la vegetación acuática, los pastizales (con y sin árboles) y los bosques ralos son parte importante del mosaico del paisaje y un marcado auge de los cultivos de palma (Figura 6A y B). La clasificación por densidad de borde en orden decreciente se presenta así: > pastizales arbolados > bosques ralos > bosques densos > vegetación acuática > pastizales (Figura 6C). La complejidad de la forma de los parches fue ligeramente similar entre 1984 y 1998 y considerablemente diferentes en 2013, con valores promedios (relación perímetro/área) superiores a 800 m/ha (Figura 6D). Las formas irregulares de parches dominan en el paisaje, siendo mayores en los bosques densos y los pastizales con árboles (Figura 6E). La dimensión fractal ponderada presentó valores altos para cada tipo de cobertura (Figura 6F).

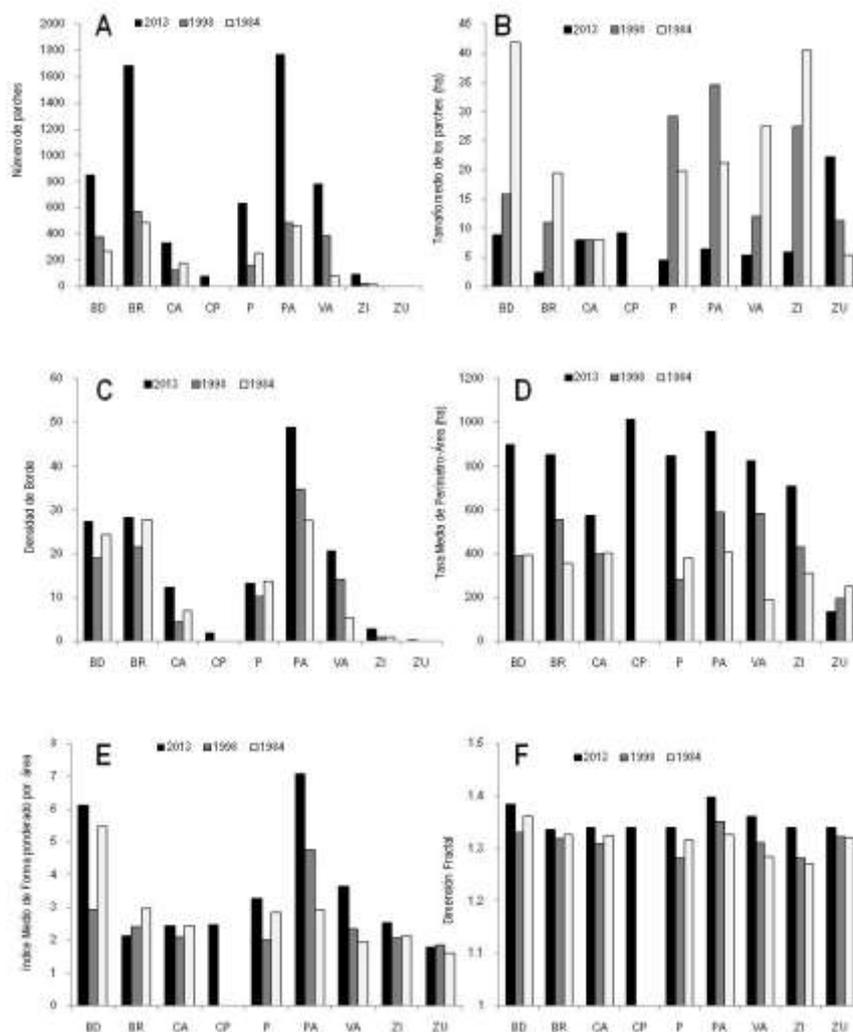


Figura 6. Sinopsis de las métricas del paisaje en el sector Sur, valle del río Cesar, Colombia, 1984-2013. BD bosque denso, BR bosque ralo, CA cuerpo de agua, CP cultivo de palma, P pastizal, PA pastizal con árboles, VA vegetación acuática, ZI zonas intervenidas, ZU zonas urbanas

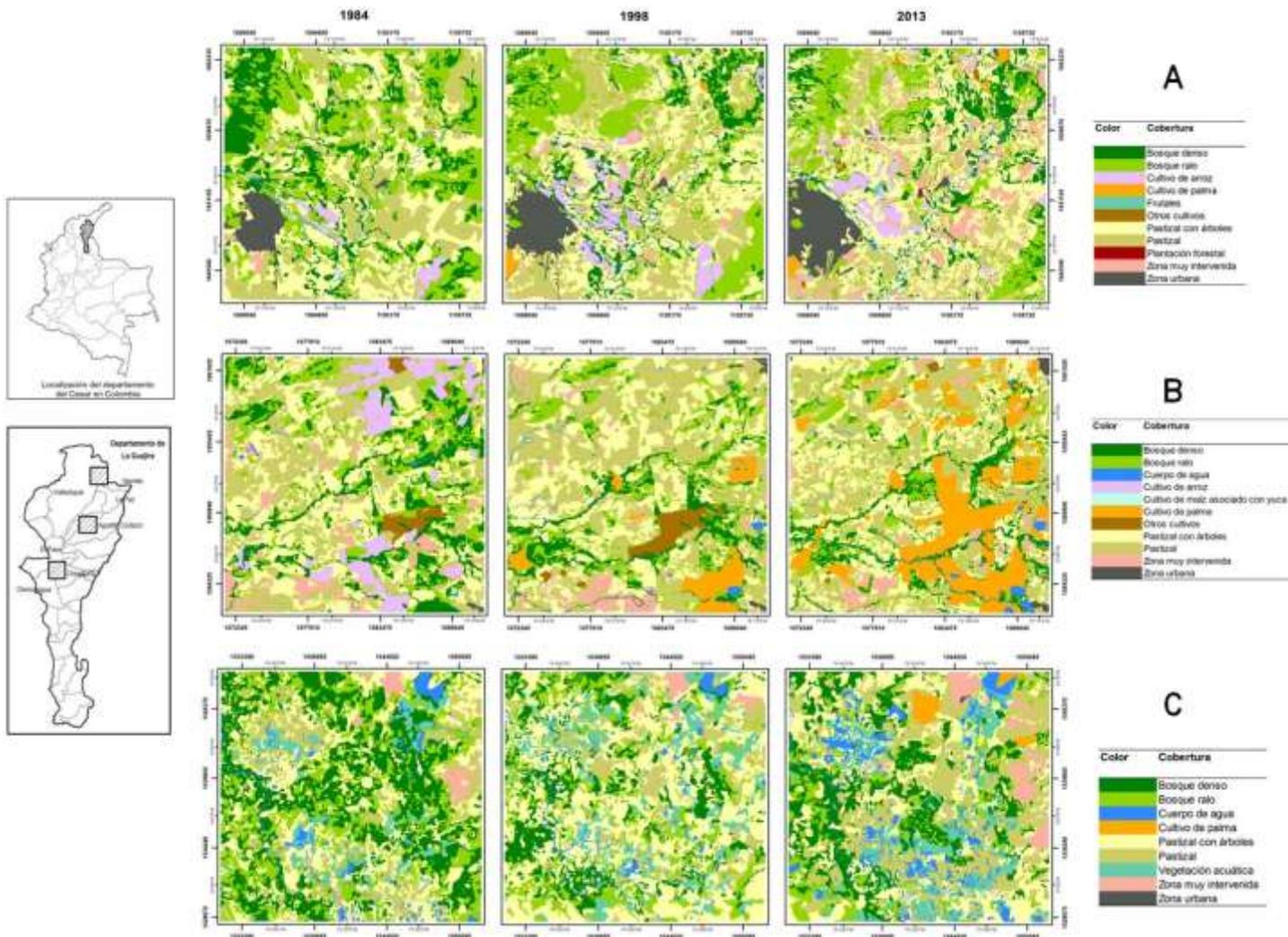


Figura 7. Cambios multitemporales en las coberturas y usos del suelo en tres sectores de bosque seco estacional en la cuenca del río Cesar, al norte de la región Caribe de Colombia

En general los índices del paisaje mostraron comportamientos diferentes con relación a la reducción neta de áreas de bosque denso a lo largo del periodo analizado, en el sector Norte los factores de transformación obedecen principalmente al crecimiento urbano y al los cultivos de arroz, en el Centro a los cultivos de palma y en el Sur, aunque la ganadería es el común denominador de los tres sectores, en este sector son mayores las áreas establecidas para pastizales y pastizales con árboles (Figura 7).

DISCUSIÓN

El paisaje actual del bosque seco tropical en el norte de la región Caribe: reflejo de procesos históricos y modelos económicos regionales

Los patrones de deforestación de las áreas evaluadas en el valle del río Cesar han sido producto de diversos procesos socioeconómicos diferenciales para cada sector (Sur, Centro y Norte de la cuenca). Este patrón es similar al observado a nivel globales, en donde diversos factores conductores de grandes extensiones deforestadas en Meso y Suramérica, por ejemplo, han estado ligados a actividades económicas llevadas bajo modelos no sustentables de extracción, las principales son la agricultura y la ganadería (Janzen 1988, Murphy & Lugo 1995, Lambin et al. 2003).

El hecho de que para 1984, las áreas cubiertas por bosques estuvieran en el orden del 13 y 28% (en el sector sur) y el resto del porcentaje bajo usos antropogénicos del suelo (cultivos, pastizales, áreas urbanas, entre otras, figuras 3, 4, 5), muestra que fuertes procesos de transformación se dieron antes del periodo analizado. Para la región Caribe y en general para Colombia procesos intensos de deforestación datan de épocas prehispánicas (Gordon 1983), causada por el establecimiento de diversos grupos sociales y de la agricultura por demanda de alimentos (Etter et al. 2008), a los cuales se les atribuye grandes impactos ambientales como la extinción de grandes mamíferos y otros animales en el pasado (Correa & Van der Hammen 1977) y de la estructura actual de diversos grupos de vertebrados (por ejemplo reptiles de la planicie de humedales de la región Caribe, Carvajal et al. 2007).

Los coberturas que dominan el paisaje en la actualidad en la cuenca del río Cesar, están representadas en mayor medida por pastizales y pastizales con árboles (Tabla 1). El establecimiento

de estas coberturas tienen un origen histórico en la región Caribe de Colombia, hacia 1740 se estima que se habían deforestado grandes áreas en toda la planicie del Caribe, para el establecimiento de vastas áreas de pastizales para la cría a gran escala de ganado bovino y caballar (Márquez 2001).

Un patrón general observado para el área de estudio son procesos es la pérdida y recuperación de bosques densos y ralos, con diferentes patrones estructurales (Rangel 2012), estos patrones tienen sus inicios desde finales del siglo XIX e inicios del XX, cuando la explotación de madera y el establecimiento creciente de cultivos de arroz, tabaco y cacao, hicieron que para finales de la década de los 20's en los valles de ríos como el Sinú y Cesar en los departamentos de Córdoba y Cesar respectivamente, se hubieran perdido casi en su totalidad, los relictos de las coberturas boscosas original que aún subsistían (Márquez 2001, PNUD 2010). El establecimientos en modelos económicos productivos (a costa de las áreas boscosas) como las bonanzas de cultivos de arroz, plátano y algodón principalmente pueden ser identificados como los que finalizan los procesos de transformación del paisaje entre 1920 y 1970 en la región Caribe, principalmente en la cuenta del río Cesar y su valle de inundación (Márquez 2001, Arteta-Hernández 2012).

Procesos conductores de cambios en las coberturas actuales (1984-2013)

En los tres sectores del río Cesar se pudieron identificar áreas cubiertas por bosque denso que pasaron a zonas transformadas (pastizales con y sin árboles, cultivos, infraestructuras, entre otras) y viceversa (Tabla 2, Figuras 3, 4, 5, 6). Este patrón puede tener algunos factores potenciales que lo podrían explicar: la crisis algodonera y con ella el colapso de la economía regional, a finales de la década de los 70's e inicios de los 80's en el norte de la región Caribe (Bernal-Castillo 2004, Gutiérrez Lemus 2012), propició la intensificación de las prácticas de ganadería tradicional a costa de las áreas forestales en muchos sectores, reflejándose en el aumento de pastizales con y sin árboles (figuras 5, 6, 7). A la par con la crisis algodonera, se iniciaron en la región, movilizaciones campesinas y abandono de muchos latifundios producto de la crisis interna del país (conflicto armado) (Bernal-Castillo 2004), lo que permitió el crecimiento de vegetación secundaria a partir de pastizales con árboles y escasos remanentes boscosos, este hecho se refleja en la estructura actual de la vegetación en el valle del río Cesar (Rangel 2012, Delgado 2013). A inicios de los 90's con la apertura económica en Colombia, hubo un auge, que se mantiene actualmente, de los cultivos de

palma africana, establecidos en su mayoría en sitios dedicados a la ganadería, pero que también han abarcado sitios con cobertura boscosa, principalmente en el sector Centro (Anexo 1).

Aunque el cambio neto muestra una pérdida de coberturas boscosas entre 1984 y 2013, es notorio un aumento de esta cobertura entre 1998 y 2013 para el sector sur y de pérdida mínima para los demás sectores. La recuperación en el sector sur puede obedecer a sus condiciones climáticas y ambientales, ya que son terrenos bajos y con flujos de inundación periódicos por desbordamiento del río Cesar y del complejo cenagoso de Zapatosa (Jaramillo 2013), lo que dificulta el establecimiento de los cultivos que predominan en los sectores Norte y Centro. La permanencia relativamente estable de las áreas boscosas en los sectores Centro y Norte se debe a la voluntad individual de pocos terratenientes y entidades gubernamentales (ej. ICA) por propiciar modelos productivos (ganadería, cultivos de arroz) bajo un enfoque sustentable manteniendo y ayudando a la recuperación de las áreas boscosas.

Patrones de transformación

Basados en los resultados observados para cada sector y al comportamiento de las diferentes métricas del paisaje se pueden sugerir dos grandes tendencias de cambios en las coberturas en la cuenca del río Cesar:

1. Transformación por crecimiento urbano y mantenimiento de usos tradicionales de la tierra (sector Norte y Sur principalmente). Bajo esta categoría los cambios en las diferentes coberturas apuntan hacia una división y disminución de tamaños de las diferentes coberturas, para contribuir al crecimiento urbano y el mantenimiento y crecimiento de pastizales y cultivos de arroz.
2. Transformación por establecimiento de modelos modernos de producción económica (sector Centro principalmente). La transformación tiende hacia la ocupación de áreas adecuadas (ej sin limitaciones en el suelo y en las lluvias) para el establecimiento de cultivos a gran escala.

Estos patrones sugieren que la transformación en el paisaje se ha dado de acuerdo a situaciones particulares de cada uno de los sectores a lo largo de la cuenca analizada. Aunque la tendencia parece no ser estable, e irse amoldando acorde a las condiciones y demandas económicas, bajo este contexto, y teniendo en cuenta como se ha dado el crecimiento y surgimiento de los cultivos de

palma a lo largo de la cuenca, los cambios importantes en cada sector seguirán hacia el crecimiento de estos cultivos y el decrecimiento y/o fragmentación de las demás tipos de coberturas.

CONCLUSIONES

Al describir la evolución de una de las áreas con mayor impacto de actividades antropogénicas pasadas y presentes en la región Caribe, se evidenció un patrón de pérdidas y ganancias (y/o recuperación) de las áreas boscosas en los sectores Norte, Centro y Sur de la cuenca del río Cesar. La tendencia observada apunta hacia la pérdida o disminución de las coberturas boscosas por crecimiento urbano y mantenimiento y extensión de cultivos tradicionales (ej. cultivos de arroz) en el sector Norte y Sur y la expansión de los cultivos de palma, desde el sector Centro, hacia el Norte y Sur, en los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa.

Nuestros resultados revisten importancia en cuanto a las implicaciones para la planeación y manejo del uso del suelo en la cuenca del río Cesar. Aunque el paisaje presenta una configuración y composición diferente a la original producto de décadas de continua transformación, la conservación de los escasos fragmentos de bosque denso y ralo es importante para la conservación del acervo genético tanto de plantas como de animales típicos de estas áreas. Algunas estrategias que contribuirían en este objetivo serían: **i.** Establecimiento y puesta en marcha del plan de ordenamiento de la cuenca del río Cesar, sus afluentes más importantes y su zona de inundación, **ii.** Establecimiento de propuestas de restauración asociada a procesos productivos, que permitan la recuperación de ciertos sectores de la cuenca, principalmente donde haya la voluntad de los terratenientes a colaborar en este tipo de propuestas, amoldando los enfoques metodológicos expuestos por Moreno-Rozo et al. (2010) para los bosques secos de los alrededores de los humedales de la cuenca del río Sinú y San Jorge al sur del Caribe de Colombia, **iii.** Gestión ambiental por parte de las autoridades ambientales competentes para el establecimiento de zonas delimitadas para cultivos, zonas de recuperación y zonas productoras/protectoras principalmente en el sector Norte y Centro por el avance de los cultivos de arroz y palma, **iv.** El pago por conservación de servicios ambientales sería una opción que se podría explorar en ciertas áreas piloto dentro de la cuenca.

LITERATURA CITADA

Arcila, A.M., C. Valderrama-Ardila & P. Chacón. 2012. Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13: 86-101.

Arellano-P., H. & J.O. Rangel-Ch. 2007. Caracterización ecológica, Oferta ambiental, uso de suelo, transformación y zonificación ambiental. En: Rangel-Ch. J. O. (Ed.) *Colombia Diversidad Biótica V: La alta montaña de la Serranía de Perijá*. Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales. 492 pp. : + 18 mapas.

Armenteras, D., F. Gast & H. Villareal. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, vol 113 (2): 245 - 256.

Arteta, C. M. 2012. Una experiencia inconclusa. El cultivo de algodón en el departamento del Atlántico, 1935-1965. *Historia Caribe*, vol. 7(21). Barranquilla. Pp. 143-179.

Bernal, F. 2004. Crisis algodonera y violencia en el departamento del Cesar. Bogotá: Cuadernos PNUD.MPS.

Correal-Urrego, G. & T. Van Der Hammen, Thomas. 1977. Investigaciones arqueológicas en los abrigos rocosos del Tequendama 12000 años de historia del hombre y su medio ambiente en la altiplanicie de Bogotá.

Chavez, P.S., 1988. An Improved Dark-Object Subtraction Technique for Atmospheric Scattering Correction of Multispectral Data. *Remote Sensing of Environment* 24, 459-479.

Eastman, J.R., 2009a. IDRISI Taiga Versión 16.03 (Worcester, MA: Clark University).

Eastmant, J.R. 2009b. IDRISI Taiga. Help System. (Worcester, MA: Clark University).

Eastmant, J.R. 2009c. IDRISI Taiga. Guide to GIS and Image processing. (Worcester, MA: Clark University). USA, 342 p.

Ehrlich, P.R. & A.H. Ehrlich. 1981. Extinción: The causes and consequences of the disappearance of species. Random house, New York.

Etter, A. & W. van Wyngaarden 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean Region. *Ambio* 29 (7): 432-439.

Etter, A., C. McAlpine, S. Phinn, D. Pullar and H. Possingham 2006a. Characterizing a tropical deforestation wave: the Caquetá colonization front in the Colombian Amazon. *Global Change Biology* 12: 1409-1420.

Etter, A., C. McAlpine, D. Pullar and H. Possingham 2006b. Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79: 74-87

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.

Forman, R. & M. Godron. 1986. Landscape ecology. 619 Pp.

Gasparri I. & Grau R. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management* 258: 913–921.

Grau, H. R. & M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13: 16. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol13/iss2/art16/>

Guhl, A. 2008. Café y cambio de paisaje en Colombia, 1970-2005. Medellín: Fondo Editorial Universidad EAFIT - Banco de la República.

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

Janzen, D.H. 1983. Seasonal changes in abundance of large nocturnal Cag-beetles (Scarabaeidae) in Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos* 41: 274-283.

Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.

Lambin EF, H.J. Geist & E. Lepers. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 205–241.

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.

Mendoza, J.E. & A. Etter 2002. Multi-temporal analysis (1940-1996) of land cover changes in the southwestern Bogotá high-plain (Colombia). *Landscape and Urban Planning* 59: 147-158

Milles L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, & J.E Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33, 491–505.

Murphy, P.G. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

Murphy & Lugo 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. Pp. 9-29. In S.H Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (eds). Seasonally Dry Tropical Forest. NewYork. Pp.450.

Pennington R.T., D.E. Prado & C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. Journal of Biogeography, 27 261–273

PNUD 2010. Cesar: Análisis de la conflictividad. Bogotá. Pp. 64.

Rangel-Ch, J.O. (ed). 2008. Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía del Perijá. Pp. 708.

Rangel-Ch, J.O. & H. Arellano. 2010. Clima. En: Rangel-Ch., J.O. (ed). Colombia Diversidad Biótica IX: Ciénagas de Córdoba. Biodiversidad, Ecología y Manejo ambiental. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 818 pp.

Rangel-Ch J.O. & J.E. Carvajal. 2012. Clima de la región Caribe de Colombia. En Rangel-Ch., J.O. (ed). 2012. Colombia Diversidad Biotica XII. La región Caribe de Colombia.1046 pp.Bogotá D.C.

Rangel-Ch J.O.. 2012. La vegetación de la región Caribe de Colombia: composición florística y aspectos de la estructura. En Rangel-Ch., J.O. (ed). 2012. Colombia Diversidad Biotica XII. La región Caribe de Colombia.1046 pp.Bogotá D.C.

Repizzo, A.A. & C.A. Devia. 2008. Árboles y arbustos del valle seco del río Magdalena y de la región Caribe colombiana: su ecología y usos. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 332p.

Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Quesada, J.P. Rodríguez, J.M. Nassar, K.E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E.L. Zent, J.C. Calvo-Alvarado, M. Kalacska, L.Fajardo, J.A.Gamon & P. Cuevas-Reyes. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. Biotropica. 37(4): 477-485.

Skole D. & C. Tucker. 1993.Tropical Deforestation and Habitat Fragmentation in the Amazon: Satellite Data from 1978 to 1988. Science 25, 260: 1905-1910

Anexo 1. Contribución en hectáreas al cambio neto por tipo de cobertura en tres zonas piloto del bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia, departamento del Cesar, cuenca del río Cesar. El análisis en dos intervalos de tiempo entre 1984-1998 y 1998-2013. La lectura de la tabla se debe realizar en sentido vertical.

CONTRIBUCIÓN AL CAMBIO POR TIPO DE COBERTURA 1984-1998; 1998-2013										
ZONA NORTE 1984-1998	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cultivo de arroz			
Bosque denso	0	1359	-92	658	55	20	239			
Bosque ralo	-1359	0	526	2096	153	187	510			
Pastizal	92	-526	0	-681	473	112	311			
Pastizal con árboles	-658	-2096	681	0	223	348	500			
Zona muy intervenida	-55	-153	-473	-223	0	20	-17			
Zona urbana	-20	-187	-112	-348	-20	0	2			
Cultivo de arroz	-239	-510	-311	-500	17	-2	0			
ZONA NORTE 1998-2013	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cultivo de arroz	Cultivo de palma	Otros cultivos	Frutales

CONTRIBUCIÓN AL CAMBIO POR TIPO DE COBERTURA 1984-1998; 1998-2013										
Bosque denso	0	-389	-145	146	106	22	135	70	41	35
Bosque ralo	389	0	399	1163	231	70	2	29	4	0
Pastizal	145	-399	0	580	1370	224	-333	4	14	14
Pastizal con árboles	-146	-1163	-580	0	583	300	-310	90	29	4
Zona muy intervenida	-106	-231	1370	-583	0	32	-111	0	0	0
Zona urbana	-22	-70	-224	-300	-32	0	-7	-41	0	0
Cultivo de arroz	-135	-2	333	310	111	7	0	21	2	5
Cultivo de palma	-70	-29	-4	-90	0	41	-21	0	0	0
Otros cultivos	-41	-4	-14	-29	0	0	-2	0	0	0
Plantación Forestal	0	0	-14	0	0	0	0	0	0	0
Frutales	-35	0	-14	-4	0	0	-5	0	0	0
ZONA CENTRO 1984-1998	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cultivo de arroz	Cultivo de palma	Otros cultivos	Cuerpo de agua
Bosque denso	0	514	543	313	-30	1	-149	491	-13	31
Bosque ralo	-514	0	1017	351	-45	0	-297	309	131	53
Pastizal	-543	-1017	0	-182	-169	17	-1838	293	-12	13
Pastizal con árboles	-313	-351	182	0	-36	37	-835	569	20	94
Zona muy intervenida	30	45	169	36	0	0	-106	38	28	22
Zona urbana	-1	0	-17	-37	0	0	-1	0	0	0
Cultivo de arroz	149	297	1838	835	106	1	0	193	204	29
Cultivo de palma	-491	-309	-293	-569	-38	0	-193	0	0	0
Otros cultivos	13	-131	0	-20	-28	0	-204	0	12	1
Cuerpo de agua	-31	-53	-13	-94	-22	0	-29	0	-1	0
ZONA CENTRO 1998-2013	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cuerpo de agua	Cultivo de palma	Otros cultivos	Cultivo de maíz-yuca
Bosque denso	0	-318	-170	33	-12	0	70	536	-8	1
Bosque ralo	318	0	19	352	-37	23	8	890	-2	3
Pastizal	170	-19	0	132	-103	20	-24	1871	56	0
Pastizal con árboles	-33	-352	-132	0	-71	14	-24	1515	-28	0
Zona muy intervenida	12	37	103	71	0	11	8	74	-26	0
Zona urbana	0	-23	-20	-14	-11	0	-2	0	0	0
Cuerpo de agua	-70	-8	24	24	-8	2	0	0	-1	0
Cultivo de palma	-536	-890	-	-1515	-74	0	0	0	-1004	0
Otros cultivos	8	2	-56	28	26	0	1	1004	0	0
Cultivo de maíz-yuca	-1	-3	0	0	0	0	0	0	0	0
ZONA SUR 1984-1998	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cuerpo de agua	Vegetación acuática		
Bosque denso	0	1066	301	2847	36	0	67	854		
Bosque ralo	-1066	0	518	3109	12	7	-54	704		
Pastizal	-301	-518	0	903	-71	0	21	421		
Pastizal con árboles	-2847	-3109	-903	0	-116	0	-373	339		
Zona muy intervenida	-36	-12	71	116	-18	0	-6	18		
Zona urbana	0	-7	0	0	0	0	0	1		
Cuerpo de agua	-67	54	-21	373	6	0	0	114		
Vegetación acuática	-854	-704	-421	-339	0	-1	-114	0		

CONTRIBUCIÓN AL CAMBIO POR TIPO DE COBERTURA 1984-1998; 1998-2013									
ZONA SUR 1998-2013	Bosque denso	Bosque ralo	Pastizal	Pastizal con árboles	Zona muy intervenida	Zona urbana	Cultivo de palma	Vegetación acuática	Cuerpo de agua
Bosque denso	0	-818	793	-1220	29	0	28	-59	132
Bosque ralo	818	0	1039	-323	50	0	73	73	193
Pastizal	-793	-1039	0	-3851	282	0	130	-410	164
Pastizal con árboles	1220	323	3851	0	548	11	325	718	703
Zona muy intervenida	-29	-50	-282	-548	0	-2	37	-141	-6
Zona urbana	0	0	0	-11	2	0	0	0	0
Cultivo de palma	-28	-73	-130	-325	-37	0	0	-86	-2
Vegetación acuática	59	-73	410	-718	141	0	86	0	618
Cuerpo de agua	-132	-193	-164	-703	6	0	2	-618	0

CAPÍTULO II.

RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS

RIQUEZA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN BOSQUES SECOS ESTACIONALES DEL NORTE DE LA REGIÓN CARIBE DE COLOMBIA: EFECTOS DE BORDE Y DEL TAMAÑO DE LOS FRAGMENTOS

RESUMEN

Se evaluó los efectos de borde y de la cantidad de hábitat (área y forma de los fragmentos) sobre la riqueza, estructura y composición de las especies vegetales en bosques secos estacionales del Norte de la región Caribe de Colombia. En seis fragmentos de bosques de diferente tamaño y categorizados como grandes y pequeños, se hicieron 12 levantamientos de vegetación, seis en el borde y seis en el interior. Se caracterizó la composición florística y se midieron diversos parámetros estructurales de la vegetación, el DPA, el IVI, el IPF, coberturas relativas, área basal entre otras. En los fragmentos grandes se registraron 30 especies y en los fragmentos pequeños 29. Por tipo de hábitat en los bordes se registraron 32 especies y en los interiores 40, no se registraron diferencias significativas entre las categorías de tamaño de los fragmentos, pero sí entre los estratos arbustivos, de arbolitos y arbóreo inferior. Los fragmentos de bosques fueron agrupados en tres tipos de comunidades vegetales con rasgos distintivos en cuanto a composición, riqueza, dominancia y parámetros estructurales. Dada la naturaleza y los patrones estructurales observados en los fragmentos de bosque, las estrategias de conservación deben estar enfocadas hacia iniciativas dirigidas hacia la perpetuidad de la diversidad genética y la funcionalidad del bosque que asegure la provisión de servicios ecosistémicos.

INTRODUCCIÓN

La modificación del paisaje por actividades humanas puede tener efectos fuertes sobre las dinámicas y patrones de diversidad de animales y de plantas (Yahner 1988, Ries et al. 2004). Cuando una cobertura vegetal es transformada, se genera una zona de contacto entre dos hábitat contrastantes (por lo general uno antropogénico y otro natural), lo que produce una transición en la dinámica, diversidad y complejidad estructural de las comunidades de plantas (Laurance et al. 2002, Harper et al. 2005).

Con el fin de entender los procesos que se dan en los paisajes fragmentados diversos estudios se han enfocado en evaluar el efecto e influencia del borde, como uno de los efectos más significativos en la estructuración de las comunidades vegetales y de las condiciones ambientales que las

caracterizan (Didham & Lawton 1999, Ewers & Didham 2006; Ewers et al. 2007). Otra aproximación, ha sido el estudio de la relación especie/área, el cual busca establecer el efecto del tamaño de los parches sobre las especies en hábitats fragmentados (Scanlan 1981, Zacharias & Brandes 1990, Gignac & Dale 2007, Gonzalez et al. 2010). Muchas de estas investigaciones se han desarrollado en bosques tropicales, húmedos, muy húmedos y en bosques montanos (Fisher & Lindenmayer 2007). Los patrones observados muestran que las condiciones abióticas a través de los borde e interior de fragmentos de bosque (condiciones de luz, temperatura, humedad relativa, entre otras), afecta la composición y la riqueza de especies, lo que se refleja en ensamblajes diferentes entre los dos hábitats (Levenson 1981, Ranney et al. 1981, Ries et al. 2004, Harper et al., 2005). Otros autores han demostrado un efecto del tamaño de los fragmentos sobre la riqueza de especies de plantas (relación especie-área), sólo cuando se han considerado a algunas especies especialistas (ej. tolerantes a la sombra, Lawesson et al. 1998, Kolb & Diekmann 2004); también se ha documentado sobre la respuestas de las especies leñosas a efecto del tamaño del parche y efecto de borde de acuerdo con su modo de dispersión (Grashof 1997), las especies con dispersión por el viento son generalmente más afectadas que las especies con otros mecanismos de dispersión (ej. por aves, Bender et al. 1998).

Sin embargo, a pesar que los bosques secos estacionales presentan una alta fragmentación en su ámbito de distribución global y presentan una gran cantidad de bordes en pequeños fragmentos (por lo general altamente disturbados, ver Capítulo I), a lo largo del paisaje; son pocas las investigaciones enfocadas a evaluar la influencia del borde (IB) sobre la riqueza de especies o sobre sus parámetros estructurales en los bosques secos (Döbert 2011) o que aborden problemas correspondientes a la relación especie/área.

Las investigaciones en los bosques secos estacionales se han centrado principalmente en analizar la diversidad florística, la diversidad de formas de crecimiento, los aspectos reproductivos de las plantas, la respuesta de las especies de árboles a las temporadas secas y sobre aspectos biogeográficos (Gentry 1995, Murphy & Lugo 1995, Medina 1995, Holbrook et al. 1995, Pennington et al. 2009). En Colombia y en especial en la región Caribe se han caracterizado la diversidad florística, los patrones de distribución y la estructura y la composición de las comunidades vegetales, la mayoría de estos estudios se han basado en clasificaciones fitosociológicas, determinando la dominancia de los diferentes grupos jerárquicos y la descripción de los principales atributos

estructurales de los grupos de vegetación a escala local y regional (Carrillo-Fajardo et al. 2007, Cantillo et al. 2009, Rivera-Díaz et al. 2009, Arcila-Cardona et al. 2012, Rangel 2012, Rivera & Rangel 2012, Rodríguez et al. 2012, Valencia-Duarte et al. 2012).

El objetivo de este artículo fue determinar los efectos de borde y de la cantidad de hábitat (área y forma de los fragmentos) sobre la riqueza, estructura y composición de las especies vegetales en bosques secos estacionales del Norte de la región Caribe de Colombia. Como hipótesis se evaluó si los patrones de efecto de borde y de la relación especie/área y de la relación especie/forma en bosques secos estacionales, son moldeados por la historia de disturbio de los fragmentos que actúan como conductores dominantes de las comunidades vegetales actuales y que los hacen diferentes de los observados en otros tipos de bosques tropicales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El bosque seco tropical estacional era la formación vegetal más ampliamente distribuida en la planicie de la región Caribe de Colombia y es considerada como una de las más amenazadas del Neotrópico y al mismo tiempo menos conocida (Miles *et al.* 2006). El paisaje, en la actualidad, está compuesto por escasos fragmentos de bosques secos, principalmente secundarios, bosques de galería y rastrojos aislados uno de otro por una extensa matriz de pastizales.

El área de estudio está altamente transformada principalmente por el establecimiento de pastizales para ganadería vacuna y el cambio de uso del suelo para agricultura, con cultivos de arroz, maíz y yuca y para el establecimiento de plantaciones forestales de Eucalipto y en mayor medida de palma de aceite. La topografía es plana con pequeñas ondulaciones, que oscilan entre 50 y 140 m de elevación.

El clima del área de estudio se caracteriza por presentar montos de precipitación entre 1400 y 1850 mm, con régimen de distribución de lluvias de tipo bimodal-tetraestacional; los períodos de concentración de la pluviosidad se presenta de abril a junio y de agosto a noviembre, siendo octubre el mes con mayor precipitación (275 mm). Los períodos secos van de diciembre a marzo y en el mes de julio y/o julio, enero es el mes más seco (Rangel & Carvajal 2012).

La investigación se desarrolló en fragmentos de bosque seco estacional secundarios, con edades entre 25 y 30 años (ver Capítulo I), al norte de la región Caribe de Colombia (9°29'34"N, 73°41'59"O

- 10°29'13"N, 73°41'21"O), en el departamento del Cesar. Se establecieron dos categorías de fragmentos: Grandes, tres fragmentos con áreas mayores a 450 ha y Pequeños, tres fragmentos con áreas entre 40 y 80 ha. Dos de los fragmentos grandes (901 y 461 ha) estaban ubicados aledaños al sistema cenagoso de Zapatosa, los demás en las zonas secas y subxerofíticas al norte del departamento del Cesar, todos en el valle del río Cesar (Figura 1).

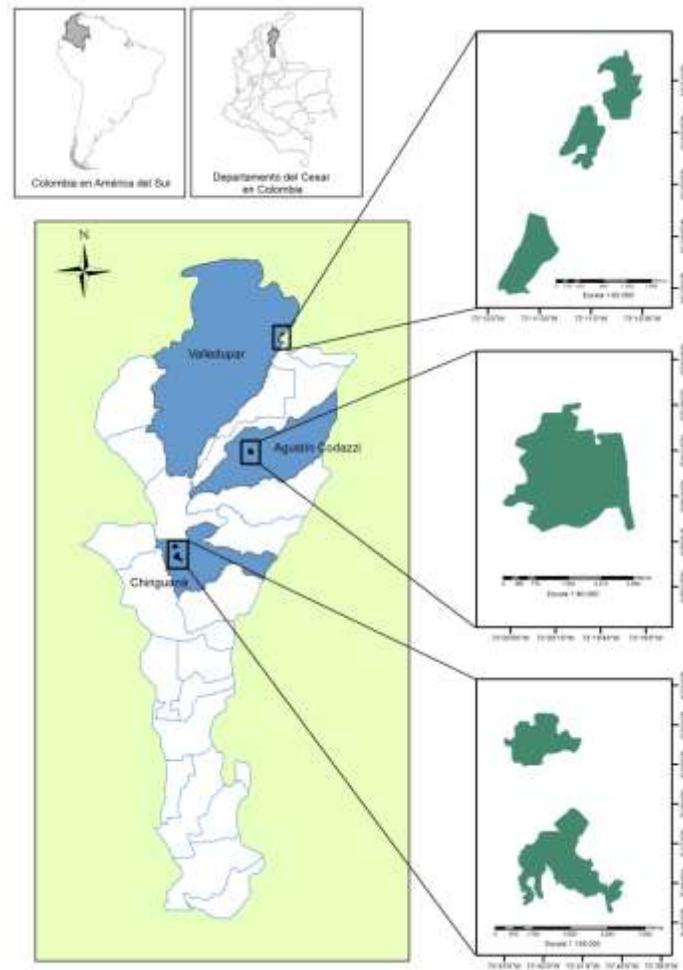


Figura 1. Área de estudio en el departamento del Cesar. En el Norte, fragmentos pequeños en localidades del municipio de Valledupar (Hacienda Río de Janeiro), en el Centro, un fragmento grande en el municipio de Agustín Codazzi y al Sur dos fragmentos grandes en el municipio de Chiriguán

Protocolo de muestreos

Entre mayo y septiembre de 2011, se realizó la toma de datos. En cada fragmento de bosque se establecieron dos parcelas (levantamientos de vegetación) de 500 m² (10 x 50 m), una en el borde y otra en el interior del bosque. Las parcelas del borde abarcaron desde el borde físico del fragmento hasta 50 m hacia el interior del bosque; las del interior desde 150 hasta 200 m al interior del bosque

con relación al borde físico. En cada parcela de borde e interior se hicieron subparcelas (10 x 2 m), establecidas a distancias predefinidas una de otra: 0, 13, 26, 39, 50 m, para obtener datos de coberturas a diferentes distancias del borde físico. El tamaño de la muestra fue de seis levantamientos para el borde y seis para el interior.

En cada levantamiento se registraron los individuos con una altura total mayor a 1.5 m y se obtuvieron datos fisionómicos según Rangel & Velázquez (1997): altura estimada (con ayuda de un clinómetro Smittybilt 791005), cobertura (longitud en metros del eje mayor y del eje perpendicular a éste, asumiendo una forma ovalada para la copa de los árboles, Rangel & Velázquez 1997) y el CAP (circunferencia a la altura del pecho). Se tomó una colección de referencia del material botánico de los levantamientos el cual fue prensado y fijado con alcohol al 70%.

Fase de laboratorio

Los ejemplares botánicos fueron determinados según las descripciones y las claves taxonómicas de Gentry (1982), con la ayuda de especialistas y por comparaciones con ejemplares de herbario. Posteriormente fueron depositados en el Herbario Nacional Colombiano (COL), del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Análisis de datos

Análisis estructurales y composicionales

Se construyeron tablas sinópticas para diferenciar los grupos de vegetación, a través del método cuantitativo de TWISPAN (Hill 1979), en el paquete estadístico PC-ORD v6 (McCune & Grace 2002). En este análisis, las muestras (levantamientos de vegetación por tamaño de fragmento y por tipo de hábitat), son ordenados inicialmente mediante promedios recíprocos (análisis de correspondencia) para mostrar la relación entre las especies y los levantamientos en un espacio reducido. Los levantamientos que comparten muchas especies en común van a aparecer más cerca entre sí, que los que tienen especies diferentes (Kent & Coker 1992).

Los grupos formados a partir del método de TWINSpan, fueron interpretados y corroborados a partir de un análisis manual de asociación de especies y clases de bosques. Este análisis se basó en el conocimiento de las especies (ecología, distribución, hábitos) y su asociación con determinados tipos de bosques acorde con las características observadas en el campo (Rangel & Velázquez, 1997). Los grupos fueron descritos por estratos, por composición florística y por las especies características con su respectivo valor de cobertura relativa promedio en cada hábitat (Rangel &

Velásquez, 1997). Para identificar si existían diferencias significativas entre especies pertenecientes a una comunidad, se utilizó la subrutina de perfil de similitud (SIMPROF) con 9999 simulaciones de Monte Carlo (PRIMER & PERMANOVA add-on; Clarke & Gorley 2006).

Se compararon los levantamientos de vegetación entre los fragmentos grandes y pequeños y entre los bordes e interiores de los bosques. Para esto se analizaron los parámetros descriptores de la fisionomía y estructura de cada hábitat muestreado: 1. distribución en clases de las alturas, con los arreglos para estratificación de la vegetación propuestos por Rangel & Lozano (1986): Arbóreo inferior (Ai) 25-12 m, Arbolitos (Ar) 12-5 m, Arbustivo (ar) 5-1,5 m, Herbáceo (H) 1,5-0,25 m, Rasante (R) < 0,25 m; 2. DAP (Diámetro a la Altura del Pecho), mediante la fórmula: $DAP = CAP/\pi$, donde CAP es la cintura a la altura del pecho (Rangel & Velásquez 1997); 3. Área basal, con la fórmula $AB = \pi/4 \times (DAP)^2$ y 4. Cobertura en metros cuadrados, $C1 = \frac{1}{2} \times (D2 \times D1)$, donde D2 es el diámetro menor y D1 el diámetro mayor.

Usando algunos de los parámetros estimados para los estratos arbóreos, se calcularon los Índices estructurales de Valor de importancia (IVI, Finol 1976) y de Predominio Fisionómico (IPF, Rangel & Garzón 1994). El IVI fue calculado como:

$$\sum \text{Densidad relativa (\%)} + \text{Dominancia relativa (\%)} + \text{Frecuencia relativa (\%)}$$

Donde:

Densidad relativa (%) = número de individuos de la especie / número total de individuos x 100.

Dominancia relativa (%) = área basal de la especie / área basal total x 100.

Frecuencia relativa (%) = número de veces o submuestras en que se repite una especie / número total de submuestras x 100.

El IPF se estimó para diferenciar las especies dominantes en cada estrato arbóreo dentro de los hábitats de borde e interior, mediante la fórmula:

$$IPF = \text{Dominancia relativa (\%)} + \text{Densidad relativa (\%)} + \text{Cobertura relativa (\%)} \text{ por estrato.}$$

Donde:

Dominancia relativa (%) = área basal de la especie / área basal total por estrato x 100

Densidad relativa (%) = número de individuos de la especies / número total de individuos por estrato x 100.

Cobertura relativa (%) = cobertura de una especie / Cobertura total por estrato x 100.

La sumatoria del IVI y el IPF para todas las especies que se incluyen en el análisis tiene un valor máximo de 300 (Rangel y Velásquez, 1997), sin embargo este valor se hace relativo (con valores máximos del 100%) mediante la expresión:

IVI Rel (%) = ((IVI *100) / 300) y IPF Rel. (%) = ((IPF *100) / 300), respectivamente

Con el fin de detectar si existen efectos entre cuatro factores (clases de tamaño; área del fragmento; hábitat; y estrato) sobre los parámetros fisionómicos y estructurales de la vegetación se realizó un análisis multivariado de varianza con permutaciones (PERMANOVA). Como tratamiento previo al análisis de PERMANOVA, se transformaron a raíz cuadrada los valores de los parámetros y posteriormente se construyó una matriz de similitud de Bray-Curtis. El PERMANOVA detecta la variación en la similitud entre pares de sujetos a través de 9999 permutaciones aleatorias de los residuales bajo un modelo reducido y la suma parcial de cuadrados de los residuales (tipo III) en el programa PRIMER v6.1.14 & PERMANOVA addon v1.0.4 (Clarke & Gorley 2006, Anderson et al. 2008). Este procedimiento tiene el mejor desempeño y poder estadístico dentro de los ANOVAS multifactoriales (Anderson & Ter Braak 2003). Dado que el PERMANOVA es un análisis de varianza, modificado para trabajar a partir de permutaciones, sus resultados no se comparan con los valores clásicos de las tablas de distribución de F, sino con los valores permutados 9999 veces. Con este fin, Anderson (2001) modificó la prueba de Fisher del ANOVA por una versión análoga y multivariada llamada Pseudo-F la cual es calculada directamente a partir de la distancia de similitud de BrayCurtis entre pares de sujetos y los valores de p se obtienen usando permutaciones. El diseño experimental tuvo cuatro factores: 1. Clases de tamaño (fijo) con dos categorías niveles (grandes y pequeños); 2. Área del fragmento, con seis niveles (41 ha, 46 ha, 69 ha, 466 ha, 541 ha, 901 ha) anidadas en las clases de tamaño (al azar); 3. Hábitat (fijo) con dos niveles (borde, interior); 4. Estrato (fijo) con tres niveles (arbustivo, arbolitos y arbóreo inferior).

Relación especie/área y especie/forma

Se evaluó la relación entre la riqueza de especies y el área y la forma de los fragmentos (SAR), mediante un análisis de regresión logarítmica. Los valores de riqueza, área y forma, se

transformaron con logaritmo base 10 antes del análisis para lograr su normalidad, el análisis se realizó en el programa SPSS v20 (IBM Corp. 2011).

El área y forma de los fragmentos se calculó con la extensión Patch Analyst en el programa ArcMap versión 10.0 (ESRI, Inc.). La forma se calculó con el Índice de Patton (1975), con la fórmula $\text{Forma} = P/2 \sqrt{\pi A}$. Donde P es el perímetro de los fragmentos y A, el área.

Análisis de influencia del borde

Se analizó la influencia del borde sobre las coberturas relativas de los estratos herbáceos, arbustivos, arbolitos y arbóreo inferior, estimando la variación en la significancia (SEI), la magnitud (MEI) y la distancia (DEI) de la influencia del borde (IB, Harper et al. 2005, Dodonov et al. 2013). Estos análisis se hicieron por separado para los bordes e interiores de las comunidades vegetales definidas por los anteriores análisis (TWINSPAN, SIMPROF).

El SEI se definió como la presencia o ausencia de significancia estadística, el MEI se definió como la medida en la cual la cobertura de los estratos difieren entre el hábitat de borde e interior y se calculó aplicando la ecuación de Harper *et al.* (2005): $(b-i)/(b+i)$, donde b = es la cobertura del estrato en el borde e i = es la cobertura del estrato en el interior. La magnitud de la IB varía entre -1 y +1, y alcanza valores de 0 cuando no existe una IB (Harper *et al.* 2005). El DEI se estimó por medio de una prueba de aleatorización para evaluar la influencia del borde (RTEI, Harper & MacDonald 2011, Dodonov 2011, Dodonov et al. 2013), con una rutina en el paquete estadístico R 2.12 (R Development Core Team 2012, Dodonov 2011). El procedimiento incluyó: 1.El cálculo del MEI a distancias dadas del borde, 2. La creación de un conjunto de datos agrupados con los valores para el borde y los valores de referencia (valores de interior), 3. La asignación de valores de aleatorizaciones (número de transectos de borde y número de mediciones para cada transecto) y 4. 10000 permutaciones por separado para cada distancia, que fueron usadas para la significancia del MEI (Dodonov et al. 2013). El SEI fue considerado significativo si al menos una distancia entre 0 y 10 m fue significativa y el DEI se estimó como la distancia más lejana del borde que fue precedida por no más de un consiguiente valor no significativo (Harper & MacDonald 2011, Dodonov 2011, Dodonov et al. 2013).

RESULTADOS

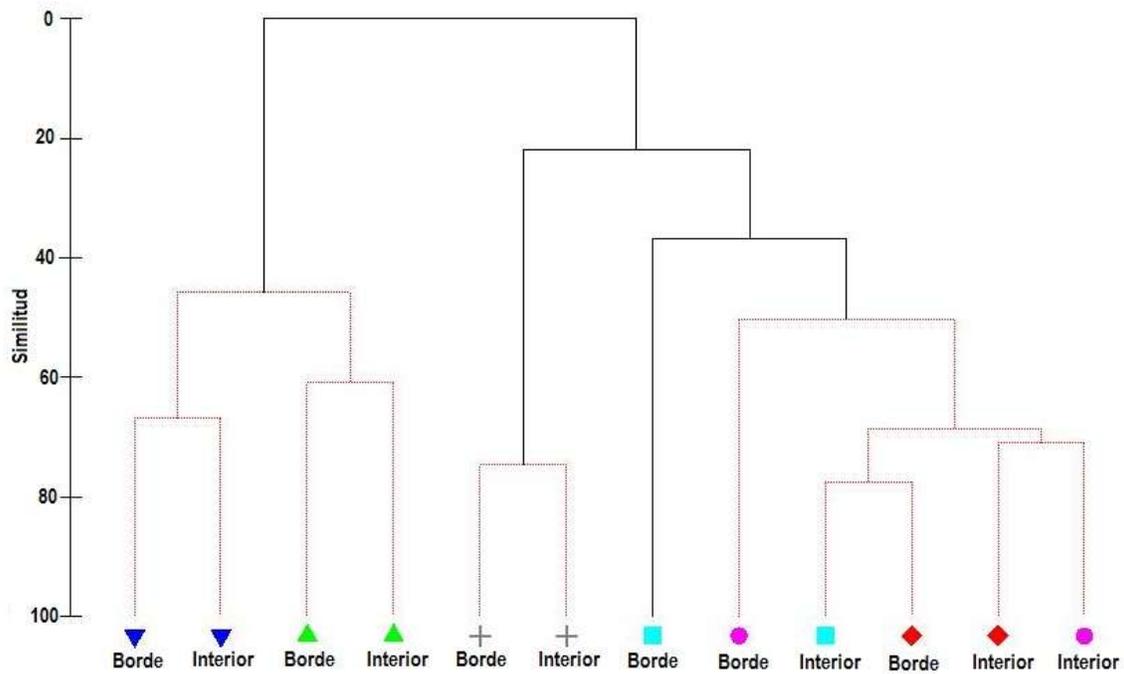
Composición florística

Se registraron 828 individuos de 23 familias y 49 especies. En los fragmentos grandes se registraron 30 especies, en los fragmentos pequeños 29. Por tipo de hábitat en los bordes se registraron 32 especies y en los interiores 40 (Anexo 1). La estructura de la vegetación no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los fragmentos grandes y pequeños ($F = 1,9128$; $P(\text{perm}) = 0,1131$), ni entre los hábitat de borde e interior ($F = 1,9128$; $P(\text{perm}) = 0,1131$). Se presentaron diferencias entre los estratos arbóreos ($F = 12,319$; $P(\text{perm}) = 0,0001$): El estrato arbustivo y de arbolitos fueron diferentes ($t = 3,4144$; $P(\text{perm}) = 0,0189$), el arbóreo inferior fue estadísticamente diferente de arbustivo ($t = 3,4441$; $P(\text{perm}) = 0,0009$) y del de arbolitos ($t = 3,0893$, $P(\text{perm}) = 0,0002$).

Se presentaron diferencias entre las áreas de los fragmentos anidadas dentro de las categorías de grandes y pequeños ($F = 6,8051$, $P(\text{perm}) = 0,0001$), así: los fragmentos grandes de 901 y 466 ha no presentaron diferencias estadísticas ($t = 1,0734$, $P(\text{perm}) = 0,2521$) y estos dos fueron diferentes del fragmento de 541 ha ($t = 2,5593$, $P(\text{perm}) = 0,0009$ y $t = 2,7324$, $P(\text{perm}) = 0,0046$). Los fragmentos pequeños no presentaron diferencias entre ellos ($t = 1,0544$, $P(\text{perm}) = 0,2521$). Esta diferenciación permite el agrupamiento de los fragmentos de bosques en tres tipos comunidades vegetales (Tabla 1), la comunidad 1 (fragmentos grandes de 901 y 466 ha), son bosques dominados por las especies *Guazuma ulmifolia*, *Attalea butyracea* y *Samanea saman*; la comunidad 2 (fragmento de 541 ha), son bosques de *Albizia niopoides*, *Vachellia macracantha*, *Crateva tapia* y *Ceiba pentandray* la comunidad 3 (fragmentos pequeños), son bosques dominados por *Bulnesia arborea*, *Pereskia guamacho*, *Celtis trinervia* y *Prosopis juliflora* (Figura 2). Dentro de los bordes e interiores de las tres comunidades vegetales se presentaron diferencias significativas ($F = 8,3119$, $P(\text{perm}) = 0,0001$): los bordes e interiores de los fragmentos que conforman la comunidad 1 y 2 no presentaron diferencias ($t = 1,812$; $P(\text{perm}) = 0,0675$) y los que conforman a la comunidad 3 fueron estadísticamente diferentes ($t = 1,5481$; $P(\text{perm}) = 0,0467$, Tabla 1, Anexo 1).

Tabla 1. Arreglo general de la vegetación de seis fragmentos de bosque seco tropical estacional al norte de la región Caribe de Colombia. El arreglo de los grupos, se describe con base en la composición florística, en las especies características y en atributos como cobertura relativa de las especies (Rangel & Velásquez, 1997; Avella & Rangel 2012).

LOCALIDAD	466 ha		901 ha		541 ha		46 ha		69 ha		41 ha	
LEVANTAMIENTO	Lev1	Lev2	Lev3	Lev4	Lev11	Lev12	Lev10	Lev9	Lev5	Lev6	Lev7	Lev8
HÁBITAT	Borde	Int.	Int.	Borde	Borde	Int.	Int.	Borde	Borde	Int.	Borde	Int.
<i>Guazuma ulmifolia</i>	40	41	22	33	47	20						
<i>Attalea butyracea</i>		27	10	3								
<i>Handroanthus ochraceus</i>	4	1			6	1	52		2,25			
<i>Samanea saman</i>	41	20	11		16	11						
<i>Spondias mombin</i>	1		3									
<i>Lecythis minor</i>		1	1									
<i>Piptadenia flava</i>	15		13	2	2	6	24					
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>			6	1								
<i>Cordia collococca</i>			31	2								
<i>Albizia niopoides</i>					29	5						10
<i>Vachellia macracantha</i>					7	1	5					
<i>Crateva tapia</i>					10	4						
<i>Ceiba pentandra</i>					13	15						
<i>Machaerium arboreum</i>					0,4	5	2					
<i>Eschweilera sp.</i>					3	3						
<i>Bulnesia arborea</i>					5	7		1	9	7	11	8
<i>Pereskia guamacho</i>								1	1	7	1	1
<i>Celtis trinervia</i>									31	24	2	5
<i>Prosopis juliflora</i>					2		1	4	19	9		10
<i>Ruprechtia ramiflora</i>					1	2		3		15		1
<i>Cnidioscolus urens</i>									1	1	1	1
<i>Pithecellobium dulce</i>			4		2	1	6	2			1	2
<i>Seguiera americana</i>								1			1	
<i>Lonchocarpus sanctae-marthae</i>								2	4	1		
OTRAS ESPECIES												
<i>Achantocarpus</i> (Lev6/0,14)												
<i>Bursera simaruba</i> (Lev 9/1,4)												
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Lev 5/1,45)												
<i>Caesalpinia punctata</i> (Lev 10/0,1)												
<i>Capparidastrium frondosum</i> (Lev 2/4,5)												
<i>Coccoloba cordata</i> (Lev 10/0,1)												
<i>Coccoloba coronata</i> (Lev 3/1,2)												
<i>Coccoloba obtusifolia</i> (Lev 9/8,4; Lev 11/0,4)												
<i>Coccoloba sp.</i> (Lev 3/0,5)												
<i>Copernicia tectorum</i> (Lev 7/11,6)												
<i>Casearia arguta</i> (Lev 2/1,35)												
<i>Cordia alliodora</i> (Lev 2/2)												
<i>Cordia dentata</i> (Lev 10/2,5)												
<i>Crescentia cujete</i> (Lev 11/1,4)												
<i>Fareamea occidentalis</i> (Lev 3/0,75)												
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Lev 10/0,7)												
<i>Quadrella odoratissima</i> (Lev 10/2,5)												
<i>Randia sp</i> (Lev 2/1,2)												
<i>Schaefferia frutescens</i> (Lev 5/0,65; Lev 9/1,1)												
<i>Tabebuia rosea</i> (Lev 2/0,7)												
<i>Tabemamontana amygdalifolia</i> (Lev 10/2,8)												
<i>Aspidosperma polyneurum</i> (Lev 10/1,75)												
<i>Astronium graveolens</i> (Lev 8/3,5)												
<i>Gliricidia sepium</i> (Lev 1/13,7)												
<i>Cedrela odorata</i> (Lev 11/1,35)												



Bray Curtis. Comunidad vegetal 1. ▲ 466 ha, ▼ 901 ha; Comunidad vegetal 2 + 541 ha; Comunidad vegetal 3
 ■ 46 ha, ◆ 69 ha, ● 41 ha.

La riqueza total de especies no mostró una relación logarítmica significativa, con el logaritmo del área de los fragmentos (Figura 3). Este patrón también se observó entre la riqueza y la forma de los fragmentos.

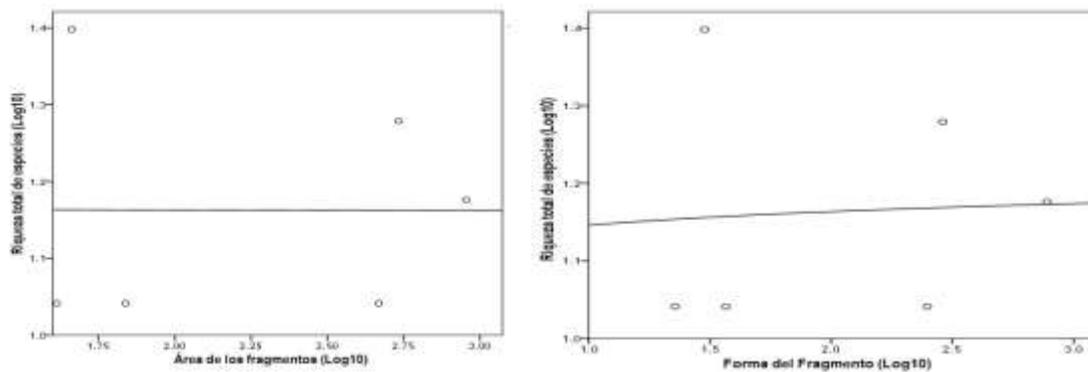


Figura 3. Relación entre la riqueza total de especies arbóreas y el área de los fragmentos (Izquierda, $R = 0,001$, $P = 0,995$) y con la forma de los fragmentos (derecha, $R = 0,003$, $P = 0,920$). Los valores de riqueza, área y forma fueron transformados con \log_{10} .

Estructura y fisionomía de la vegetación

Se encontraron diferencias significativas entre los estratos ($F= 12,319$; P (perm)= 0,0001): los estratos arbóreo inferior y arbustivo no fueron diferentes entre las comunidades ($t= 1,9072$; P (perm)=0,101; $t= 0,74973$; P (perm)=0,5636). El estrato de arbolitos fue diferente entre las comunidades ($t= 1,7474$, P (perm)=0,05).

Los estratos arbóreo inferior, arbolitos y arbustivo, variaron en mayor o menor porcentaje dependiendo de la comunidad y el tipo de hábitat. En las comunidades 1 y 2 (fragmentos Grande), el estrato arbóreo inferior presentó una cobertura relativa de 21% y son importantes las especies *Albizia niopoides* (17,2%), *Guazuma ulmifolia*(11,6%), *Piptadenia flava*(11,4%) y *Samanea saman*(13,8%). En el estrato de arbolitos, con una cobertura relativa del 75%, dominaron las especies *Guazuma ulmifolia* (33,6%), *Piptadenia flava* (6,6%), *Attalea butyracea* (13,1%) y *Cordia collococca* (31,4%). El estrato arbustivo presentó una cobertura relativa del 14,2%, son importantes las especies *Guazuma ulmifolia* (3,8%), *Handroanthus ochraceus* (2,5%), *Piptadenia flava* (8%), *Cordia collococca* (3,8%, Figura 4).

En la estratificación vertical de la comunidad 3 se presentó la siguiente condición: el estrato arbóreo inferior presentó una cobertura relativa de 15,4%, con predominio de las especies *Bulnesia arborea* (9,8%) y *Piptadenia flava* (21,1%). En el estrato de arbolitos, con una cobertura relativa de 33,4%, dominaron las especies *Bulnesia arborea* (7,2%), *Prosopis juliflora*(8,3%), *Handroanthus ochraceus*(27,1%), *Ruprechtia ramiflora*(15,4%). El estrato arbustivo presentó una cobertura del 36,4% y fueron importantes las especies *Bulnesia arborea*(11,7%), *Celtis trinervia*(14,4%), *Pereskia guamacho*(1,7%), *Schaefferia frutescens*(2,4%, Figura 4).

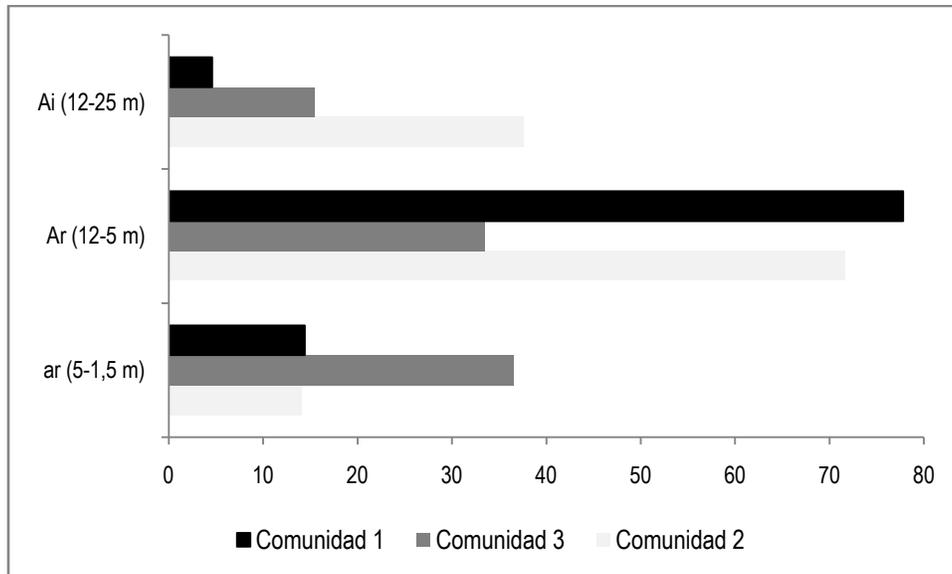


Figura 4. Diagrama estructural de los fragmentos grande y pequeño en el norte de la región Caribe de Colombia. Ai = arbóreo inferior; Ar = arbolitos; ar = arbustivo.

En las comunidades 1 y 2, los borde presentaron un estrato arbóreo inferior con una cobertura relativa de 63,8% y dominado por las especies *Albizia niopoides* (29%) y *Guazuma ulmifolia* (17%); un estrato de arbolitos (65,6%), fue dominado por *Guazuma ulmifolia*(40%), *Piptadenia flava* (6,3%) y *Gliricidia sepium*(9,6) y un estrato arbustivo (13,2), dominado por *Piptadenia flava* (7,5%), *Handroanthus ochraceus* (3,9%) y *Guazuma ulmifolia* (4,4%). El hábitat de interior de estas comunidades, en el estrato de arbóreo inferior (6,8%), se presentó como especie importante a *Piptadenia flava* (6%), en el estrato de arbolitos (85,5%), las especies dominantes fueron *Guazuma ulmifolia* (27,9%), *Attalea butyracea* (18,6%) y *Cordia collococca* (31,4%) y en el estrato arbustivo (15,2), dominaron las especies *Guazuma ulmifolia* (3,6%) y *Cordia collococca* (6,6%, Figura 5).

En la comunidad 3, las coberturas relativas por estratos y sus especies dominantes presentaron los siguientes valores: en el borde no se registraron elementos del estrato arbóreo inferior; el estrato de arbolitos tuvo una cobertura relativa de (16,6%) y las especies dominantes fueron *Bulnesia arborea* (7,8%), *Prosopis juliflora* (11,6%) y *Lonchocarpus sanctae-marthae* (3,8%), en el estrato arbustivo (44,3%) dominaron las especies *Celtis trinervia* (27,6%), *Bulnesia arborea* (11,9%) y *Copernicia tectorum* (11,6%). En los interiores el estrato arbóreo inferior presentó una cobertura relativa de 15,4% y estuvo dominado por las especies *Bulnesia arborea* (7,8%) y *Piptadenia flava* (6,3%). El estrato de arbolitos (50,3%) estuvo dominado por *Bulnesia arborea* (6,9%), *Handroanthus ochraceus* (52%) y *Ruprechtia ramiflora* (15,4%) y el estrato arbustivo (31,8), presentó como especies

importantes a *Bulnesia arborea* (6,5%), *Schaefferia frutescens*(5,4 %) y *Pereskia guamacho*(0,8%, Figura 3). En general, no se presentaron diferencias entre la estructura de los estratos en los hábitat de borde e interior ($F=0,76016$, P (perm)= 0,5221).

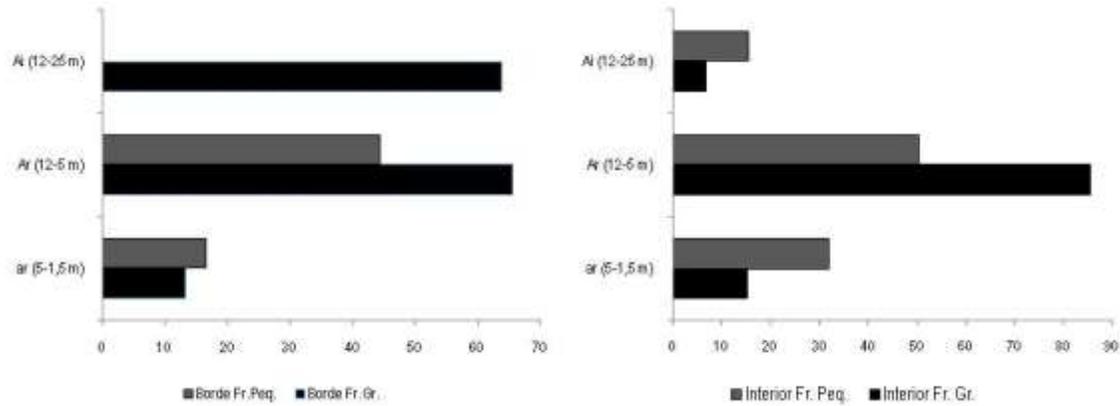


Figura 5. Diagrama estructural de los hábitats de Borde e Interior en tres comunidades vegetales en el norte de la región Caribe de Colombia. Ai = arbóreo inferior; Ar = arbolitos; ar = arbustivo.

Los valores de IVI e IPF fueron estadísticamente diferentes entre las comunidades (Tabla 2, $F=6,8051$, P (perm)= 0,0001), pero no entre los hábitat de Borde e Interior ($F=0,76016$, P (perm)= 0,5221). Las especies con mayor IVI e IPF, tanto en bordes con interiores de las comunidades 1 y 2 fueron las especies *Guazuma ulmifolia*, *Albizia niopoides*, *Piptadenia flava* y *Samanea samany* en la comunidad 3, fueron *Bulnesia arborea*, *Prosopis juliflora*, *Pereskia guamachoy* *Pithecellobium dulce* (Figura 6).

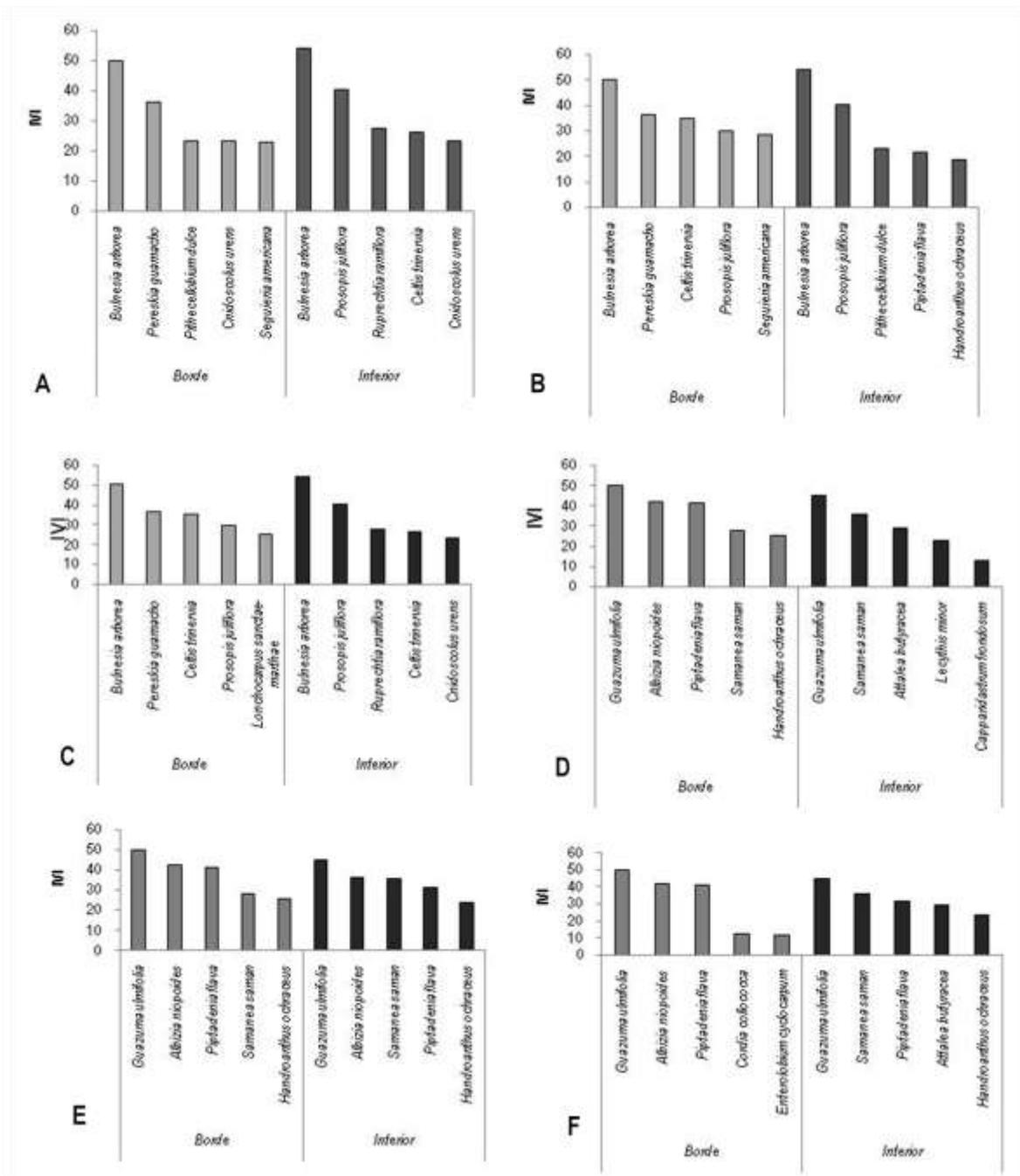


Figura 6. Diagramas estructurales del IVI por tipo de hábitat en fragmentos de bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. A-C Comunidad vegetal 3; D Comunidad vegetal 2 y E-F comunidad vegetal 1.

Tabla 2. Parámetros estructurales estimados en levantamientos de vegetación en fragmentos grandes y pequeños y en los hábitats de borde e interior al norte de la región Caribe de Colombia. Los valores medios fueron obtenidos de los seis levantamientos de vegetación que se hicieron en cada categoría de tamaño.

Parámetros estructurales	Categoría de Tamaño				Hábitat								Prueba T (Frag grandes vs Fragmentos Peq.)	
	Grande		Pequeño		Borde-Frag G		Interior-Frag G		Borde-Frag P		Interior-Frag P		t	P-value
	Media	DE	Media	DE	Media	DE	Media	DE	Media	DE	Media	DE		
% COB	2,174	2,079	0,874	1,051	2,312	2,513	2,051	1,643	0,876	0,767	0,970	1,336	11,85	0,00
DAP	12,790	12,906	11,043	9,026	11,646	11,067	12,049	11,739	11,746	10,395	11,622	10,440	2,29	0,02
AB	0,026	0,087	0,016	0,036	0,020	0,040	0,022	0,092	0,019	0,064	0,019	0,047	2,26	0,02
IPF	22,829	14,970	32,344	21,383	20,907	12,704	22,369	14,911	34,353	21,273	30,983	21,352	-7,04	0,00
IVI	29,542	14,393	34,841	14,417	30,999	14,970	27,085	12,966	35,697	11,882	34,167	16,725	-5,19	0,00

VARIACIÓN DE LA COBERTURA POR TIPO DE ESTRATO – INFLUENCIA DEL BORDE

No se presentó variación en la influencia del borde, ni en distancia, ni en magnitud para las coberturas de los estratos herbáceos y arbóreos (Figura 7, Anexo 1). El MEI mostró valores cercanos a cero, positivos para los cuatro estratos en la comunidad 1 y negativos para los estratos herbáceos y de arbolitos de la comunidad 2. Los valores menores en MEI se presentaron en la comunidad 3 (Figura 7, Anexo 1).

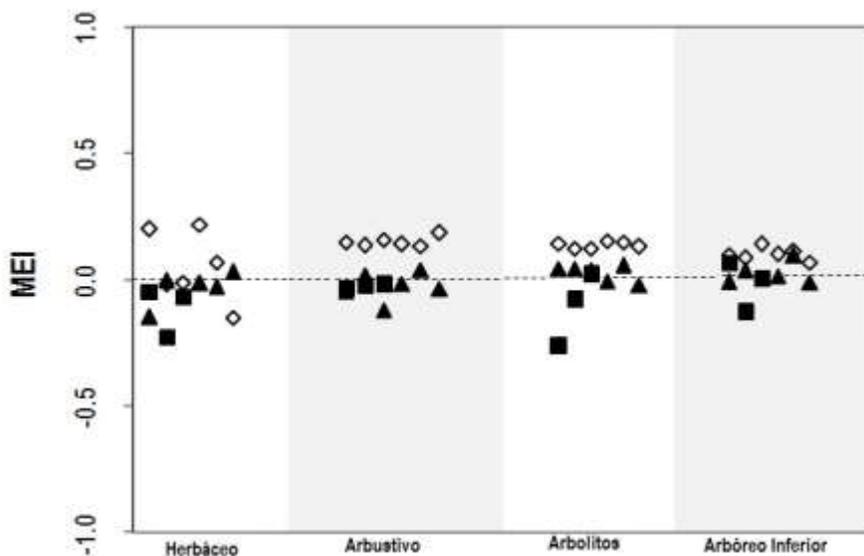


Figura 7. Variación de la magnitud de influencia del borde para las tres comunidades vegetales estudiadas para la cobertura relativa de los estratos herbáceo, arbustivo, arbolitos y arbóreo inferior. *Rombos* representan la comunidad vegetal 1, *cuadrados* a la comunidad vegetal 2 y *triángulos* a la comunidad vegetal 3.

La influencia del borde no fue significativa para la cobertura de los estratos arbóreos y herbáceos, excepto para el estrato arbustivo de la comunidad 1, donde se notó un cambio en el parámetro con

relación a los valores de referencia (valores de interior, anexo 1) a distancias superiores a los 50 m la magnitud de IB.

DISCUSIÓN

La riqueza de especies vegetales en el área de estudio fue similar entre tamaños de fragmentos y entre los hábitat de borde e interior y estuvo representada por la flora típica de la vegetación climax de las áreas de inundación de las ciénagas (comunidad 1; Tabla 1, Anexo 1) y de las zonas secas y semiáridas (comunidad 2 y 3; Tabla 1, Anexo 1) al norte de la llanura de la región Caribe (Rivera & Rangel 2012) y cuya estructura es típica de bosques secundarios (Avella & Rangel en prensa) como en la mayor parte del área original de distribución de los bosques secos en la región Caribe y Colombia (Rangel 2012).

Relación de la riqueza y la composición florística y el área de los fragmentos

Al considerar los levantamientos en su totalidad, el área de los parches no explicó la variación en el número de especies. De manera general las relaciones positivas son un patrón más frecuente entre la riqueza de especies leñosas y el área del bosque (Hopkins 1955, González et al. 2010) y que al parecer es un patrón general de muchos taxones (Lomolino 2000).

La ausencia de relación entre el área de los fragmentos y la riqueza de especies o una relación negativa ha sido documentada en otros tipos de bosques tropicales de montaña, húmedos y de zonas templadas (Levenson 1981, Dunn & Loehle 1988, Lawesson et al. 1998, Cayuela et al. 2006) y puede estar dada no solo por el tamaño del fragmento sino por el contexto de la matriz y la migración de especies entre parches de hábitat (Pardini et al. 2010). Este patrón es explicado, por la respuesta de las especies en función a sus rasgos de historia de vida como ha sido mencionado y demostrado en muchos estudios (Ewers & Didham 2006). Teniendo en cuenta la condición actual y el origen de los bosque seco estacional de la región Caribe, otros factores podrían tener mayor relevancia en la explicación del patrón de riqueza observado, el mosaico de parches con diferente tiempo de regeneración en un mismo fragmento (Capítulo I), la edad de los fragmentos (que se ve reflejado en ganancias de áreas en los últimos 30 años, sin que esto implique un acercamiento a las condiciones florísticas y estructurales originales, ver capítulo I), el régimen de disturbio (ej. tala

selectiva de madera y ramoneo y pisoteo de ganado, que se asocia con una menor diversidad de árboles a escala local y un notable impacto sobre las especies de sucesión tardía (Cayuela *et al.* 2006), el establecimiento temprano de especies pioneras (ej. especies de Malvaceae y Fabaceae), que se ven reflejado en los estadios finales de regeneración por su dominancia y sus mayores aportes a la estructura del bosque (mayores coberturas, IVI, IPF y área basal) y los rasgos de historia de vida y formas de crecimiento adaptados a las condiciones climáticas, cambios en la temperaturas y la distribución de los pulsos de precipitación que juegan un papel importante en la distribución y una baja complejidad florística (riqueza de especies) de los bosques secos, si se compara con los bosques húmedos (Gentry 1982, Murphy & Lugo 1986). Estos hechos muestran como las perturbaciones históricas son conductores predominantes de las comunidades de árboles actuales en los bosques secos y que son factores dominantes de la riqueza local, más que el área y la forma de los fragmentos.

Murphy & Lugo (1986) observaron que dos comunidades de bosque seco tropical podrían presentar una baja similitud con respecto a composición florística y a la estructura de la vegetación. Nuestros resultados indican que los fragmentos grandes y pequeños mostraron diferentes combinaciones de especies dominantes y co-dominantes y por lo tanto representan diferentes comunidades, patrón registrado en bosques secos de otras latitudes (Sagar & Singh 2006). La baja similitud en la composición de especies entre las comunidades vegetales de los fragmentos grandes y pequeños, antes que la influencia del área de los fragmentos, refleja las diferencias en las condiciones del hábitat, la influencia de los cuerpos de agua y las distancias entre los sitios, a distancia más grande entre un par de sitios la similitud disminuye significativamente (Figuras 1 y 2).

Estructura de la vegetación y efecto de borde en los bosques secos estacionales

La riqueza, la composición y la estructura de la vegetación no tuvo diferencias significativas entre los hábitat de borde e interior, este hecho podría estar explicado por una serie de fenómenos no exclusivos. El primero podría ser un efecto del diseño de la investigación, la cual no pretendía entender, según lo propuesto por Didham *et al.* (2012), los efectos aditivos y la interacción no lineal entre el contexto del paisaje, el tamaño y forma del hábitat, efectos de borde y calidad de matriz. Los procesos de regeneración natural tienen atributos particulares ligados con el ambiente

físico y la estacionalidad, lo cuales hacen posible una dispersión más homogénea de las semillas en el área boscosa (Vieira&Scariot 2006), la marcada estacionalidad (época seca, con una duración entre 4 y/o 5 meses, en la cual se pierde el 70% o más del follaje, Murphy & Lugo 1986), permite una mayor circulación de los vientos, mayor entrada de luz, menor humedad relativa, mayores temperaturas por toda el área del fragmento, lo cual se relaciona con el establecimiento, en las etapas iniciales de regeneración, de una flora adaptada a estas condiciones ‘adversas’ y a los recursos limitantes (ej. disponibilidad de agua), que se refleja actualmente en una estructura y composición no diferencial entre los hábitat de borde e interiores (pocas especies agrupan más del 50% de la totalidad de la cobertura relativa, el IVI, el IPF y el área basal). Estos procesos hacen que no se observen los patrones generales que se documentan para otros bosques tropicales (con mayor humedad y sin estacionalidad), donde los parámetros bióticos y abióticos (Murcia 1995, Ewers & Didham 2006), generan una gran influencia en los procesos ecológicos, desde los bordes hacia el interior de los bosques, lo cual se ve reflejado en una mayor riqueza, abundancia y una composición diferencial en las zonas de borde (González et al. 2010).

Los resultados sugieren que el efecto de borde en la diversidad florística (riqueza, estructura y composición), difiere entre bosques húmedos y secos en los trópicos. Para los bosques húmedos, Laurence et al. (2002), documentaron varias distancias de penetración de la influencia del borde entre los cinco y 400 m, dadas por diversas variables entre las que están la invasión de plantas adaptadas a los disturbios, alta cobertura de sotobosque, crecimiento acelerado de plántulas, incremento de claros por caída de árboles. En la selva húmeda tropical en México, Williams-Linera et al. (2001) determinó que el efecto de borde en la estructura vegetal no variaba después de los 20 a 40 m hacia el interior y se estabilizaba después de los 5 años subsiguientes a la deforestación inicial. Para los bosques secos estacionales se han documentado distancias mayores de cerca de 2 km en los bosques secos de Costa Rica (Janzen 1988) y de más de 3 km en los bosques secos de Tailandia (Döbert 2011), para el área de estudio estas distancias podrían ser mayores teniendo en cuenta los resultados y las caracterizaciones detalladas de riqueza, composición y estructura hechas por Avella & Rangel (en preparación) y Delgado & Rangel (en preparación), donde no se muestran diferencias en estos parámetros en los levantamientos de vegetación, realizados en los bordes e interiores de los bosques. Estas diferencias entre las distancias de penetración del efecto de borde pueden estar ligadas a parte de los factores climáticos y estacionales mencionados, a las dinámicas de cierre que se dan después de las perturbaciones, la cual puede ser mayor a los cinco años (etapa

de post-cerramiento) que mencionan Laurance et al. (2002), para los bosques amazónicos. Se estima que pueden estar entre 10 y 12 años dado por la alta sequedad y la radiación solar que pueden imponer fuertes restricciones ambientales para producción, la creación, la supervivencia y el crecimiento de los propágulos, especialmente en entornos de pasto (Vieira et al. 2008); además de la baja aparición de lianas y el predominio de especies de porte bajo, entre 7 y 12 m de altura en los bosques secos neotropicales (Gentry 1982).

Conservación de los fragmentos de bosque seco tropical estacional

Los resultados expuestos muestran que los fragmentos estudiados, tanto grandes como pequeños, no se acercan a su condición original-potencial en cuanto a asociaciones, comunidades y alianzas vegetales (Rangel 2012), en especial los fragmentos grandes con mayor asociación a cuerpos de agua. Es importante considerar que para el año 1500 quedaba el 65% del Bosque seco tropical original de Colombia por lo que este tipo de formación vegetal ya se encontraba fragmentada hace más de cinco siglos (Etter et al. 2008). Esta apreciación muestra a la planicie del norte de la región Caribe de Colombia como un nuevo sistema ("novel ecosystem"; Hobbs et al. 2009), híbrido o nuevo propiamente dicho, para los cuales se necesitan nuevos enfoques para su manejo, donde se tengan en cuenta los componentes ecológicos y culturales, para mantener la resiliencia y resistencia del sistema (Díaz & Cabido 2001), acorde con la histórica huella ecológica que ha tenido (Etter et al. 2011).

Teniendo en cuenta que, debido al régimen de disturbio asociado a la idiosincrasia de cada lugar, los intentos de volver a los sistemas a su condición histórica, en cuanto a las características bióticas y abióticas pueden no ser posibles y las actividades de gestión dirigidas a la eliminación de las características indeseables de ecosistemas nuevos podrían alterar los procesos ecológicos actuales (Seastedt et al. 2008), dependiendo de la redundancia funcional y su aporte a los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido 2001), las iniciativas para el manejo y conservación deben estar enfocadas hacia la perpetuidad de la diversidad genética y la funcionalidad del bosque que asegure la provisión de servicios ecosistémicos. La dinámica de los factores tensionantes que actúan de manera sinérgica con la fragmentación en la alteración de las comunidades arbóreas (Tabarelli 2002, Avella & Rangel 2012), tales como la tala, la quema de bosques y la caza de los dispersores de semillas principales vertebrados dentro de los remanentes de bosque pueden llevar a las comunidades vegetales de paisajes fragmentados a experimentar estados transicionales inestables que nunca sucederían en ambientes sin perturbación antropogénica (Laurance et al. 2011). En este

sentido, el hiperdinamismo de los sistemas es uno de los mayores retos en la gestión para la conservación de la biodiversidad de paisajes fragmentados (Laurance et al. 2002). En este sentido, restringir el uso del suelo de los fragmentos de bosque bajo alguna de las figuras de protección existentes en Colombia, aunado con esquemas de pago por servicios ecosistémicos (hídricos, de carbono o biodiversidad; Ruiz-Agudelo et al. 2013) que permitan integrar a la comunidad local con la conservación, contribuiría a mitigar el problema, con el concurso eficiente del componente político (ministerio, corporaciones, ONG's), en gestión activa con la comunidad científica.

LITERATURA CITADA

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

Anderson, M.J. & C.J. F. Ter braak. 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 73, 85–113.

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

Arcila-Cardona, A.M, C. Valderrama-Ardila & P. Chacón de Ulloa. 2012. Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13 (2): 86 – 101.

Bender, D.J., T.A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: ameta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79, 517–533.

Carrillo-Fajardo, M., O. Rivera-Díaz, & R. Sánchez-Montaño. 2007. Caracterización florística y estructural del Bosque Seco Tropical del cerro Tasajero, San José de Cúcuta (Norte de Santander), Colombia. *Actual Biol.* 29 (86): 55 – 73.

Cantillo, E., H. Arellano-P, & Rangel-CH, J.O. 2009. Patrones de la estructura y la riqueza de la vegetación de la serranía del Perijá, sectores norte y centro. En: Colombia Diversidad Biotica VIII. Media y Baja Montaña de la Serranía de Perijá.

Cayuela, L., D.J. Golicher, J.M.R Benayas, M. Gonzalez-Espinosa, ,N. Ramirez-Marcial. 2006. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropicalmontane forests. *Journal of Applied Ecology* 43, 1172–1181.

Clarke K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.

Didham R.K. & J.H. Lawton. 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica* 31(1), 17–30.

- Didham, R.K., V. Kapos & R.M. Ewers. 2012.** Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161–170.
- Döbert, T. 2011.** Fragmentation, Edge Effects and Regeneration of Tropical Dry Dipterocarp Forest in Thailand. Thesis, Master of Science; University of Otago.
- Dodonov P. 2011.** Influência de borda na vegetação e microclima no cerrado paulista. MSc thesis, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (Pos-Graduation Program in Ecology and Natural Resources), Universidade Federal de São Carlos, Brazil.
- Dodonov, P., K.A. Harper & D.M. Silva-Matos. 2013.** The role of edge contrast and forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant Ecology International Journal*, 214, 1345-1358.
- Dunn, C.P. & C. Loehle. 1988.** Species–area parameter estimation: testing the null model of lack of relationship. *Journal of Biogeography* 15, 721–758.
- 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*, 98:1, 2 – 23.
- Etter, A., C.A. McAlpine, L. Seabrook & K.A. Wilson. 2011.** Incorporating temporality and biophysical vulnerability to quantify the human spatial footprint on ecosystems. *Biological Conservation* 144: 1585–1594
- Ewers, R.M. & R.K. Didham. 2006.** Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117–142.
- Ewers, R.M., S. Thorpe & R.K. Didham, 2007.** Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88, 96–106.
- Finol, H. 1976.** Estudio fitosociológico de las unidades 2 y 3 de la reserva forestal de Carapo, Estado de Barinas. *Acta Bot. Venez.* 10, 15-103.
- Gentry, A.H. 1982.** Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry A.H. 1995.** Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-190. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 459. New York
- Gignac, L.D., Dale, M.R.T., 2007.** Effects of size, shape, and edge on vegetation remnants of the upland boreal mixed-wood forest in agro-environments of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Botany* 85, 273–284.
- Gonzalez, M., S. Ladet, M. Deconchat, A. Cabanettes, D. Alard & G. Balent. 2010.** Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management* 259, 266–274
- Grashof-Bokdam, C. 1997.** Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science* 8, 21–28

Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Essen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19, 768-782.

Harper, K.A. and S.E. Macdonald. 2011. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method. *Ecosphere*. 2, art94.

Hill, M.O. 1979. TWINSpan: A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University: New York, USA.

Hopkins, B., 1955. The species–area relations of plant communities. *J. Ecol.* 43, 409–426.

Holbrook N.M., J.L. Whitbeck & H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 243-270. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 459. New York.

Hobbs R.J., E.S. Higgs & C.M. Hall. 2009. Novel Ecosystems Intervening in the new ecological world order. 367 pp.

IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 105-116.

Kent, M., & P. Coker. 1992. *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. CRC Press, Londres. 363 pp.

Kolb, A. & M. Diekmann. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15, 199–208.

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Burna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P., Gascon, C., Bierregard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*. 16: 605-618.

Lawesson, J.E., G. de Blust, C. Grashof, L. Firbank, O. Honnay, M. Hermy, P. Hobitz & L.M. Jensen. 1998. Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 106, 235–245.

Levenson, J.B., 1981. Woodlots as biogeographic islands in Southeastern Wisconsin. In: Burgess, R.L., Sharpe, D.M. (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes*. Springer-Verlag, New York, pp. 13–66.

Lomolino, M.V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography* 27, 17–26.

Fischer, J. & D.B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography* 16, 265-280.

McCune, B. & Grace, J.B. (with Urban, D.L.) 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, US.

- Mendoza, H. 1999.** Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21 (1): 70-94.
- Medina E. 1995.** Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. Pp. 221-238. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 459. New York.
- Milles L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, & J.E Gordon. 2006.** A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33, 491–505.
- Murphy, P.G. & A. E. Lugo. 1986.** Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy P.G. & A.E. Lugo. 1995.** Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-29. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 459. New York.
- Pardini R., A. Bueno, T.A. Gardner, P.I. Prado & J.P. Metzger. 2010.** Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5: e13666
- Pennington, T., M. Lavin & A. Oliveira-Filho. 2009.** Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 437-457.
- Rangel-Ch., J. O. & A. Garzón. 1994.** Aspectos de la estructura, de la diversidad y de la dinámica de la vegetación del Parque Regional Natural Ucumarí. Pp. 85-108. En: J. O. Rangel (ed.), Ucumarí: un caso típico de la diversidad biótica andina. Edición de la CARDER, Pereira.
- Rangel-Ch., J.O. & A. Velásquez. 1997.** Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel-Ch., J.O., P. Lowy & M. Aguilar. *Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia*: 59-87. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Rangel-Ch & J.E. Carvajal. 2012.** Clima de la región Caribe de Colombia. En Rangel-Ch., J.O. (ed). 2012. *Colombia Diversidad Biotica XII. La región Caribe de Colombia*. 1046 pp. Bogotá D.C.
- Ranney, J.W., M.C. Bruner & J.B. Levenson. 1981.** The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: Burgess, R.L., Sharpe, D.M. (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes*. Springer-Verlag, New York, pp. 67–95.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004.** Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:491-522.
- Rivera-Díaz, O., J.L. Fernández-Alonso, C.A. Vargas-Rincón & J.O. Rangel-Ch. 2009.** Caracterización Florística de las franjas tropical, subandina, y andina, de La Serranía Del Perijá, Colombia. En: Rangel-Ch. J. O. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía del Perijá* 708 pp.

Rivera-Díaz, O., & J.O. Rangel-Ch. 2012. Diversidad de Espermatofitos de la región Caribe colombiana. En: Rangel-Ch., J. O. (Ed). 2012. Colombia Diversidad Biotica XII. La región Caribe de Colombia. Universidad nacional de Colombia-Instituto de Ciencia Naturales. 1046 pp. Bogotá D.C.

Rodríguez, G. M., K. Banda, B. Reyes & A.C. Estupiñán-González. 2012. Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana* 13 (2): 7-39.

Ruiz-Agudelo, C.A., M. L. Zárate, A.M. Cortes-Gómez, C. Bello, G. Tirado-Muñoz, J. E. Gualdrón-Duarte, C.A. Riveros, R. Mariño, O. Rodríguez, J.V. Rodríguez-Mahecha & F. Arjona. 2013. Hacia una economía verde en Colombia: Diseño e implementación de un esquema de Pago por Servicios Ecosistémicos (PSE) en el marco del ordenamiento territorial. Fases de diseño e implementación temprana. Caso cuenca del río Ranchería. Departamento de la Guajira – Colombia. Reflexiones sobre el Capital Natural de Colombia No. 3. Conservación Internacional Colombia. Bogotá, D.C. 196 pp.

Valencia-Duarte, J., I Trujillo-Ortiz & O. Vargas-Ríos. 2012. Dinámica de la vegetación en un enclave semiárido del río Chicamocha, Colombia. *Biota Colombiana* 13 (2):40-65.

Sagar R. & J.S. Singh .2006. Tree density, basal area and species diversity in a disturbed dry tropical forest of northern India: implications for conservation. *Environmental Conservation*, 3, 256-262

Scanlan, M.J., 1981. Biogeography of forest plants in the Prairie-Forest Ecotone in Western Minnesota. In: Burgess, R.L., Sharpe, D.M. (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes*. Springer-Verlag, New York, pp.97–124.

Vieira, D.L.M. & A.Scariot. 2006. Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology*, 14, 11-20.

Williams-Linera, G., V. Dominguez-Gastelu, M.E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12, 1091–1102.

Yahner R. H. 1988. Changes in Wildlife Communities Near Edges. *Conservation Biology*, vol 2 (4), pp 333–339.

Zacharias, D. & D. Brandes. 1990. Species–area relationships and frequency—Floristic data analysis of 44 isolated woods in north-western Germany. *Vegetatio* 88, 21–29.

Anexo 1. Cálculos de la Influencia del Borde (Distancia de influencia del borde, Magnitud de la influencia Significancia de influencia del borde). VMD Valor Medio de la Distancia, MEI Magnitud de Influencia del Borde, * Significancia de una cola para que la distancia fuera significativamente menor que el interior, ** Significancia de una cola para que sea más alta que el interior, *** Significancia de dos colas. Los datos fueron calculados usando el scrip para R creado por Dodonov (2011).

[]	COMUNIDAD 1																			
	Estrato Herbáceo					Estrato Arbustivo					Estrato Arbolitos					Estrato Arbóreo inferior				
	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***
[1.]	35.98	0.20	0.94	0.06	0.13	53.40	0.15	1.00	0.00	0.00	53.60	0.13	0.96	0.04	0.07	50.02	0.08	0.83	0.17	0.34
[2.]	23.10	-0.02	0.47	0.53	0.95	51.84	0.14	0.98	0.02	0.04	51.54	0.11	0.92	0.08	0.16	48.64	0.07	0.78	0.23	0.45
[3.]	23.49	-0.01	0.49	0.51	0.98	54.50	0.16	1.00	0.00	0.00	51.66	0.11	0.92	0.08	0.16	54.24	0.12	0.92	0.08	0.15
[4.]	37.30	0.22	0.95	0.05	0.11	52.38	0.14	0.99	0.01	0.01	54.88	0.14	0.97	0.03	0.05	50.18	0.08	0.85	0.15	0.31
[5.]	27.46	0.07	0.69	0.31	0.62	51.82	0.14	0.99	0.01	0.02	54.16	0.13	0.96	0.07	0.04	51.18	0.09	0.86	0.14	0.28
[6.]	17.66	-0.152	0.2	0.8	0.4	57.66	0.19	1.00	0.00	0.01	52.40	0.12	0.92	0.08	0.17	47.18	0.05	0.72	0.28	0.56
[]	COMUNIDAD 2																			
	Estrato Herbáceo					Estrato Arbustivo					Estrato Arbolitos					Estrato Arbóreo inferior				
	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***
[1.]	32.50	-0.05	0.42	0.60	0.84	53.56	-0.03	0.32	0.70	0.63	32.56	-0.26	0.03	0.97	0.07	61.67	0.05	0.81	0.23	0.46
[2.]	22.50	-0.23	0.20	0.82	0.41	54.58	-0.02	0.38	0.63	0.76	47.08	-0.09	0.16	0.85	0.32	42.36	-0.14	0.06	0.95	0.12
[3.]	31.25	-0.07	0.38	0.63	0.76	55.00	-0.02	0.38	0.65	0.76	56.94	0.01	0.55	0.46	0.92	55.00	-0.01	0.46	0.57	0.92
[]	COMUNIDAD 3																			
	Estrato Herbáceo					Estrato Arbustivo					Estrato Arbolitos					Estrato Arbóreo inferior				
	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***	VMD	MEI	*	**	***
[1.]	20.02	-0.15	0.07	0.93	0.13	48.30	-0.05	0.20	0.80	0.40	56.37	0.03	0.73	0.27	0.55	48.00	-0.02	0.28	0.73	0.55
[2.]	26.83	0.00	0.51	0.49	0.98	55.33	0.02	0.66	0.35	0.70	56.37	0.03	0.72	0.28	0.56	52.30	0.02	0.64	0.36	0.72
[3.]	23.72	-0.07	0.27	0.73	0.54	41.50	-0.12	0.03	0.97	0.06	55.65	0.03	0.66	0.34	0.68	49.15	-0.01	0.38	0.62	0.76
[4.]	26.35	-0.01	0.48	0.52	0.96	51.44	-0.01	0.31	0.69	0.62	51.00	-0.02	0.36	0.65	0.71	50.17	0.00	0.45	0.55	0.90
[5.]	25.55	-0.03	0.42	0.58	0.84	57.41	0.04	0.83	0.17	0.34	57.58	0.04	0.80	0.20	0.40	58.75	0.08	0.97	0.03	0.06
[6.]	28.79	0.03	0.64	0.36	0.73	49.23	-0.04	0.21	0.79	0.42	49.75	-0.03	0.28	0.72	0.57	47.82	-0.03	0.30	0.70	0.60

Anexo 2. Principales aspectos estructurales de la vegetación en fragmentos de bosques seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia

Fragmento/Hábitat	No. Sp	Estrato	Sp x Est.	% Cob x Est.	Prom. Den. Rel.	Prom. AB Rel	Prom. IPF Rel	Prom. IVI Rel	Densidad Rel. %	AB Rel. %	IPF Rel. %	IVI Rel. %
Frag. 41 ha/Borde	6	Arbolitos	1	1.93	100.00	100.00	100.00	18.49	<i>Copemicia tectorum</i> (100)	<i>Copemicia tectorum</i> (100)	<i>Copemicia tectorum</i> (100)	<i>Copemicia tectorum</i> (18.4)
		Arbustivo	6	14.11	14.90	19.70	17.10	26.70	<i>Copemicia tectorum</i> (55.1)	<i>Copemicia tectorum</i> (95.3)	<i>Copemicia tectorum</i> (77.6)	<i>Bulnesia arborea</i> (50.09)
									<i>Cnidioscolus urens</i> (17.2)	<i>Astronium graveolens</i> (31.5)	<i>Astronium graveolens</i> (17.5)	<i>Pereskia guamacho</i> (36.24)
									<i>Pereskia guamacho</i> (3.45)		<i>Bulnesia arborea</i> (17.1)	<i>Pithecellobium dulce</i> (23.27)
Frag. 41 ha/Interior	8	Arbolitos	5	20.8	17.4	11.7	15.2	31.4	<i>Bulnesia arborea</i> (56.5)	<i>Bulnesia arborea</i> (41.4)	<i>Bulnesia arborea</i> (46)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)
									<i>Celtis trinervia</i> (13)	<i>Prosopis juliflora</i> (12.5)	<i>Celtis trinervia</i> (13)	<i>Prosopis juliflora</i> (40.3)
									<i>Prosopis juliflora</i> (8.7)		<i>Prosopis juliflora</i> (8.9)	<i>Celtis trinervia</i> (26)
		Arbóreo inferior	2	9.9	50	50	66.7	47.1	<i>Bulnesia arborea</i> (80)	<i>Bulnesia arborea</i> (50)	<i>Bulnesia arborea</i> (76.7)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)
									<i>Prosopis juliflora</i> (20)	<i>Prosopis juliflora</i> (50)	<i>Prosopis juliflora</i> (56.7)	<i>Prosopis juliflora</i> (40.3)
									<i>Bulnesia arborea</i> (53.7)	<i>Bulnesia arborea</i> (72.3)	<i>Bulnesia arborea</i> (63.4)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)
Arbustivo	8	22.2	12.7	12.5	12.6	28.7	<i>Pereskia guamacho</i>	<i>Prosopis juliflora</i> (15.4)	<i>Pereskia guamacho</i>	<i>Prosopis juliflora</i>		

Fragmento/Hábitat	No. Sp	Estrato	Sp x Est.	% Cob x Est.	Prom. Den. Rel.	Prom. AB Rel	Prom. IPF Rel	Prom. IVI Rel	Densidad Rel. %	AB Rel. %	IPF Rel. %	IVI Rel %	
									(17.8)		(8.5)	(40.3)	
										<i>Pereskia guamacho</i> (11)	<i>Prosopis juliflora</i> (9.1)	<i>Celtis trinervia</i> (26.2)	
Frag. 46 ha/Borde	13	Arbolitos	4	14.5	25	25.0	25.0	34.5	<i>Bulnesia arborea</i> (63.4)	<i>Celtis trinervia</i> (36)	<i>Bulnesia arborea</i> (50)	<i>Bulnesia arborea</i> (50)	
									<i>Prosopis juliflora</i> (18.1)	<i>Bulnesia arborea</i> (26.7)	<i>Prosopis juliflora</i> (23.1)	<i>Celtis trinervia</i> (34.9)	
										<i>Prosopis juliflora</i> (23.5)	<i>Celtis trinervia</i> (16.8)	<i>Prosopis juliflora</i> (29.8)	
		Arbustivo	11	72.8	9.8	9.8	9.8	25.5	<i>Bulnesia arborea</i> (44.9)	<i>Bulnesia arborea</i> (60.3)	<i>Bulnesia arborea</i> (48.13)	<i>Bulnesia arborea</i> (50)	<i>Pereskia guamacho</i> (36.2)
									<i>Celtis trinervia</i> (33.6)	<i>Celtis trinervia</i> (13.5)	<i>Celtis trinervia</i> (30.1)	<i>Pereskia guamacho</i> (36.2)	
										<i>Pereskia guamacho</i> (11.3)	<i>Pereskia guamacho</i> (5.5)	<i>Celtis trinervia</i> (34.9)	
Frag. 46 ha/Interior	17	Arbolitos	7	91.6	14.3	14.3	14.3	21.6	<i>Handroanthus ochraceus</i> (55.8)	<i>Piptadenia flava</i> (63.8)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (48.8)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)	
									<i>Piptadenia flava</i> (17.6)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (33.7)	<i>Piptadenia flava</i> (35.9)	<i>Pithecellobium dulce</i> (23.1)	
									<i>Pithecellobium dulce</i> (11.7)			<i>Piptadenia flava</i> (21.6)	
		Árboreo inferior	1	21.1	100.0	100.0	100.0	100.0	21.7	<i>Piptadenia flava</i> (100)	<i>Piptadenia flava</i> (100)	<i>Piptadenia flava</i> (100)	<i>Piptadenia flava</i> (21.7)
										<i>Schaefferia frutescens</i> (41.6)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (43.1)	<i>Schaefferia frutescens</i> (22.8)	<i>Prosopis juliflora</i> (40.3)
Arbustivo	12	27.3	8.8	8.3	8.5	15.6	<i>Piptadenia flava</i> (16.6)	<i>Prosopis juliflora</i> (16.1)	<i>Piptadenia flava</i> (20.2)	<i>Piptadenia flava</i> (21.6)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (18.8)		
							<i>Handroanthus ochraceus</i> (8.3)	<i>Piptadenia flava</i> (14.8)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (18.4)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (18.8)			
Frag. 69 ha/Borde	9	Arbolitos	5	33.55	20	20	20	30.3	<i>Bulnesia arborea</i> (38.7)	<i>Prosopis juliflora</i> (60)	<i>Prosopis juliflora</i> (50.9)	<i>Bulnesia arborea</i> (50)	
									<i>Prosopis juliflora</i> (35.4)	<i>Bulnesia arborea</i> (26.6)	<i>Bulnesia arborea</i> (28.7)	<i>Celtis trinervia</i> (34.9)	
									<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (16.1)	<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (7)	<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (11.4)	<i>Prosopis juliflora</i> (29.8)	
		Arbustivo	8	46.3	12.5	12.5	12.5	30.7	<i>Celtis trinervia</i> (53.7)	<i>Celtis trinervia</i> (41.4)	<i>Celtis trinervia</i> (48.9)	<i>Bulnesia arborea</i> (51)	
									<i>Bulnesia arborea</i> (13.4)	<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (17.9)	<i>Bulnesia arborea</i> (12.9)	<i>Pereskia guamacho</i> (36.2)	
									<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (11.9)	<i>Pereskia guamacho</i> (14.8)	<i>Lonchocarpus sanctaemarthae</i> (12.9)	<i>Celtis trinervia</i> (35)	
Frag. 69 ha/Interior		Arbolitos	5	38.78	25	25	25	21.7	<i>Bulnesia arborea</i> (46.1)	<i>Celtis trinervia</i> (36.4)	<i>Bulnesia arborea</i> (35.9)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)	
									<i>Ruprechtia ramiflora</i> (34.6)	<i>Bulnesia arborea</i> (32)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (28.3)	<i>Prosopis juliflora</i> (40.3)	
									<i>Prosopis juliflora</i> (13.4)	<i>Prosopis juliflora</i> (18.7)	<i>Prosopis juliflora</i> (18.6)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (27.3)	
		Arbustivo	7	46.3	14.3	14.3	11.4	28.0	<i>Bulnesia arborea</i> (46.8)	<i>Bulnesia arborea</i> (38.1)	<i>Bulnesia arborea</i> (34.6)	<i>Bulnesia arborea</i> (54)	
									<i>Ruprechtia ramiflora</i> (25.5)	<i>Prosopis juliflora</i> (37.4)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (21.3)	<i>Prosopis juliflora</i> (40.3)	
									<i>Prosopis juliflora</i> (14.8)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (22.4)	<i>Prosopis juliflora</i> (17.6)	<i>Celtis trinervia</i> (26.2)	
Frag. 466 ha/Borde		Arbolitos	6	87.5	16.7	12.6	17.0	35.2	<i>Guazuma ulmifolia</i> (35.1)	<i>Piptadenia flava</i> (29.7)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (32.3)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (49.8)	
									<i>Piptadenia flava</i> (29.7)	<i>Samanea saman</i> (25.4)	<i>Samanea saman</i> (28.7)	<i>Albizia niopoides</i> (42.1)	
									<i>Gliricidia septium</i> (16.2)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (15.7)	<i>Piptadenia flava</i> (25.7)	<i>Piptadenia flava</i> (41.3)	
		Arbustivo	4	22.2	25	25	25	32.2	<i>Handroanthus ochraceus</i> (36.6)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (33.9)	<i>Piptadenia flava</i> (42.2)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (49.8)	
									<i>Piptadenia flava</i> (36.6)	<i>Spondias mombin</i> (31.3)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (25.7)	<i>Piptadenia flava</i> (41.3)	
									<i>Guazuma ulmifolia</i> (23.3)	<i>Piptadenia flava</i> (28.4)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (20.8)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (25.5)	
Frag. 466 ha/Interior		Arbolitos	3	88.6	33.3	8.1	24.9	36.5	<i>Guazuma ulmifolia</i> (50)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (14.8)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (37.1)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
									<i>Attalea butyracea</i> (38.4)	<i>Attalea butyracea</i> (5.7)	<i>Attalea butyracea</i> (24.8)	<i>Samanea saman</i> (35.6)	
									<i>Samanea saman</i> (11.5)		<i>Samanea saman</i> (12.7)	<i>Attalea butyracea</i> (29)	
		Árboreo inferior	1	6	100	100	100	45	<i>Guazuma ulmifolia</i> (100)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (100)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (100)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
									<i>Cappariadstrum frondosum</i> (45.4)	<i>Cappariadstrum frondosum</i> (45.1)	<i>Cappariadstrum frondosum</i> (43)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
									<i>Guazuma ulmifolia</i> (27.2)		<i>Guazuma ulmifolia</i> (22)	<i>Lecythis minor</i> (22.6)	
Arbustivo	4	11.6	25	12.0	19.8	23.0	<i>Tabebuia rosea</i> (18.1)			<i>Cappariadstrum frondosum</i> (12.8)			
							<i>Guazuma ulmifolia</i> (25.4)	<i>Crateva tapia</i> (25)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (36)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (49.8)			
							<i>Ceiba pentandra</i> (9)	<i>Pithecellobium dulce</i> (20)	<i>Ceiba pentandra</i> (15.3)	<i>Albizia niopoides</i> (42.1)			
Frag. 541 ha/Borde		Arbolitos	15	69.3	6.7	6.7	9.1	21.6	<i>Crateva tapia</i> (9)	<i>Ceiba pentandra</i> (17.6)	<i>Crateva tapia</i> (15.7)	<i>Piptadenia flava</i> (41.3)	

Fragmento/Hábitat	No. Sp	Estrato	Sp x Est.	% Cob x Est.	Prom. Den. Rel.	Prom. AB Rel	Prom. IPF Rel	Prom. IVI Rel	Densidad Rel. %	AB Rel. %	IPF Rel. %	IVI Rel %
	Arbóreo inferior		5	63.8	20	20	20	31.4	<i>Pithecellobium dulce</i> (7.2)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (14.6)	<i>Pithecellobium dulce</i> (11.8)	<i>Samanea saman</i> (27.9)
									<i>Albizia niopoides</i> (33.3)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (73.7)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.6)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (49.8)
									<i>Guazuma ulmifolia</i> (33.3)	<i>Albizia niopoides</i> (14.3)	<i>Albizia niopoides</i> (31)	<i>Albizia niopoides</i> (42.1)
									<i>Samanea saman</i> (16.6)	<i>Samanea saman</i> (10.7)	<i>Samanea saman</i> (16.3)	<i>Samanea saman</i> (27.9)
									<i>Prosopis juliflora</i> (25)	<i>Bulnesia arborea</i> (49.2)	<i>Bulnesia arborea</i> (21.6)	<i>Piptadenia flava</i> (41.3)
									<i>Eschweilera spp</i> (18.7)	<i>Samanea saman</i> (11.2)	<i>Prosopis juliflora</i> (16.8)	<i>Samanea saman</i> (27.9)
	Arbustivo		12	13.7	10.9	8.3	9.2	16.0	<i>Bulnesia arborea</i> (12.5)	<i>Prosopis juliflora</i> (10.7)	<i>Samanea saman</i> (13)	<i>Eschweilera spp</i> (12.5)
									<i>Piptadenia flava</i> (12.5)	<i>Eschweilera spp</i> (9.3)	<i>Eschweilera spp</i> (11.2)	<i>Vachellia macracantha</i> (12.3)
									<i>Ceiba pentandra</i> (22.5)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (23.5)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (24.6)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)
									<i>Guazuma ulmifolia</i> (22.5)	<i>Ceiba pentandra</i> (17)	<i>Ceiba pentandra</i> (19.8)	<i>Albizia niopoides</i> (36.3)
Frag. 541 ha/Interior	Arbolitos	13	73.9	7.7	7.7	7.7	21.5	<i>Bulnesia arborea</i> (12.9)	<i>Pithecellobium dulce</i> (14.7)	<i>Bulnesia arborea</i> (10.3)	<i>Samanea saman</i> (35.6)	
								<i>Piptadenia flava</i> (66.6)	<i>Piptadenia flava</i> (97.1)	<i>Piptadenia flava</i> (72.1)	<i>Piptadenia flava</i> (31.4)	
								<i>Albizia niopoides</i> (33.3)	<i>Albizia niopoides</i> (2.8)	<i>Albizia niopoides</i> (27.8)	<i>Albizia niopoides</i> (14.1)	
								<i>Guazuma ulmifolia</i> (36.3)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (79.8)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (35.5)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
	Arbóreo inferior	2	11.4	50	50	50	22.7	<i>Handroanthus ochraceus</i> (18.1)	<i>Machaerium arboreum</i> (6.4)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (19.6)	<i>Handroanthus ochraceus</i> (23.5)	
								<i>Ruprechtia ramiflora</i> (13.6)		<i>Machaerium arboreum</i> (15.4)	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (12.5)	
	Arbustivo	8	14.4	12.5	12.5	12.5	16.5	<i>Guazuma ulmifolia</i> (66.6)	<i>Albizia niopoides</i> (56.9)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (58.9)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (49.8)	
								<i>Albizia niopoides</i> (20)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (30.1)	<i>Albizia niopoides</i> (28.3)	<i>Albizia niopoides</i> (42.1)	
	Frag. 901 ha/Borde	Arbolitos	4	41	25	24.3	24.8	36.3	<i>Attalea butyracea</i> (33.3)	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (47.4)	<i>Cordia collococca</i> (34.4)	<i>Albizia niopoides</i> (42.1)
									<i>Cordia collococca</i> (33.3)	<i>Cordia collococca</i> (41.3)	<i>Attalea butyracea</i> (28.4)	<i>Cordia collococca</i> (12)
Arbustivo		4	4	25	25	25	19.5	<i>Cordia collococca</i> (38.4)	<i>Piptadenia flava</i> (63.3)	<i>Piptadenia flava</i> (32.7)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
								<i>Piptadenia flava</i> (20.5)	<i>Attalea butyracea</i> (19.8)	<i>Cordia collococca</i> (26.3)	<i>Samanea saman</i> (35)	
Frag. 901 ha/Interior	Arbolitos	7	94.2	14.3	14.3	14.3	25.9	<i>Attalea butyracea</i> (17.9)	<i>Cordia collococca</i> (7.3)	<i>Attalea butyracea</i> (15.9)	<i>Piptadenia flava</i> (31)	
								<i>Attalea butyracea</i> (100)	<i>Attalea butyracea</i> (2.7)	<i>Attalea butyracea</i> (67.5)	<i>Attalea butyracea</i> (29)	
								<i>Cordia collococca</i> (39.1)	<i>Cordia collococca</i> (40.4)	<i>Cordia collococca</i> (37.6)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (44.8)	
	Arbóreo inferior	1	2.9	100.0	2.8	67.6	29.1	<i>Guazuma ulmifolia</i> (17.3)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (12.5)	<i>Guazuma ulmifolia</i> (17)	<i>Attalea butyracea</i> (29)	

CAPÍTULO III.

ENSAMBLAJE DE REPTILES EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: PATRONES DE COEXISTENCIA Y DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

ENSAMBLAJE DE REPTILES EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: PATRONES DE COEXISTENCIA Y DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

RESUMEN

Se determinó la presencia o ausencia de anidamiento y los patrones de coexistencia de las especies de reptiles, en el paisaje fragmentado de bosque seco tropical estacional al Norte de la región Caribe de Colombia. Se realizaron muestreos sistemáticos y estandarizados en fragmentos de bosques grandes y pequeños y en diversos sistemas productivos. Para cada sitio muestreado se hicieron matrices de presencia/ausencia y se calcularon estadísticos de anidamiento y coexistencia. Se registraron 42 especies en los siete tipos de coberturas muestreadas, 17 de lagartos, 23 de serpientes y dos de tortugas, 29 en los bosques densos grandes, 30 en los bosques densos pequeños, 13 en los cultivos de palma, nueve en las plantaciones forestales de eucalipto y 27 en los pastizales. No se detectó un anidamiento significativo para el ensamblaje de reptiles, ni para las serpientes. Los lagartos mostraron un anidamiento significativo para todas las matrices evaluadas. El ensamblaje de reptiles no mostró significancia estadística en cuanto a coexistencia de especies, este patrón se observó también para las serpientes y para los lagartos. Estos resultados sugieren que los procesos que afectan al conjunto de especies actúan de manera diferencial entre las especies e incluso entre entidades taxonómicas mayores.

INTRODUCCIÓN

La composición y la riqueza de especies varían según los diferentes componentes del paisaje. Ciertas áreas son más ricas y otras más pobres en especies, lo cual determina características (condiciones) diferenciales entre sitios. Un sitio con pocas especies podría representar un conjunto completamente diferente a uno con numerosas especies y por otro lado los sitios con pocas especies pueden representar un subconjunto de los sitios con mayor número de especies, este patrón se denomina anidamiento (Patterson & Atmar 1986, Patterson 1990).

Los patrones de anidamiento o con pocas excepciones su ausencia (Fischer & Linder Mayer 2005a), al igual que los patrones de coexistencia de especies, han sido documentados en diversos grupos

que incluyen las plantas (Honnay et al. 1999), diferentes grupos de invertebrados (Fleishman & Murphy 1999) y en vertebrados, principalmente aves y pequeños mamíferos (Fischer & Linder Mayer 2005b, Wang et al. 2010, Baker & Patterson 2011) y en menor medida en anfibios y lagartos (Hecnar & M'Closkey 1997, Hecnar et al. 2002). Ambos patrones (anidamiento y/o coexistencia), son considerados entre las reglas generales de los ensamblajes que determinan la estructura de los ensamblajes naturales (Gotelli 2000, Gotelli & McCabe 2002), tanto en sistemas insulares (Darlington 1957), como en paisajes continentales fragmentados por acción antrópica (Patterson & Atmar 1986).

En los trópicos, las reglas de los ensamblajes son diferentes entre y dentro de grupos taxonómicos y entre tipos de hábitats y/o formaciones vegetales. Por ejemplo los lagartos presentan un alto anidamiento en fragmentos de bosque húmedo tropical, donde la fauna de los fragmentos pequeños representa un subconjunto de los de mayor área (Hecnar et al. 2002, Rubio & Simonetti 2011), este patrón también se observa en los bosques secos tropicales siempre verdes (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008). En los bosques secos tropicales estacionales se han registrado patrones de distribución anidados (Mac Nally & Brown 2001) y no anidados (Fischer & Linder Mayer 2005a), donde la fauna de lagartos se distribuye de manera homogénea entre los diferentes elementos que conforman el paisaje, bosques grandes y pequeños, sabanas, pastizales, plantaciones, entre otros (Carvajal-Cogollo et al. 2007, Cárdenas et al. 2010, Medina-Rangel 2011, Bernal en prensa). También en las áreas secas y áridas de otras áreas tropicales se han identificado patrones de mayor coexistencia de especies (Pianka 1973, 1980, James & Shine 2000).

El análisis de anidamiento (o su ausencia) y de coexistencia provee un complemento interesante a las investigaciones sobre patrones de diversidad alfa y de recambio de especies en los bosques secos estacionales del Caribe colombiano y fortalece las gestiones en conservación de esta formación vegetal altamente transformada y de su fauna residente. En este capítulo se determinó la presencia o ausencia de anidamiento y los patrones de coexistencia de las especies de reptiles, en el paisaje fragmentado de bosque seco tropical estacional al Norte de la región Caribe de Colombia. Se parte de la hipótesis (presunción) de que el grado de anidamiento (o su ausencia) y de coexistencia debería ser diferente entre taxones (lagartos y serpientes) y cuando se compara fragmentos de bosque con áreas dedicadas a sistemas productivos.

Inicialmente se caracterizó de manera general el ensamblaje de reptiles y posteriormente los análisis se hicieron por grupos (lagartos y serpientes), en fragmentos de bosque de diferente tamaño y en un análisis final se incluyeron fragmentos de bosque y sistemas productivos ampliamente distribuidos al norte del Caribe de Colombia

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y métodos de campo

El área de estudio está ubicada al Norte de la región Caribe, en el valle del río Cesar (departamento del Cesar), con un mosaico de tipos de vegetación, entre los que se destacan los bosques densos secundarios, los bosques ralos, los pastizales, los cultivos, las plantaciones y las zonas urbanas (ver capítulo 1). La pérdida de la vegetación nativa en el área asciende el 95%, el principal uso actual del suelo es para pastizales y cultivos tradicionales (ej. arroz) y de especies foráneas, como la palma africana (*Elaeis guineensis*) y de eucalipto (*Eucalyptus pellita*) y la explotación de carbón en la zona sur del área de estudio.

Teniendo en cuenta las principales coberturas del área, en este estudio se escogieron cinco categorías de coberturas que incluyeron: Bosques densos grandes (> 500 ha) y pequeños (< 100 ha), cultivos de *Elaeis guineensis*, plantaciones de *Eucalyptus pellita* y pastizales. En cada tipo de cobertura se recolectaron datos de presencia/ausencia de especies de reptiles usando un diseño de transectos lineales. Los transectos (n = 515), tuvieron una longitud de 100 m y cubrieron un área representativa de cada tipo de cobertura y se repitieron seis veces, durante las épocas seca y de lluvias, entre 2011 y 2012. Los muestreos fueron realizados por seis investigadores salida tras salida, en dos jornadas una diurna entre las 9:00 y las 13:00 h y otra nocturna entre las 18:00 y las 22:00 h.

Análisis de datos

Anidamiento

Para la ordenación de las matrices y para estimar el grado de anidamiento de los datos recolectados se siguió el enfoque metodológico expuesto por Berglund & Jonsson(2003). En donde los sitios y las especies fueron ordenados en una matriz sitio-especie, con los sitios ubicados en las columnas y las especies en las filas (Berglund & Jonsson 2003; Fisher & Lindenmayer 2005). Se siguieron dos niveles de análisis: 1. Se ordenaron los sitios de los de mayor riqueza a los más pobres en diversidad de especies y 2. Los sitios se ordenaron por su área (Lomolino 1996) y además por la

complejidad estructural de su vegetación así: Bosques densos grandes-Bosques densos pequeños-Cultivos de palma africana-Plantaciones de eucalipto-Pastizales arbolados-Pastizales-Cultivo de arroz. Las tres matrices fueron de presencia/ausencia, representada por “1” y “0” respectivamente. Los análisis se realizaron para las coberturas boscosas ordenadas por tamaño de grade a pequeño y posteriormente para todas las coberturas muestreadas (áreas boscosas y sistemas productivos).

A cada especie de las matrices ordenadas se les calculó la discrepancia (d , Brualdi & Sanderson 1999). Definida como la suma de las ausencias de las especies (espacios en blanco o con “0”) en las matrices ordenadas. Esta métrica utiliza el número de ocurrencias que necesitan ser cambiadas para crear una matriz perfectamente anidada a partir de la matriz observada (Brualdi & Sanderson 1999; Jonsson 2001). Además de los cálculos de las discrepancias para cada especie, también se calculó una discrepancia global para cada matriz de presencia/ausencia (Fisher & Lindenmayer 2005).

La significancia estadística de la matriz de discrepancias calculadas, se estimó por medio de comparaciones de 1000 matrices simuladas aleatorias, derivadas del modelo nulo RANDNEST, por medio de una prueba de T (Jonsson 2001). Este modelo es una prueba relativamente conservadora de anidamiento, ya que tiene en cuenta las diferencia entre especies raras (característica propia de los ensamblajes de reptiles) y comunes (Fischer & Lindenmayer 2002). Los cálculos se realizaron en una hoja de cálculo programada con macros en Visual Basic (RANDNESTEST.xls-TESTA.xla, Jonsson 2001), proporcionada por el autor.

Para asegurar que los resultados no fueran sesgados debido a la métrica de anidamiento elegida, también se examinó el anidamiento de los ensamblajes (matrices de presencia-ausencia), con el índice modificado de temperatura (Ulrich & Gotelli 2007). El cual es una modificación del índice de matriz de temperatura de Atmar & Patterson (1993), la significancia del anidamiento se determinó comparando el valor del índice modificado de temperatura observada con 1000 matrices aleatorias obtenidas por el modelo nulo random1 (R1; Patterson & Atmar 1986). El análisis se llevó a cabo en el software *Nestednessv2* (Ulrich 2008).

Se evaluó la relación de la riqueza de especies con el área, la forma y el aislamiento de los fragmentos de bosque con un análisis de regresión múltiple en el paquete SPSS v20 (IBM Corp. Released 2011). Para calcular el área, la forma y el aislamiento entre fragmentos se hicieron por

interpretación y clasificación de imágenes Landsat 5 TM y Landsat 7 ETM para el año 2013, en la extensión Patch Analyst en el programa ArcMap versión 10.0 (ESRI, Inc.).

Coexistencia

Los patrones de coexistencia se analizaron para las especies registradas en las coberturas boscosas (fragmentos grandes y pequeños), para la organización de los datos se siguieron los procedimientos descritos por Fischer & Lindenmayer (2005). Para los análisis se utilizó el programa Pairs (Ulrich 2009), con el cual se generaron tres índices: 1. C-Score (Stone & Roberts 1990), es una medida promedio del número de unidades en tablero de ajedrez (“*checkerboard*”), entre todos los posibles pares de especies. El C-Score es significativamente alto (más de lo esperado por el azar) en ensamblajes estructurados por competencia. Este índice es particularmente útil porque no es propenso al error tipo I (falsos positivos) y tiene buenas propiedades estadísticas (Gotelli 2000). 2. Número de pares de especies de tablero de ajedrez (Gotelli 2000), trabaja con las filas de la matriz y tabula el número de especies que nunca coocurren en un sitio determinado. En ensamblajes estructurados por competencia no debe haber más pares de especies en tablero de ajedrez de lo esperado por azar (Abu-Baker & Patterson 2011). 3. Número de combinación de especies (Pielou & Pielou 1968), busca el número de combinaciones únicas de especies a través de diferentes sitios. Para un ensamblaje de n especies, hay 2^n combinaciones posibles (Pielou & Pielou 1968). En un ensamblaje estructurado por competencia, debería haber menos combinaciones de especies que lo esperado por azar (Abu-Baker & Patterson 2011).

Se ordenaron matrices bidimensionales de sitio (en las columnas) y especie (en las filas), con datos de presencia ausencia (similares al análisis de anidamiento), cada una de las matrices se aleatorizaron 1000 veces. Las matrices simuladas fueron generadas bajo dos modelos nulos: 1. Algoritmo Fijo-Fijo, donde los totales de las filas y las columnas son fijos, conservando las diferencias en las frecuencias de ocurrencia entre especies (sumas de las filas) y las diferencias en la riqueza de especies entre los sitios (sumas de las columnas). 2. Algoritmo Fijo-Equiprobable, donde los totales de las filas se conservan en el modelo nulo y las ocurrencias de especies entre sitios son aleatorizadas, asumiendo que los sitios son de igual tamaño y calidad. Los modelos nulos se seleccionaron por su calidad estadística y su interpretación (Gotelli 2000) y por amoldarse mejor al conjunto de datos.

RESULTADOS

Se registraron 42 especies en los siete tipos de coberturas muestreadas, 17 de lagartos, 23 de serpientes y dos de tortugas (Tabla 1); 39 en las áreas boscosas, 29 en los bosques densos grandes (> 500 ha), 30 en los bosques densos pequeños (< 100 ha), 13 en los cultivos de palma, nueve en las plantaciones forestales de eucalipto y 27 en los pastizales. El 41% de las especies se comparten entre los fragmentos grandes y pequeños y el 20% de las especies ocurren en todos los tipos de coberturas (Tabla 1).

Los fragmentos grandes presentaron cuatro especies exclusivas, las serpientes *Spilotes pullatus* y *Enulius flavitorques* y las tortugas *Kinosternon scorpioides* y *Chelonoidis carbonaria*; los fragmentos pequeños presentaron siete, la anfisbaena *Amphisbaena medemiy* las serpientes *Mastigodryas pleei*, *Liophis melanotus*, *Phimophis guianensis*, *Sibon nebulatus*, *Micrurus dissoleucus* y *Crotalus durissus*; las cultivos de palma africana y los pastizales presentaron una especie cada uno, la serpiente *Oxyrhopus petolarius* y *Epicrates maurus* respectivamente y las plantaciones forestales de eucalipto no presentaron especies exclusivas.

Tabla 1. Riqueza y anidamiento individual de especies por tipo de coberturas al norte de la región Caribe de Colombia. BG = Bosques Grandes, BP = Bosques Pequeños, P = Pastizales, Eu= Plantación de Eucalipto, Pa = Cultivo de Palma Africana, An = Temperatura de anidamiento individual

Grupo	Familia	Especies	Abrev.	BG	BP	Pa	Eu	P	An*
Lagartos ¹	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena medemi</i>	Ame	0	1	0	0	0	0**
	Corytophanidae	<i>Basiliscus basiliscus</i>	Bba	0	1	0	0	1	2.5**
	Dactyloidae	<i>Anolis auratus</i>	Aau	1	1	1	1	1	U
		<i>Anolis tropidogaster</i>	Atr	1	1	1	0	1	18.8**
	Gymnophthalmidae	<i>Bachia talpa</i>	Bta	1	1	0	0	1	2.3**
		<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	Gsp	1	1	0	0	1	8.4**
		<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	Tbi	1	1	0	1	1	U
	Iguanidae	<i>Iguana iguana</i>	Iig	1	1	1	0	1	9.1**
	Phyllodactylidae	<i>Phyllodactylus ventralis</i>	Pve	0	1	0	0	1	0**
		<i>Thecadactylus rapicauda</i>	Tra	1	1	1	1	1	U
	Scincidae	<i>Mabuya sp.</i>	Mab	1	1	1	1	1	U
	Sphaerodactylidae	<i>Gonatodes albogularis</i>	Gal	1	1	1	1	1	U
		<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	Lsa	1	1	0	0	1	3.4**
	Teiidae	<i>Ameiva bifrontata</i>	Abi	1	1	0	0	0	68.5
<i>Ameiva praesignis</i>		Apr	1	1	1	1	1	U	
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>		Cle	1	1	1	1	1	U	
<i>Tupinambis teguixin</i>		Tte	1	0	0	0	1	16.7	
Serpientes	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	Bco	1	0	0	0	1	13.3
		<i>Corallus ruschembergii</i>	Cru	1	0	1	0	0	80.9

Grupo	Familia	Especies	Abrev.	BG	BP	Pa	Eu	P	An*
	Colubridae	<i>Epicrates maurus</i>	<i>Ema</i>	0	0	0	0	1	27.4
		<i>Leptophis ahaetulla</i>	<i>Lah</i>	1	0	0	0	1	23.6
		<i>Mastigodryas pleei</i>	<i>Mpl</i>	0	1	0	0	0	43.9
		<i>Oxybelis aeneus</i>	<i>Oae</i>	1	1	0	1	1	25.6
		<i>Spilotes pullatus</i>	<i>Spu</i>	1	0	0	0	0	65.9
	Dipsadidae	<i>Enulius flavitorques</i>	<i>Efl</i>	1	0	0	0	0	52.7
		<i>Imantodes gemmistratus</i>	<i>Ige</i>	1	0	0	0	1	20.9
		<i>Leptodeira annulata</i>	<i>Lan</i>	0	1	1	0	1	13.9
		<i>Leptodeira septentrionalis</i>	<i>Lse</i>	1	1	1	1	1	U
		<i>Liophis melanotus</i>	<i>Lme</i>	0	1	0	0	0	5.1**
		<i>Lygophis lineatus</i>	<i>Lli</i>	1	1	1	0	1	12.7
		<i>Oxyrhopus petolaris</i>	<i>Ope</i>	0	0	1	0	0	100
		<i>Phimophis guianensis</i>	<i>Pgu</i>	0	1	0	0	0	0**
		<i>Sibon nebulatus</i>	<i>Sne</i>	0	1	0	0	0	18.2
		<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	<i>Tga</i>	1	1	0	0	1	15.7
		<i>Thamnodynastes paraguanae</i>	<i>Tpa</i>	1	0	0	0	1	28.4
		Elapidae	<i>Micrurus dissoleucus</i>	<i>Mdi</i>	0	1	0	0	0
	<i>Micrurus dumerilii</i>		<i>Mdu</i>	1	1	0	0	0	2.1**
	Viperidae	<i>Porthidium lansbergii</i>	<i>Pla</i>	0	1	0	0	1	5.6**
		<i>Crotalus durissus</i>	<i>Cdu</i>	0	1	0	0	0	4.5**
<i>Bothrops asper</i>		<i>Bas</i>	1	0	0	0	1	42.6	
Tortugas	Kinosternidae	<i>Kinosternon scorpioides</i>	<i>Ksc</i>	1	0	0	0	0	69.2
	Testudinidae	<i>Chelonoidis carbonaria</i>	<i>Cca</i>	1	0	0	0	0	69

¹Incluye a la anfisbaena *A. medemi*, * Temperatura de anidamiento para las áreas boscosas, ** P < 0,05, U = Ubicuo

La riqueza de especies del ensamblaje de reptiles fue altamente asociadas negativamente con la distancia a los bosques húmedos, este mismo patrón se observó para las serpientes. La riqueza de lagartos tuvo una asociación negativa significativa con el área de los fragmentos (Tabla 2). Según los valores de los coeficientes parciales de regresión el ensamblaje en general, las serpientes y los lagartos mostraron una relación negativa (no significativa para los lagartos) con la distancia a los bosques húmedos más cercanos a los fragmentos y una relación positiva (a excepción de las serpientes) con el área, solo significativa para los lagartos (Tabla 2). La composición del ensamblaje fue diferente entre las áreas de los fragmentos ($F= 2,8795$, $p\text{-perm}= 0,015$), la ubicación latitudinal del fragmento ($F=4.8514$, $p\text{-perm}=0.0636$) y la distancia a los sistemas montañosos más cercanos al fragmento ($F= 3.3982$, $p\text{-perm}=0.0001$).

Tabla 2. Regresión múltiple de la riqueza de especies por área, forma y distancia a los bosques húmedos más cercanos (se muestra el coeficiente de correlación parcial). Los valores en negrita indican las variables significativas al 95%.

Taxón	Área	Forma	Distancia BhT	d.f.	F	R2
Ensamblaje	-0.128	-0.036	-0.513	4	9.3	0.66
Lagartos	-0.108	0.34	-0.293	4	60.3	0.94
Serpentes	0.272	0.316	-0.626	4	10.7	0.73

Patrones de anidamiento a través de escalas espaciales en el bosque seco estacional

Al analizar las matrices de las coberturas boscosas organizadas por número de especies y por tamaño de los fragmentos y las matrices que incluyen todas las coberturas del área de estudio (incluyendo sistemas productivos), no se detectó un anidamiento significativo para el ensamblaje de reptiles, ni para las serpientes. Los lagartos mostraron un anidamiento significativo para todas las matrices evaluadas (Tabla 3, Figura 1). La discrepancia aumentó cuando las matrices se organizaron por tamaño de fragmento, pero se mantuvo un alto anidamiento de los lagartos y un anidamiento no significativo para las serpientes y el ensamblaje en general (Tabla 1). El 47% de las especies de lagartos presentaron una alta significancia de anidamiento ($P < 0.05$) y el 41% fueron ubicuas (Tabla 1); a pesar de esto se presentaron presencias y ausencias inesperadas en las matrices (especies/sitios); el 24% de las serpientes presentaron anidamiento significativo y como especie ubicua a la serpiente *Leptodeira septentrionalis*, lo que le confiera al grupo un patrón de distribución alejado del anidado, con gran número de ausencias y presencias inesperadas (Figura 2).

Tabla 3. Prueba de anidamiento con matrices de sitio/especie. Las matrices fueron ordenadas por riqueza de especies, y por tamaño de los fragmentos y se incluyeron matrices que agrupaban las coberturas más representativas del área de estudio, con 1000 simulaciones con el modelo nulo RANDNEST (ver métodos). La distribución de las discrepancias se aplicó a la prueba de anidamiento por riqueza de especies así como por tamaño y complejidad de los sitios. Los valores negativos de los Z-Score muestran un anidamiento significativo al 95% (Ulrich 2008).

	Ensamble de reptiles			Lagartos			Serpientes		
	Áreas boscosas ordenadas x No. especies	Áreas boscosas ordenadas por tamaño	Todas las coberturas ordenadas x No. especies	Áreas boscosas ordenadas x No. especies	Áreas boscosas ordenadas por tamaño	Todas las coberturas ordenadas x No. especies	Áreas boscosas ordenadas x No. especies	Áreas boscosas ordenadas por tamaño	Todas las coberturas ordenadas x No. especies
d media sim.	26,3		65.324	7,9		27,3	16,2		33,2
D.V. d media sim.	3,22		5,36	1,85		3,1	2,51		4
max sim. media d	37		83	13		37	23		47
min sim. media d	15		45	3		17	8		22
d obs.	28	47	45	7	19	22	19	29	33
P-valor	0,69	0,99	0,77	0,06	0,07	0,04	0,86	0,99	0,47
Z-score	0,44	0,45	1,6	-1,38	-1,16	-0,74	0,43	0,21	0,38

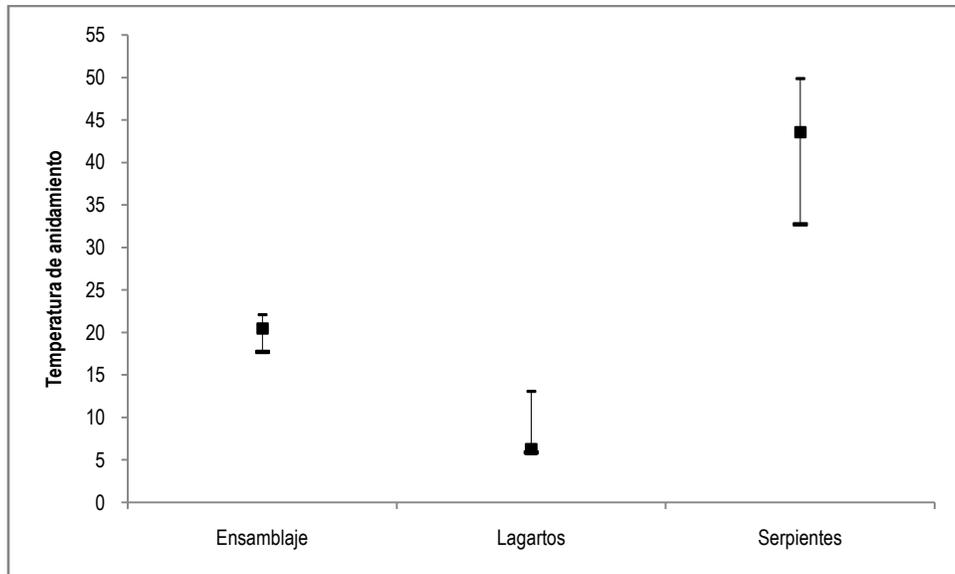


Figura 1. Valores medios, máximos y mínimos de temperatura de anidamiento del ensamblaje de reptiles, de serpientes y de lagartos. Para los lagartos los Z-Score presentan P-valor menores al 0.05% ($P > 0,05$). Las temperaturas de anidamiento entre 19 y 25 para el ensamblaje, 5-13 para lagartos y 32 y 52 para serpientes.

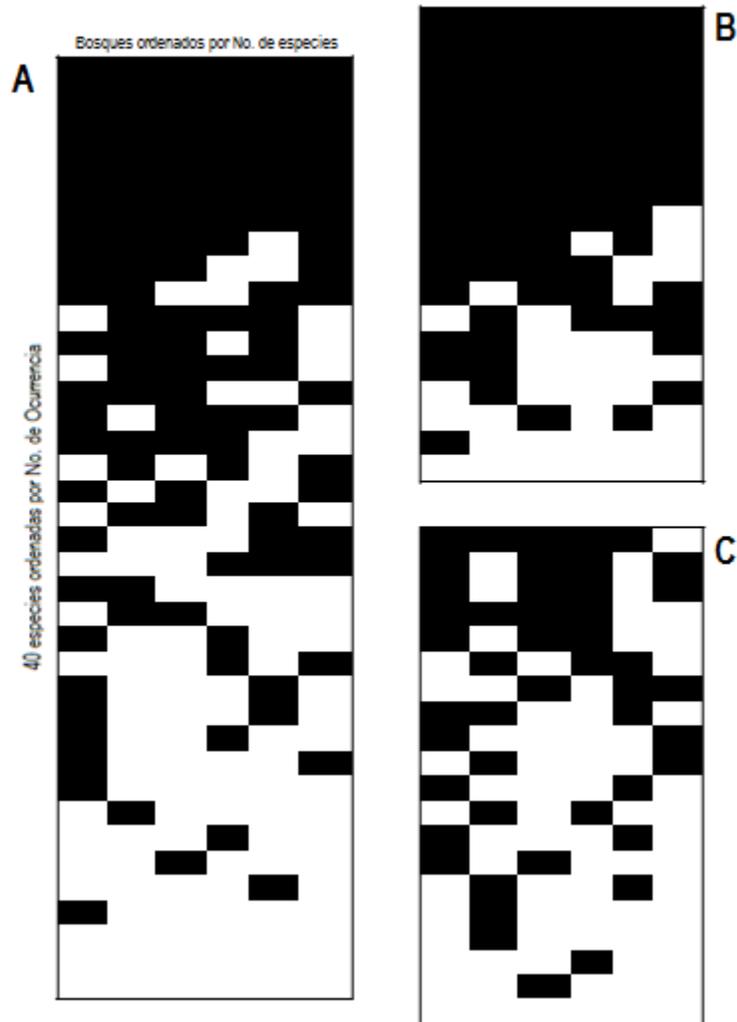


Figura 2. Matrices de presencia/ausencia, sitio/especies organizadas por riqueza de especies. A. Ensamblaje de reptiles, B. Lagartos, C. Serpientes. Los cuadros negros indican presencia y los blancos indican ausencia. La matriz organizada por riqueza de especies de lagartos (B), presenta anidamiento significativo ($P= 0,05$) y la organizada del ensamblaje en general y de serpientes no presenta anidamiento significativo ($P> 0,05$).

Patrones de coexistencia de las especies de reptiles

El porcentaje incidencia de especies entre las áreas boscosas osciló entre 1 (17%, representados por las serpientes *Lygophis lineatus*, *Bothrops asper*, *Enulius flavitorques*, *Mastigodryas pleei*, *Phimophis guianensis* y *Spilotes pullatus* y por los lagartos *Basiliscus basiliscus*, *Tupinambis teguixin* y *Amphisbaena medemi*) y 6 (100%, representados por los lagartos “ubicuos” *Ameiva praesignis*, *Anolis auratus*, *Gonatodes albogularis*, *Cnemidophorus lemniscatus*, *Thecadactylus rapicauda* y *Mabuya* sp., Figura 3, Tabla 1).

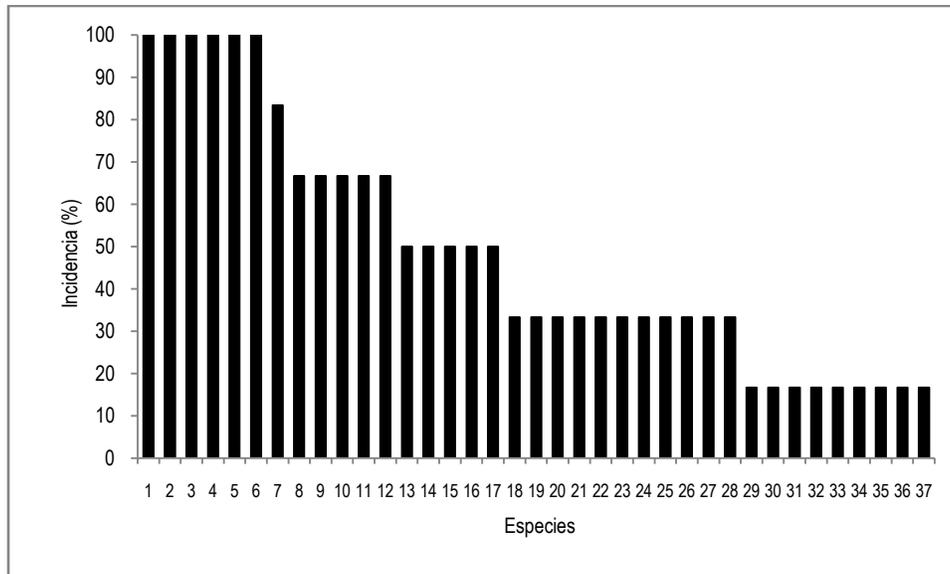


Figura 3. Incidencia de especies en fragmentos de bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. El código de las especies se puede está en la tabla 1.

La proporción de especies de lagartos y serpientes que coocurren con otras especies determinadas en fragmentos grandes y pequeños fue del orden del 70% o considerablemente más (98%) para el caso de los lagartos en los fragmentos pequeños (Tabla 4).

Tabla 4. Coexistencia de especies en áreas boscosas de diferente tamaño en el Norte de la región Caribe de Colombia. Arriba se muestra la coexistencia de lagartos y abajo la coexistencia de serpientes. El significado de la abreviatura de la especie se encuentra en la Tabla 1.

S	Apr	Aau	Cle	Gal	Tra	Mab	Tbi	lig	Lsa	Abi	Bta	Gsp	Atr	Pve	Bba	Tte
Apr	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Aau	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Cle	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Gal	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Tra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Mab	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Tbi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
lig	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Lsa	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Abi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Bta	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Gsp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Atr	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Pve	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	--	1
Bba	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	--	1	--
Tte	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1

S	Lse	Oae	Ige	Lah	Lan	Lli	Pla	Tpa	Cru	Cdu	Lme	Mdi	Mdu	Sne	Bco	Tga	Bas	Efl	Em	Mpl	Pgu	Spu
Lse	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Oae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ige	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lah	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lan	1	1	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lli	1	1	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pla	1	1	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tpa	--	--	--	--	--	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cru	--	--	--	--	--	--	--	--	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

S	Lse	Oae	Ige	Lah	Lan	Lli	Pla	Tpa	Cru	Cdu	Lme	Mdi	Mdu	Sne	Bco	Tga	Bas	Efl	Em	Mpl	Pgu	Spu
Cdu	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Lme	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Mdi	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	1	1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Mdu	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	1	1	1	--	1	1	--	--	--	--	--	1
Sne	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	1	--	1	1	--	--	--	--	--	--	--	--
Bco	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	1	--	--	--	--	--	1
Tga	1	1	--	--	1	--	1	--	--	1	--	--	--	--	--	1	--	--	--	--	--	1
Bas	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	--	--	--	--	--
Efl	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1	--	--	--	--
Em	1	1	--	--	1	--	1	--	--	1	--	--	--	--	--	1	--	--	1	--	--	--
Mpl	1	1	--	--	1	--	1	--	--	1	--	--	--	--	--	1	--	--	1	1	--	--
Pgu	1	1	--	--	1	1	1	--	--	1	1	1	1	1	--	--	--	--	--	--	1	--
Spu	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1

Para el área completa, el ensamblaje de reptiles no mostró (bajo los dos modelos nulos evaluados), significancia estadística, indicando coexistencia al azar de las especies (Tabla 4), este patrón se observó también para las serpientes y para los lagartos, a excepción del valor del C-Score bajo el modelo nulo Fijo-Equiprobable fue altamente significativo, sugiriendo un patrón negativo de asociación de las especies de lagartos. En los fragmentos grandes, para el ensamblaje se encontraron valores significativos en el número de especies que no coocurren en el mismo sitio (Checkerboard) y no significativos en las combinaciones y los C-Score; para los lagartos los valores de las métricas fueron significativos para ambos modelos y para las serpientes el C-Score fue significativo bajo el modelo Fijo-Equiprobable y las combinaciones no mostraron significancia. En los fragmentos pequeños los valores del C-Score, las combinaciones y los pares en tablero de ajedrez fueron significativos tanto para el ensamblaje en general, como para los lagartos y las serpientes (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de las medidas de coexistencia de especies en áreas boscosas de diferente tamaño en el Norte de la región Caribe de Colombia. C obs = valores métricos observados, C Sim = Valores simulados, DV = Desviación estándar, Z = Z-Score. Los valores negativos de los Z-Score muestran significancia estadística.

TODA EL ÁREA	ENSAMBLAJE				LAGARTOS				SERPIENTES			
<i>Fijo-Fijo</i>	C obs	C Sim	DV	Z	C obs	C Sim	DV	Z	C obs	C Sim	DV	Z
Checkerboard	164	133.5	6.63	4.5	7	3.2	1.4	2.5	105	93.2	3.92	3.01
Combinations	34	25.3	2.78	3.1	16	15.9	0.8	0.1	10	5.8	2.1	1.9
C-Score	0.08	0.07	0.001	6.2	0.03	0.03	0.002	1.9	0.1	0.11	0.002	4.8
<i>Fijo-Equiprobable</i>												
Checkerboard	164	143.3	8.3	2.4	7	3.8	1.5	2	105	94	6.3	1.7
Combinations	34	24.2	2.7	3.5	16	15.7	0.8	0.3	10	5.7	2.3	1.8
C-Score	0.08	0.08	0.004	0.2	0.03	0.04	0.006	-0.2	0.1	0.11	0.007	1.2
FRAGMENTOS GRANDES												
<i>Fijo-Fijo</i>												
Checkerboard	57	58	1.89	-0.5	8	8.5	0.8	-0.6	20	20.3	0.4	-0.1
Combinations	73	63.7	3.1	2.9	18	18.3	1.3	-0.2	19	15.6	2	1.6
C-Score	0.1	0.09	0.003	2.9	0.08	0.08	0.005	-0.2	0.1	0.11	0.009	1.6
<i>Fijo-Equiprobable</i>												
Checkerboard	57	62.3	5.2	-1.01	8	6.9	1.9	0.5	20	24	3	-1.3
Combinations	73	61.2	4.1	2.8	18	19.3	1.6	-0.8	19	12.6	2.5	2.5
C-Score	0.1	0.09	0.008	0.3	0.08	0.06	0.015	-0.8	0.1	0.12	0.019	-0.2
FRAGMENTOS PEQUEÑOS												
<i>Fijo-Fijo</i>												
Checkerboard	57	58	1.89	-0.5	8	8.5	0.8	-0.6	20	20.3	0.4	-0.1
Combinations	73	63.7	3.1	2.9	18	18.3	1.3	-0.2	19	15.6	2	1.6
C-Score	0.1	0.09	0.003	2.9	0.08	0.08	0.005	-0.2	0.1	0.11	0.009	1.6

TODA EL ÁREA	ENSAMBLAJE				LAGARTOS				SERPIENTES			
Checkerboard	22	24.3	2.1	-1.1	1	1.2	0.4	-0.5	29	29.5	1.3	-0.4
Combinations	133	134.1	1.6	-0.6	66	66.4	0.4	-0.5	14	14.2	1.2	-0.2
C-Score	0.03	0.03	0.001	-0.6	0.01	0.01	0.001	-0.5	0.09	0.09	0.005	-0.2
<i>Fijo-Equiprobable</i>												
Checkerboard	22	28	3.7	1.6	1	0.6	0.6	0.5	29	32.2	2.7	-1.1
Combinations	133	131.9	2.7	0.3	66	66.3	0.4	-0.7	14	12.8	2	0.5
C-Score	0.03	0.04	0.006	-1.3	0.01	0.006	0.005	-0.7	0.09	0.11	0.017	-1.1

DISCUSIÓN

Patrones de riqueza, de composición y de anidamiento de especies

Un alto porcentaje (92%) de las especies de reptiles registradas presentaron distribución en las áreas boscosas y el 67% se registró en las áreas boscosas y en uno, en varios o todos los sistemas productivos evaluados, en general el ensamblaje representa un subconjunto (aproximadamente el 30%) de las especies registradas ampliamente en las planicies de la región Caribe (Carvajal-Cogollo et al. 2012). Los resultados muestran un alto grado de ocupación y una alta distribución entre los tipos de cobertura por parte de las especies de reptiles, la mayoría de las cuales presentan características generalistas en cuanto al uso de los recursos (Ayala & Castro en prensa, Pérez-Santos & Moreno 1988). Estos rasgos de historia de vida, tales como las tácticas de termorregulación, los tiempos de actividad, los amplios espectros alimentarios (Pérez-Santos & Moreno 1986, Rojas et al. En prensa), les permiten amoldarse a los ambientes cambiantes, a la estacionalidad y a las marcadas fluctuaciones climáticas en el bosque seco estacional.

Los fragmentos pequeños presentaron una mayor riqueza y un mayor número de especies exclusivas con relación a los fragmentos grandes y un factor asociado a estos resultados fue la cercanía a los bosques húmedos circundantes (Tabla 2). La posición geográfica de los fragmentos pequeños al norte de la cuenca del río Cesar, en la angostura del valle entre la serranía de Perijá y la Sierra Nevada de Santa Marta, les proporciona una mayor cercanía a los bosques húmedos de los macizos, lo que facilita la ocurrencia de las especies dado el flujo de biotas entre los dos macizo en ese sector (Rangel 2012). Estos resultados proporcionan bases sobre la hipótesis que la biota de los bosques secos estacionales es un subconjunto de los bosques húmedos aledaños (que actúan como fuente), en el cual el número de especies decrece a medida que se pasa de una condición a otra en la serie hídrica y vegetal, desde los bosques húmedos, pasando por los subhúmedos, los secos siempre verdes y los secos estacionales, tal como se ha demostrado para algunos grupos de

vertebrado como los mamíferos, las aves y los anfibios (Ceballos 1995) e incluso para las plantas (Gentry 1995). Para los reptiles este patrón también se observa en el gradiente de humedad al sur de la región Caribe, desde los valles de los ríos Manso y Tigre entre las serranías de Abibe y San Jerónimo (Carvajal-Cogollo et al. 2012), hasta las planicies secas de humedales en las cuencas del bajo río Sinú y del medio río San Jorge (Carvajal-Cogollo et al. 2007, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona en prensa).

El ensamblaje de reptiles mostró patrones no anidados entre las áreas boscosas e incluyendo los sistemas productivos. Por grupos, con los resultados de ambas métricas, los lagartos presentaron un anidamiento con significancia estadística y las serpientes presentaron patrones no anidados. La mayoría de las especies de lagartos mostraron patrones anidados e incluso especies ubicuas (en su totalidad generalistas, ej. *Ameiva praesignis*, *Anolis auratus*, *Thecadatylus rapicauda*), contrario a lo que se observó con las especies de serpiente. Estos resultados sugieren que los procesos que afectan al conjunto de especies actúan de manera diferencial entre las especies e incluso entre entidades taxonómicas mayores (ej. subórdenes y familias, Hecnar & M'Closkey 1997). Por ejemplo los lagartos pueden presentar un anidamiento significativo en fragmentos de bosque húmedo tropical y bosques secos siempre verdes, donde la fauna de los fragmentos pequeños representa un subconjunto de los de mayor área (Hecnar et al. 2002, Rubio & Simonetti 2011, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008), pero pueden pasar de patrones anidados (Mac Nally & Brown 2001), a no anidados (Fischer & Lindermayer 2005a) en los bosques secos tropicales estacionales, donde en general la fauna de reptiles se distribuye de manera más homogénea entre los diferentes elementos que conforman el paisaje, bosques grandes y pequeños, sabanas, pastizales, plantaciones, entre otros (Carvajal-Cogollo et al. 2007, Cárdenas et al. 2010, Medina-Rangel 2011).

El grupo de los lagartos, cumple con las tres condiciones que menciona Patterson & Brown (1991), para que ocurra anidamiento: A. Historia biogeográfica común, la fauna de lagartos de las tierras bajas de la serranía de Perijá y de la cuenca del río Cesar es predominantemente autóctona (Moreno-Arias et al. 2009), propiciada por dos eventos principales, los geológicos ocurridos en el Cretácico tardío y Terciario temprano (Savage 1982, Cadle 1984, 1985) y los climáticos ocurridos a finales del Pleistoceno (Lazala 2007). B. Ambientes contemporáneos similares, con pocas excepciones, las especies de lagartos fueron registradas en áreas boscosas y transformadas bajo

condiciones climáticas (precipitación, temperatura) similares (Rangel & Carvajal 2012). C. Organización jerárquica de relaciones de nicho, los lagartos registrados, aunque en su mayoría son de características generalistas (Ayala & Castro en prensa), tienen algunas variaciones en los tiempos de actividad y hábitos de termorregulación y en sus hábitos alimentarios (Rojas et al. En prensa). El tamaño y la masa corporal (Hecnar et al. 2002) y la habilidad de colonización (Hecnar & M'Closkey 1997), proporcionan datos empíricos sobre las relaciones de nicho de las especies de lagartos del área de estudio. Las tres condiciones difieren en el grupo de las serpientes, en cuanto a su historia biogeográfica, son en su mayoría foráneas (Moreno et al. 2009), las cuales dispersaron de Norte y Centroamérica, hacia el sur, con la unión de Centro y Suramérica durante el Terciario (Savage 1982, Cadle 1984, 1985). Por sus hábitos de vida crípticos y la idiosincrasia de las especies (Pough et al. 2001), se dificulta establecer patrones de ocupación en ambientes contemporáneos similares y de tener claridad en la organización jerárquica de relaciones del nicho.

Patrones de coexistencia de la especies

Las pruebas de coexistencia indicaron una falta de asociación entre las especies, lo cual sugiere una "ausencia general" de interacciones entre las especies en el sistema de fragmentos grandes y pequeños evaluados (Tabla 3), patrón que también ha sido observado para la fauna de anfibios a nivel regional en diversos sistemas de estanques (Hecnar & M'Closkey 1997). Sin embargo diferencias entre muchas especies de reptiles ocurren a escalas más pequeñas, de hábitats (ej. bordes, interiores, pastizales) y de microhábitats (ej. hojarasca, troncos, hierbas, entre otros). Muchas de las asociaciones significativas fueron positivas, de lo cual se deduce una mayor coexistencia de especies en los fragmentos de bosque seco evaluado (en mayor medida en los fragmentos pequeños), incluso de especies con rasgos de historia de vida similares (ej. el 88% de las especies de lagartos son heliotérmicas con picos de actividad en las primeras horas de la mañana, Gans & Dawson 1976, Ayala & Castro en prensa) y cercanamente emparentadas filogenéticamente (Teiidae, *Ameiva*, *Anolis*). Patrones de mayor coexistencia se han registrado para otras áreas secas de los trópicos con relación a las áreas semihúmedas, húmedas y muy húmedas aledañas (Pianka 1973, 1980; James & Shine 2000). Los mecanismos de estructuración (alto número de especies coexistentes), de los ensamblajes de reptiles del bosque seco estacional al norte de la región Caribe, pueden ser explicados por dos factores principales, el primero y mayormente documentado es la eficiente repartición de recursos (Elton 1927), según Rojas et al. (en

prensa), el ensamblaje de reptiles de bosques secos no presentan sobreposición de nichos tróficos, lo cual es explicado por diferenciación en los espectros tróficos de especies filogenéticamente emparentadas (Pianka 1973). Un par de especies “prohibidas” (en el sentido de Darlington 1957), se presentan para los anolinos *A. auratus* y *A. tropidogaster*, los cuales presentan sobreposición en el uso de hábitat, alimentario e incluso de tiempos de actividad (Rojas et al. en prensa), lo cual explica la baja aparición de *A. tropidogaster* en los sitios evaluados y la ubicuidad de *A. auratus*, favorecida por sus características generalistas en uso de hábitat, desde hábitats boscosos, hasta áreas abiertas (Ayala & Castro en prensa, Carvajal-Cogollo et al. 2007, Medina-Rangel 2012) y su amplio espectro alimentario (Medina-Rangel 2012). El segundo factor que han documentado como importante para explicar la coexistencia de especies en un sitio determinado es a escala biogeográfica (James & Shine 2000), historia evolutiva de las áreas evaluadas (patrones de expansión, contracción y/o fragmentación en la escala evolutiva, James & Shine 2000), este aspecto necesita más documentación para el área del valle del río Cesar y de la historia evolutiva de las familias más ricas en especies en este sector: Dipsadidae, Viperidae, Teiidae y Gymnophthalmidae, estos aspectos biogeográficos tienen relevancia para explicar los patrones de riqueza y de coexistencia de las especies (James & Shine 2000).

LITERATURA CITADA

Ayala S. & F. Castro. Inédito. Lagartos de Colombia.

Atmar W. & B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat, *Oecologia* 96: 373–382.

Baker M. A. & B.D. Patterson. 2011. Patterns in the local assembly of Egyptian rodent faunas: Co-occurrence and nestedness. *Journal of Arid Environments* 75, 14-19.

Berglund, H. & B.G. Jonsson. 2003. Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biol. Conserv.* 112: 319-328.

Brualdi, R.A. & J.G. Sanderson. 1999. Nested species subsets, gaps, and discrepancy. *Oecologia* 119: 256-264.

Cadle, J.E. 1984. Molecular Systematics of Neotropical Xenodontine Snakes II. Central American Xenodontines. *Herpetologica* 40: 21-30.

Cadle, J.E. 1985. The Neotropical Colubrid Snake Fauna (Serpentes: Colubridae): Lineage Components and Biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1-20

Carvajal-C., J.E., O.V. Castaño-M., G. Cárdenas-A. & J.N. Urbina-C. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 29: 427-438.

Carvajal-C., J.E. & J.N. Urbina-C. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Trop. Conserv. Science* 1: 397-416.

Carvajal-Cogollo J.E. & N. Urbina-Cardona. Ecological grouping and edge effects in tropical dry evergreen forest: reptile-microenvironment relationships. In press

Carvajal-Cogollo J.E., G. Cárdenas-Arévalo & O.V. Castaño- Mora. 2012. Reptiles de la región Caribe de Colombia. Pp. 791-812. En Rangel Ch. (ed). *Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia.* Universidad Nacional de Colombia. Pp. 1018.

Cárdenas-A., G., O.V. Castaño-M. & J.E. Carvajal-C. 2010. Comunidad de reptiles en humedales y áreas aledañas del departamento de Córdoba: 361-380. En: J.O. Rangel-Ch. (ed.). *Colombia diversidad biótica IX: Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad-ecología y manejo ambiental.* Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia

Ceballos G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-214. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests.* Pp. 459. New York.

Darlington, P.J. 1957. Zoogeography: The Geographic Distribution of Animals. New York: John Wiley & Sons

Elton, C. 1927. Animal ecology. New York. 201 pp.

Fischer, J. & D.B. Lindenmayer. 2005a. Perfectly nested or significantly nested - an important difference for conservation management. *Oikos* 109: 485-494

Fischer, J. & D.B. Lindenmayer. 2005b. Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography*, 32, 1737–1750.

Fleishman, E. & D.D. Murphy. 1999. Patterns and processes of nestedness in a Great Basin butterfly community. *Oecologia* 119: 133-139.

Gans, C. & W.R. Dawson. 1976. Reptilian physiology: an overview. In Gans C. & W.R. Dawson, (eds) *Biology of the Reptilia (C.)*. Academic Press, London and New York 5(1), 1-17

Gentry A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-190. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests.* Pp. 459. New York

Gotelli N.J. & D.J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.

Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621.

Hecnar, S.J. & M'Closkey, R.T. 1997. Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos*, 80, 371–381.

Hecnar S.J., G. S. Casper, R. W. Russell, D. R. Hecnar & J. N. Robinson. 2002. Nested species assemblages of amphibians and reptiles on islands in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Biogeography*, 29, 475–489

Honnay, O., M. Hermy & P. Coppin. 1999. Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats?. *Oikos* 84: 119-129.

IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.

James, C.D. & R.Shine. 2000. Why are there so many coexisting species of lizards in Australian deserts?. *Oecologia* 125:127–141.

Jonsson, B. G. 2001. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia* 127: 309-313.

Lazala, M. 2007. Geología. 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. 472 pp.

Lomolino, M.V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions?. *J. Biogeogr.* 23: 699-703.

MacNally, R. & G. W. Brown. 2001. Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: prediction, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia*. 128: 116-125.

Medina-Rangel, G. F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Rev. biol. trop* [online]. 2011, vol.59, n.2, pp. 935-968. ISSN 0034-7744.

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.

Patterson, B.D. & W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.

Patterson, B.D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59: 330-342.

Patterson, B.D. & J.H. Brown. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *Journal of Biogeography* 18, 395-402.

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

Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 4, 53-74.

Pianka E.R. 1980. Guild structure in desert lizard. *Oikos* 35, 194-201.

Pielou, D.P. & E.C. Pielou. 1968. Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *Journal of Theoretical Biology* 21, 202-216.

Pough, F., R. Andrews, J. Cadle, M. Crump, A. Savitzky & K. Williams, 2001. *Herpetology*. Primera edición, Ed Prentice Hall, New Jersey. Pp. 577.

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.E. Carvajal. 2012. Clima de la región Caribe de Colombia. En Rangel-Ch., J.O. (ed). 2012. *Colombia Diversidad Biótica XII. La región Caribe de Colombia*. 1046 pp. Bogotá D.C.

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

Rubio A.V. & J. A. Simonetti. 2011. Lizard assemblages in a fragmented landscape of central Chile. *Eur J Wildl Res*, 57, 195-199.

Savage, J.M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or Vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 (3): 464-547

Ulrich W. & N.J. Gotelli. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns, *Ecology* 88: 1824-1831.

Ulrich W. 2008. Nestedness – a FORTRAN program for calculating ecological matrix temperatures, www.uni.torun.pl/~ulrichw.

Ulrich W. 2009. Pairs – a FORTRAN program for studying pair-wise species associations in ecological matrices. www.uni.torun.pl/~ulrichw

Wang, Y., Y. Bao, M. Yu, G. Xu & P. Ding. 2010. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16, 862-873

CAPÍTULO IV.

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL BORDE EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: EFECTOS SOBRE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESPECIES DE REPTILES

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DEL BORDE EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO ESTACIONAL: EFECTOS SOBRE LA COMPOSICIÓN, LA RIQUEZA Y LA ABUNDANCIA DE REPTILES

RESUMEN

Se evaluó el efecto de borde en bosques secos tropicales estacionales, sobre la composición, la riqueza y la estructura de los ensamblajes de reptiles y su relación con las 11 variables ambientales al norte de la región Caribe de Colombia. Se dispusieron 21 conjuntos de transectos en el gradiente Pastizal-Borde-Interior en fragmentos grandes y pequeños. Cada conjunto estaba compuesto por 15 transectos lineales permanentes. El muestreo se realizó en salidas de campo entre marzo de 2011 y junio de 2012. Se registraron 41 especies (pasto: 27, el borde del bosque: 34, interior del bosque: 32). Por grupos taxonómico, los lagartos presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los fragmentos grandes y pequeños y entre los hábitats. Las épocas climáticas no presentaron diferencias. La influencia del borde varió en distancia y en magnitud entre y dentro de las abundancias de las especies y entre los tamaños de fragmentos evaluados y notablemente entre las épocas climáticas. La dinámica de los valores de riqueza a lo largo de las temporadas muestreadas se vio influenciada por los montos de precipitación y por la altura de la hierba, factores que ayudan a predecir la fluctuación de la riqueza en una serie de tiempo. Para los lagartos se evidenció una alta asociación con las variables ambientales medidas a diferencia de las serpientes. En el bosque estacional, el efecto de borde, opera en mayor medida sobre las abundancias, las cuales son cambiantes entre los hábitats y entre las épocas climáticas y en menor medida sobre el recambio composicional de especies.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de la población humana con la consecuente puesta en marcha de diversos sistemas de producción, entre los que sobresalen a nivel global el cambio de uso de tierra para producción agrícola y para pastoreo de ganado (Ramankutty & Foley 1999), han sido los factores responsables de alterar y poner en riesgo las comunidades bióticas a una escala masiva (Ramankutty et al. 2008). El establecimiento y crecimiento de campos agrícolas a expensas áreas con vegetación nativa a

causado la disminución de la biodiversidad a escala de paisaje en las últimas décadas (Laurance 1991, 2002). Este patrón ha sido evidente en las áreas cubiertas de bosque seco tropical estacional a nivel global (Janzen 1988) y en especial en la planicie de región Caribe, donde la fertilidad de sus suelos ha provocado siglos de transformación para un número elevado de diversas bonanzas agrícolas (Etter et al. 2008) y en las últimas décadas el establecimiento de monocultivos (en la cuenca del río Cesar, 15.000 ha aproximadamente, dedicadas a cultivos de palma africana y arroz para 2013) y el crecimiento de la frontera pecuaria (más de 100.000 ha para pastizales, ver capítulo I).

En los paisajes transformados, caracterizados por una alta tasa de fragmentación y pérdida de hábitat, las comunidades silvestres por lo general utilizan parches de vegetación nativa, secundaria o con algún grado de recuperación, aisladas por una extensa matriz de pastos y/o cultivos (Lacher et al. 1999). La interacción entre estos tipos de vegetación (hábitats boscosos y no-boscoso, o tipos de uso del suelo), ha generado preocupaciones de conservación, por las alteraciones que esta interfaz (borde) provoca sobre las comunidades silvestres, en muchos casos favoreciendo a especies generalistas a expensas de las especialistas (Laurance 2000).

Los efectos de borde son la consecuencia más sobresaliente de la deforestación, son muy comunes y por lo general ayudan a explicar patrones a gran escala en la distribución de especies y la estructura de los ensamblajes (Fletcher 2005), son muy dinámicos y no lineales en el espacio y el tiempo (Murcia 1995, Ewers & Didham 2006). Son distintos ecológicamente del interior de los parches y comprender como se dan los cambios en las especies cerca del borde, es esencial para vislumbrar la dinámica en las especies a escala de paisaje (Ries et al. 2004). Las respuestas de las comunidades a estos efectos varían según las especies, la temporada y los microhábitats (Matlack 1993). Por otra parte, los datos sobre los efectos de borde incluyen típicamente autocorrelación espacial (Fletcher 2005), lo que provoca problemas para hacer inferencias sólidas al respecto. Estos efectos dinámicos y autocorrelacionados han demostrado ser un reto importante para la comprensión de los bordes y para extrapolar sus efectos a los patrones a escala de paisaje (Hurst et al. 2013).

El objetivo de este capítulo fue determinar la composición y estructura espacio-temporal del ensamblaje de reptiles y su relación con los bordes e interiores y pastizales en fragmentos de bosques secos estacionales al norte de la región Caribe colombiana, así como la relación entre

variables ambientales y composición y abundancia de reptiles. A manera de hipótesis de trabajo se partió de la consideración de que la riqueza y la abundancia de algunas especies de reptiles cambia a lo largo del pastizal, borde e interior, dependiendo de las distintas temporadas de muestreo y la riqueza y abundancia de reptiles deben estar relacionado en mayor medida con la cobertura vegetal, cobertura de hojarasca y la temperatura. En general es de esperar que en sitios con mayor cobertura del dosel y con cobertura elevada de la hojarasca, se encuentre la mayor riqueza y abundancia de reptiles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se desarrolló en localidades del norte de la región Caribe colombiana, en sectores de la llanura del río Cesar, en el departamento del Cesar ($9^{\circ}29'34''\text{N}$, $73^{\circ}41'59''\text{O}$ - $10^{\circ}29'13''\text{N}$, $73^{\circ}41'21''\text{O}$). El terreno en su mayoría es plano, con pequeñas zonas de lomerío con pendientes suaves, entre el 10 y el 12%. La altitud oscila entre los 50 y 140 m de elevación. La cobertura vegetal original del área de estudio y en general de la planicie de la región Caribe es de bosques seco tropical estacional, la cual se encuentra transformada por acción antrópica en aproximadamente un 98% (Etter et al. 2006) y se caracteriza por una marcada estacionalidad (época seca, con una duración entre 4 y/o 5 meses, en la cual se pierde el 70% o más del follaje, Murphy & Lugo 1986), lo que permite una mayor circulación de los vientos, mayor entrada de luz, menor humedad relativa y mayores temperaturas por toda el área del fragmento. Las zonas boscosas actuales del área de estudio son producto de la recuperación y/o regeneración de ciertas áreas de pastizales con árboles y de parches muy pequeños, que han dado lugar a fragmentos con “mosaicos” internos de vegetación madura mezclada con sectores cubiertos por una composición florística de especies pioneras (ej. *Guazuma ulmifolia* y *Prosopis juliflora*, ver capítulos I y II).

Los pastizales son la matriz más ampliamente representada en el área de estudio y al igual que las áreas boscosas presenta cambios dados por los pulsos de precipitación a lo largo del año, estos cambios no son notorios en cuanto a la cobertura, pero si en la altura de los pastos, para la época seca las alturas oscilan entre 0.3 y 0.6 m y en la época de lluvias entre 0.6 y 1.8 m (Obs. Pers.).

Actualmente en el paisaje del área de estudio se observan fragmentos de bosques secos estacional, secundarios y poco o muy disturbados, bosques de galería y rastrojos, aislados uno de otro por una extensa matriz de pastizales. Entre los principales factores tensionantes de la zona son en mayor

medida la ganadería extensiva e intensiva, tecnificada y tradicional, el aumento acelerado de cambios de uso del suelo para el establecimiento de cultivos de arroz (*Oriza sativa*) y de plantaciones de palma africana (*Elaeis guianensis*, ver Capítulo I).

El régimen de distribución de las lluvias es bimodal-tetraestacional, con montos anuales entre 1400 y 1800 mm. La primera temporada de lluvias va de abril a junio y la segunda de agosto a noviembre. El período más largo de menor precipitación va de diciembre a marzo y el segundo se da en el mes de junio y/o julio (Rangel & Carvajal 2012).

Para la investigación se seleccionaron fragmentos de bosque seco estacional, por medio de imágenes Landsat 5 TM y Landsat 7 ETM, disponibles para el año 2010 y corroborados con visitas previas a la zona. Se escogieron seis fragmentos siguiendo los siguientes criterios: 1. Debían estar rodeado totalmente de una matriz de pastizales; 2. Tres de los fragmentos debían contar con un área menor a 100 ha (“pequeños”) y tres con áreas superiores a las 450 ha (“grandes”); 3. Los pastizales debían estar sometidos a ganadería de tipo tradicional; 4. Los fragmentos debían estar bajo una misma unidad climática, con régimen bimodal-tetraestacional y en altitudes que oscilen entre 50 y 140 m y 5. La edad de los fragmentos deber ser similar, entre 25 y 30 años (ver capítulo 1).

Recolección de datos

Muestreos y diseño de la investigación

Se realizaron seis salidas de campo entre marzo de 2011 y junio de 2012, tres en la época seca y tres en la de lluvias (Figura 1). Los muestreos fueron realizados por seis investigadores, por siete horas y media en cada unidad de muestreo (9:00-12:45 h; 18:00-21:45 h), el esfuerzo de muestreo de la investigación fue de 1350 horas/hombre.

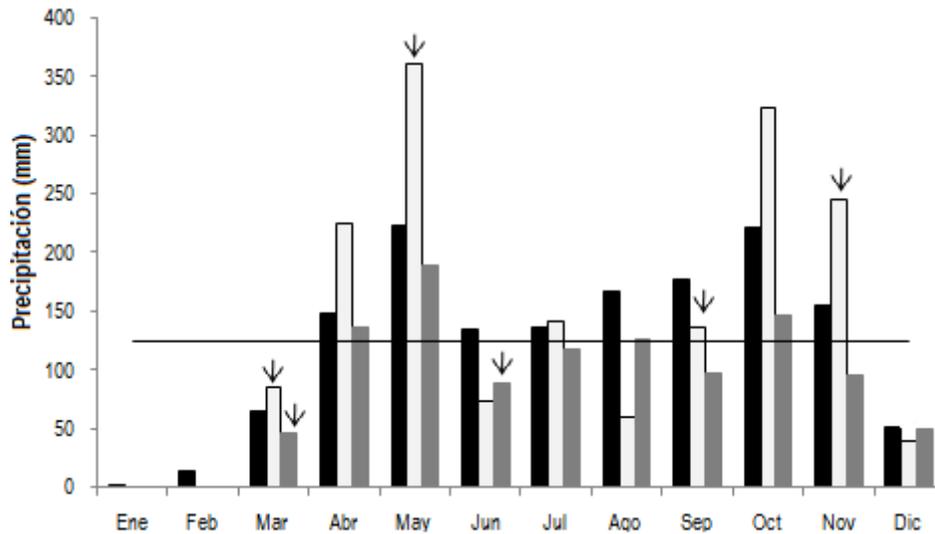


Figura 1. Promedio mensual de lluvias en el área de estudio. Las barras negras representan el promedio de precipitación en el periodo comprendido entre 1993-2012; las barras blancas representan los valores mensuales de lluvias para el año 2011 y las barras grises representan los valores mensuales de lluvias para el año 2012. La línea sólida indica el promedio mensual para el año 2013. Las flechas indican los meses en que se realizaron los muestreos.

Se establecieron 225 transectos lineales de 100 m, permanentes y paralelos al borde físico de los fragmentos (con el fin de detectar cambios en variables que pueden presentar a varias distancias del borde). Se dispusieron tres conjuntos de 15 transectos en cada uno en los fragmentos de mayor área (45 transectos por cada fragmento) y dos en los fragmentos de menor área (30 transectos por fragmento). Cada conjunto de transectos estuvo separado uno de otro por un mínimo de 600 m. Los transectos se ubicaron teniendo en cuenta tres tipos de hábitats, la matriz de pastizales, comprendida entre el borde físico del fragmento y 150 m hacia el pastizal; el borde que ocupó los primeros 50 m hacia el interior del fragmento y el interior del bosque, desde los 150 m hasta los 300 m hacia el interior del bosque (William-Linera 1998, Urbina-Cardona *et al.* 2006, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona *in press* Figura 2). Los cinco transectos de cada hábitat se dispusieron a distancias preestablecidas: en el pastizal a los -150, -115, -80, -45 y -10 m; en el borde a 0, 13, 26, 39 y 50 m y en el interior se situaron a los 150, 190, 220, 260 y 300 m (Figura 2).

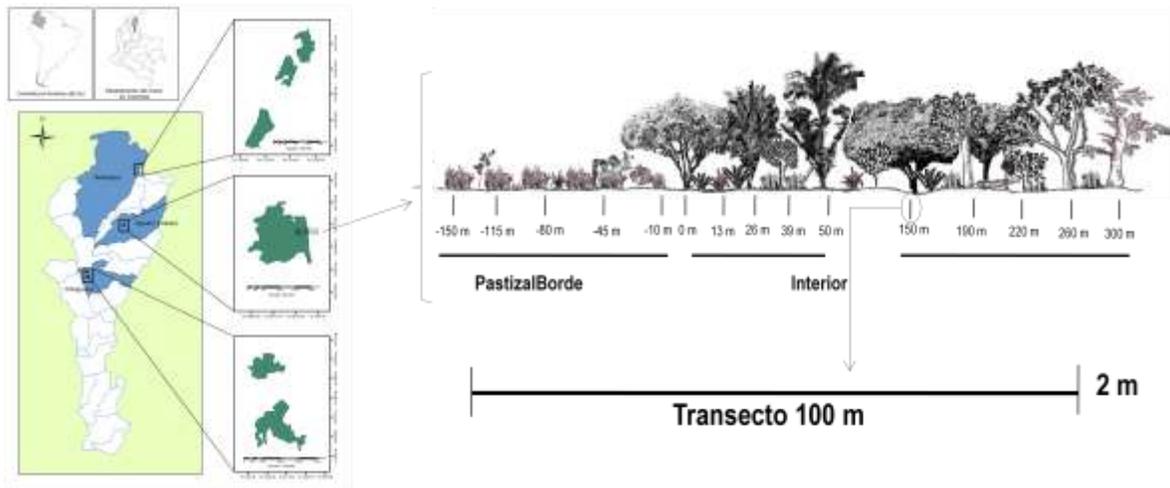


Figura 2. Área de estudio. Se muestra la disposición y las distancias de los transectos de 100 x 2 m a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior dentro de un fragmento de bosque

Medición de variables

Se midieron 11 variables, dos ambientales, nueve de hábitat. Por transecto se midieron las siguientes variables: distancia a cuerpos de agua, haciendo uso de un GPS en función "Go To", se referenció el punto de inicio (cada transecto) y el punto final (cuerpo de agua más cercano a cada transecto), pendiente que se medirá con un clinómetro, cobertura herbácea que se tomará levantando cinco cuadrantes de 50 x 50 cm a lo largo de cada transecto y la cobertura de dosel por estratos de los hábitats boscosos, los métodos de obtención de los datos de vegetación están detallados en el capítulo II.

Otras variables se midieron en el lugar en que se observó por primera vez cada organismo ya que éstas cambian a lo largo del día y de las temporadas de lluvias y sequía (Urbina-Cardona *et al.* 2006). Estas variables son: la temperatura y la humedad relativa ambiental medida con un termohigrómetro, porcentaje de cobertura de hojarasca, lo cual consistió en ubicar, en el lugar de captura y/o avistamiento, un cuadrante de 50 x 50 cm con una cuadrícula de nylon dividiéndola en cuatro subcuadrantes, grosor de la capa de hojarasca la cual se midió enterrando una regla graduada en el suelo y altura del estrato herbáceo y rasante.

Análisis de datos

Las métricas se calcularon para la comunidad de reptiles usando como unidad de comparación a cada uno de los transectos, por tamaños de fragmentos, por estación (seca o lluvias, Krebs 2009) y

por separado para lagartos y serpientes, dado que cada grupo presenta particularidades en su patrones de distribución y sus rasgos ecológicos (ver capítulo III).

Para probar la hipótesis nula de que hay diferencias estadísticas en la estructura y composición de las especies de lagartos y serpientes entre los hábitats de pastizal, borde e interior se realizó un Análisis de Permutación Multivariante de la Varianza (PERMANOVA), basados en una matriz de disimilitud de Bray Curtis (tipo III, con sumas de cuadrados parciales) de datos transformados con raíz cuadrada. El diseño consistió de cinco factores, tres analizados como factores fijos: categoría de tamaño con dos niveles (grandes y pequeños), época climática con dos niveles (sequía y lluvias) y tipo de hábitat con tres niveles (pastizal, borde e interior) y dos analizados como factores aleatorios: área del fragmento con seis niveles (41 ha, 46 ha, 69 ha, 466 ha, 541 ha, 901 ha), anidados en las categorías de tamaño y salidas de campo con seis niveles, anidados en las épocas climáticas. Los factores y sus interacciones, que presentaron significancia estadística fueron analizados con una comparación a posteriori por pares (*Pairwise*), mediante una prueba de t PERMANOVA, con 9999 permutaciones de Monte Carlo. Los análisis se realizaron en el programa PRIMER v6.1.14 y PERMANOVA add on v1.0.4 (Clarke and Gorley 2006; Anderson et al. 2008).

Se analizó la influencia del borde sobre las abundancias de lagartos y serpientes (para el análisis se tuvieron en cuenta solo aquellas especies que mostraron una abundancias superiores a cinco individuos en uno, dos o los tres hábitats analizados. Se estimó la variación en la significancia (SEI), la magnitud (MEI) y la distancia (DEI) de la influencia del borde (IB, Harper et al. 2005, Dodonov et al. 2013). Estos análisis se hicieron por separado para los bordes e interiores de los fragmentos grandes y pequeños y entre épocas climáticas.

El SEI se definió como la presencia o ausencia de significancia estadística, el MEI se definió como la medida en la cual la cobertura de los estratos difieren entre el hábitat de borde e interior y se calculó aplicando la ecuación de Harper *et al.* (2005): $(b-i)/(b+i)$, donde b = es la cobertura del estrato en el borde e i = es la cobertura del estrato en el interior. La magnitud de la IB varía entre -1 y +1, y alcanza valores de 0 cuando no existe una IB (Harper *et al.* 2005). El DEI se estimó por medio de una prueba de aleatorización para evaluar la influencia del borde (RTEI, Harper & MacDonald 2011, Dodonov 2011, Dodonov et al. 2013), con una rutina en el paquete estadístico R 2.12 (R Development Core Team 2012, Dodonov 2011). El procedimiento incluyó: i.El cálculo del MEI a distancias dadas del borde, ii. La creación de un conjunto de datos agrupados con los valores para el

borde y los valores de referencia (valores de interior), iii. La asignación de valores de aleatorizaciones (número de transectos de borde y número de mediciones para cada transecto) y iv. 10000 permutaciones por separado para cada distancia, que fueron usadas para la significancia del MEI (Dodonov et al. 2013). El SEI fue considerado significativo si al menos una distancia entre 0 y 10 m fue significativa y el DEI se estimó como la distancia más lejana del borde que fue precedida por no más de un consiguiente valor no significativo (Harper & MacDonald 2011, Dodonov 2011, Dodonov et al. 2013).

Se determinó la correlación (variables no correlacionadas) entre las 11 variables medidas con el coeficiente de correlación de Spearman. Se evaluaron las diferencias entre las variables de hábitat y ambientales por transectos medidos en el borde y en el interior usando una prueba de independencia de t. Por último, se identificaron las mejores modelos que relacionan las variables ambientales con la estructura del ensamblaje de reptiles. Estos modelos se generaron a través de un modelo lineal basado en la distancia (subrutina DistLM), aplicando el Criterio de Información corregida de Akaike (AICCc). A continuación, se llevó a cabo una ordenación y visualización de los modelos equipados con un análisis de redundancia basado en la distancia usando la subrutina dbRDA. Todos los análisis se realizaron utilizando el v6.1.14 y PERMANOVA PRIMER añadir el programa v1.0.4

Para evaluar el comportamiento de la riqueza en los hábitats de los fragmentos de bosque estudiados (pastizal de fragmentos grandes-Pfg, pastizal de fragmentos pequeños-Pfp, bordes de fragmentos grandes-Bfg, bordes de fragmentos pequeños-Bfp, interiores de fragmentos grandes-lfg, interiores de fragmentos pequeños-lfp), a lo largo de una serie temporal (salidas de la 1 a la 6), se realizó un análisis de datos de panel o datos longitudinales. En los datos de panel los individuos (hábitats, especies, etc.), son observados repetidamente a lo largo del tiempo, registrandolos valores que toman las variables explicativas (temperatura, humedad relativa, coberturas vegetales: hierbas y rasantes, arbustiva, arbolitos, arbórea, altura de la hierba, cobertura de hojarasca, distancia a cuerpos de agua y montos de precipitación) para entender el comportamiento de la respuesta (riqueza por hábitat), la cual también se registra a lo largo del periodo de estudio. En este sentido, es posible estudiar los efectos del tiempo en la riqueza de cada hábitat, así como las características globales de los fragmentos estudiados.

Dentro del análisis de los datos de panel, se utilizó la técnica de modelos de efectos fijos para explorar la relación entre las variables de predicción y las variables de resultado dentro de un tipo de hábitat. Los modelos de efectos fijos se basaron en regresiones de mínimos cuadrados ordinarios (*OLS regression*), para modelar variables de respuesta que ha sido medidas en al menos un intervalo de tiempo (Green 2008). Los análisis se realizaron en el paquete estadístico Stata®12, versión Stata SE (Kohler & Kreuter 2009).

RESULTADOS

Se registraron 2003 individuos, que representan 41 especies, 22 de serpientes, 16 de lagartos, dos de tortugas y una anfisbaena. En los fragmentos grandes se registraron 29 especies (dos de tortugas, 14 de lagartos y 13 de serpientes), en los fragmentos pequeños 30 (una de anfisbaena, 14 de serpientes y 15 de lagartos, Tabla 1). En la época de lluvias se registraron 38 especies, 26 en el borde, 30 en el interior y 21 en el pastizal, en la época seca se registraron 30 especies, 24 en el borde, 22 en el interior y 17 en el pastizal (Tabla 1, Figura 2).

Tabla 1. Riqueza, composición y estructura del ensamblaje de reptiles por época climática, por tamaño de fragmento y por tipo hábitat en el bosque seco estacional al norte de la región Caribe de Colombia. * Se incluye en el grupo de los lagartos una especie de anfisbaenido.

Grupo	Familia	Especie	Época de lluvias						Época seca									
			Fragmentos grandes			Fragmentos pequeños			Fragmentos grandes			Fragmentos pequeños						
			P	B	I	P	B	I	P	B	I	P	B	I				
Lagartos*	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena medemi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
	Corytophanidae	<i>Basiliscus basiliscus</i>	0	0	0	0	3	0	0	0	0	11	0	0	0	0		
	Dactyloidae	<i>Anolis auratus</i>	53	6	12	9	2	2	57	8	5	18	4	15	0	0	2	
		<i>Anolis tropidogaster</i>	0	1	0	0	0	0	0	4	5	0	0	0	2	0	0	
		<i>Bachia talpa</i>	0	0	1	0	14	7	0	0	0	1	5	3	0	0	0	
	Gymnophthalmidae	<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	2	4	1	1	3	3	0	2	1	0	3	0	0	0	0	
		<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	0	1	1	5	29	19	1	1	0	1	11	13	0	0	0	
	Iguanidae	<i>Iguana iguana</i>	3	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	
	Phyllodactylidae	<i>Phyllodactylus ventralis</i>	0	0	0	0	4	10	0	0	0	3	3	5	0	0	0	
		<i>Thecadactylus rapicauda</i>	1	6	1	0	11	10	2	4	6	2	9	3	0	0	0	
	Scincidae	<i>Mabuya sp.</i>	2	4	5	0	1	2	1	6	2	4	2	4	0	0	0	
	Sphaerodactylidae	<i>Gonatodes alboocularis</i>	8	128	55	12	68	73	20	91	69	24	48	62	0	0	0	
		<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	1	2	5	0	4	3	0	1	1	1	2	0	0	0	0	
	Teiidae	<i>Ameiva bifrontata</i>	5	4	7	2	17	13	0	6	2	2	9	30	0	0	0	
		<i>Ameiva praesignis</i>	7	27	17	4	15	8	23	31	16	9	16	33	0	0	0	
		<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	4	8	8	64	144	118	6	9	2	19	11	5	0	0	0	
		<i>Tupinambis teguixin</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
	Serpientes	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			<i>Corallus ruschembergii</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
			<i>Epicrates maurus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Colubridae		<i>Leptophis ahaetulla</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		<i>Mastigodryas pleei</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		<i>Oxybelis aeneus</i>	0	0	0	0	0	4	0	1	0	1	0	1	0	0	1	
		<i>Spilotes pullatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Dipsadidae		<i>Enulius flavitorques</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		<i>Imantodes gemmistratus</i>	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
		<i>Leptodeira annulata</i>	0	0	0	2	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2	5	6	1	11	6	3	2	3	3	11	10	0	0	0	
	<i>Liophis melanotus</i>	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
	<i>Lygophis lineatus</i>	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

Grupo	Familia	Especie	Época de lluvias						Época seca						
			Fragmentos grandes			Fragmentos pequeños			Fragmentos grandes			Fragmentos pequeños			
			P	B	I	P	B	I	P	B	I	P	B	I	
		<i>Phimophis guianensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
		<i>Sibon nebulatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
		<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	1	0
		<i>Thamnodynastes paraguanae</i>	3	2	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
	Elapidae	<i>Micrurus dissoleucus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		<i>Micrurus dumerilii</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	Viperidae	<i>Bothrops asper</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0
		<i>Crotalus durissus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	2
		<i>Porthidium lansbergii</i>	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	2
Tortugas	Kinosternonidae	<i>Kinosternon scorpioides</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Testudinidae	<i>Chelonoidis carbonaria</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abundancia total por hábitat x época climática			97	207	129	102	334	293	118	171	118	101	142	191	

Estructura del ensamblaje a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior

En los bordes se registró el mayor número de especies (34), seguido del interior con 32 y finalmente el pastizal con 26 especies (Tabla 1, Figura 2). En cuanto a la composición, los tres hábitats compartieron el 49% de las especies, el pastizal y el borde el 53%, el pastizal y el interior el 51% y el borde y el interior compartieron el 66% de las especies (Tabla 1). Las especies *Boa constrictor* y *Epicrates maurusse* registraron solo en el pastizal, *Enulius flavitorques*, *Micrurus dissoleucus*, *Phimophis guianensis* y *Spilotes pullatus* solo en el borde y *Amphisbaena medemi* y *Mastigodryas pleei* solo en el interior. Las abundancias fueron mayores en el borde, seguida del interior y del pastizal con el 43, 36 y 21% respectivamente de la abundancia total.

Por grupos, la estructura de los lagartos presentó diferencias estadísticamente significativas entre los fragmentos grandes y pequeños (Pseudo-F= 3.4404; p-perm= 0.0082, Tabla 2) y entre los hábitats (Pseudo-F= 7.7762; p-perm= 0.0001), el pastizal fue diferente del borde y del interior, los hábitats boscosos (borde e interior) no presentaron diferencias significativas (Tabla 2). No se presentaron diferencias entre las épocas climáticas (Pseudo-F= 2.0136; p-perm= 0.0694, Tabla 2, Figura 2). En la época seca no se presentaron diferencias estadísticas entre los fragmentos grandes y pequeños, pero si en la época de lluvias (Tabla 2). Las serpientes no mostraron diferencias estadísticas entre los fragmentos grandes y pequeños (Pseudo-F= 1.4956; p-perm= 0.1873) ni entre los hábitats (Pseudo-F= 0.94136; p-perm= 0.5695), ni entre las épocas climáticas (Pseudo-F= 1.275; p-perm= 0.3385). Dentro de los fragmentos grandes, el de 541 ha fue diferente de los demás, no se presentaron diferencias entre los fragmentos pequeños (Tabla 2).

Variación de la abundancia de los reptiles por tipo de hábitat – Influencia del borde

La influencia del borde varió en distancia y en magnitud entre y dentro de las abundancias de las especies y entre los tamaños de fragmentos evaluados y notablemente entre las épocas climáticas (Figura 4). En la época de lluvias el MEI varió entre las diferentes especies, con valores de cero y cercanos a él, en todas las especies excepto en *Thecadactylus rapicauda*. Se presentaron valores positivos en su mayoría en los fragmentos pequeños, los valores negativos se presentaron principalmente en los fragmentos de 541 ha (grande), los menores de MEI se presentaron en las especies *Anolis auratus* y *Ameiva praesignis* (Figura 4A). En la época seca, los valores de MEI variaron para todas las especies, se presentó una mayor variación en las especies *Anolis auratus* y *Ameiva praesignis*, con valores positivos y negativos dentro de ambas categorías de tamaño de fragmento (Figura 4B).

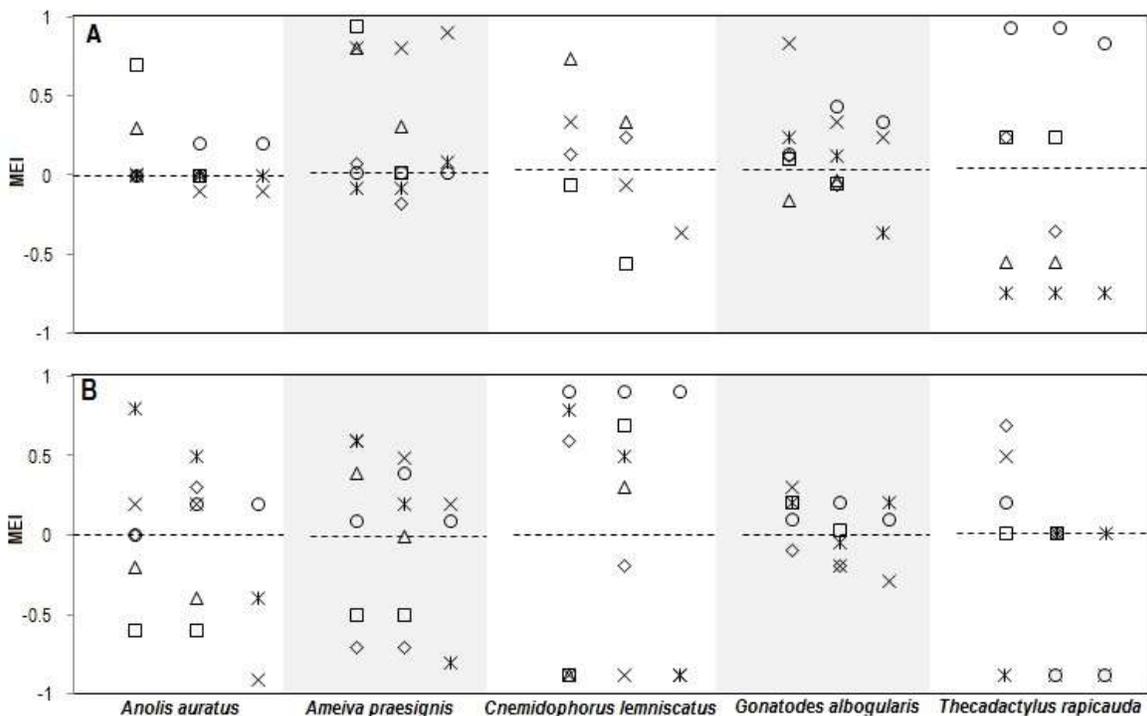


Figura 4. Variación de la magnitud de influencia del borde para las especies que presentaron mayores abundancias en el área de estudio. A. Época de lluvias, B. Época Seca. \diamond = Fragmento de 41 ha, \square = Fragmento de 46 ha, \triangle = Fragmento de 69 ha, \times = Fragmento de 466 ha, \ast = Fragmento de 541 ha, \circ = Fragmento de 901 ha.

Dinámica temporal de la riqueza en el gradiente Pastizal-Borde-Interior

La exploración de la riqueza en los diferentes hábitats de los fragmentos grandes y pequeños (organizados como datos de panel a través del tiempo), muestra como se da una dinámica similar para el gradiente pastizal-borde –interior en las dos categorías de tamaño analizadas (Figura 5). Los

valores de riqueza de especies tendieron a ser menores en las temporadas 1, 5 y 6 que corresponden a los periodos de sequía y a ser mayores en la temporada 2, que corresponde al periodo de inicios de lluvias (Figura 5).

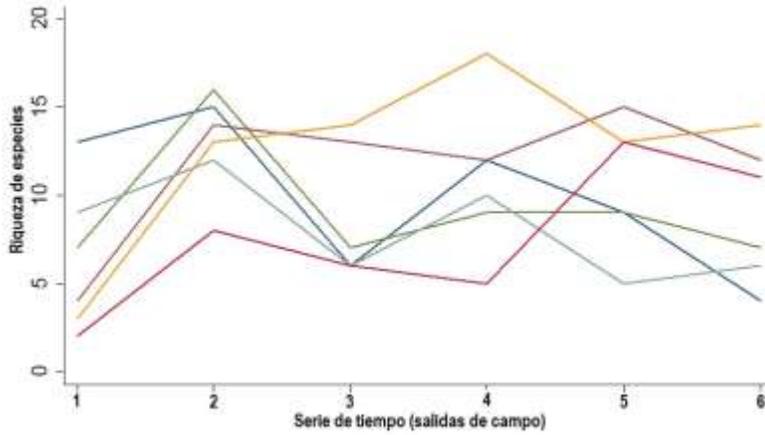


Figura 5. Variación de la riqueza, a través del tiempo, en el gradiente pastizal-borde-interior, de fragmentos grandes y pequeños al norte de la región Caribe de Colombia. — Borde de fragmentos grandes, — Borde de fragmentos pequeños, — Interior de fragmentos grandes, — Interior de fragmentos pequeños, — Pastizal de fragmentos grandes, — Pastizal de fragmentos pequeños.

Los valores medios de la riqueza y su heterogeneidad a través de la serie de tiempo analizada, muestra una mayor fluctuación en las primeras tres temporadas, en las últimas tres temporadas los valores medios de riqueza fueron más estables y no se registraron valores extremos de riqueza para las seis categorías de hábitats evaluadas (Figura 6). Las variables que presentan una alta asociación con los valores de riqueza a través del tiempo son la altura de la hierba y los valores de precipitación (Tabla 3).

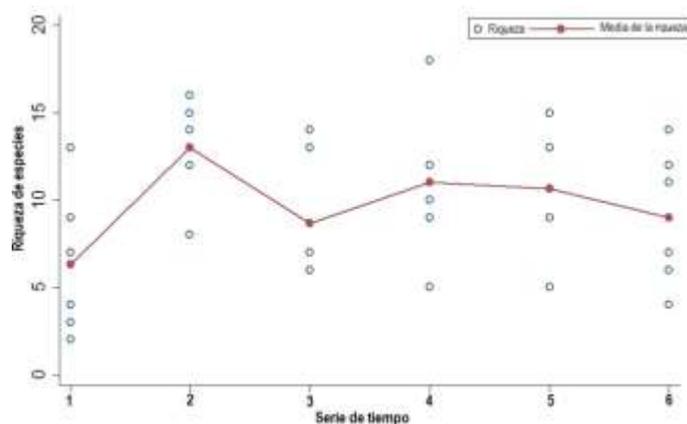


Figura 6. Heterogeneidad de los valores de riqueza entre y dentro de cada una de las temporadas analizadas en la serie temporal en el gradiente pastizal-borde-interior, de fragmentos grandes y pequeños al norte de la región Caribe de Colombia.

Tabla3. Modelo de regresión de mínimos cuadrados ordinarios

FUENTE	SS	df	MS			
Modelo	258.04745	8	32.2559312	No. de Obs =	36	
Residual	334.174772	27	12.3768434	F (8, 27)=	2.61	
Total	592.222222	35	16.9206349	Prob > F =	0.0297	
				R-Squared =	0.4357	
				Adj. R-Squared =	0.2685	
				Root MSE =	3.5181	

Y	Coef.	Error Estandar	t	P< t	[95% Conf. Interval]	
Temp	-0.1576558	0.4028778	-0.39	0.699	-0.9842928	0.6689813
CHIR	-0.0933002	0.0979794	-0.95	0.349	-0.2943374	0.107737
Alt_H	0.1163722	0.0576348	2.02	0.054	-0.0018846	0.234629
Cob_Arb	0.3432872	0.2009535	1.71	0.099	-0.0690354	0.7556098
Cob_Ar	-0.1166057	0.1912116	-0.61	0.547	-0.5089394	0.275728
Cob_Ai	-0.1765174	0.128829	-1.37	0.182	-0.4408526	0.0878177
Cob_hoj	-0.0511767	0.1154495	-0.44	0.661	-0.2880595	0.1857061
Preci	-0.0024223	0.0088865	1.95	0.057	-0.0206559	0.0158113
_cons	15.34837	14.8822	1.03	0.312	-15.18738	45.88412

Relaciones entre la composición y la estructura de reptiles con las variables ambientales

Para el grupo de los lagartos, con base en el mejor modelo de ajuste lineal basado en distancia (DistLM), los dos primeros ejes del dbRDA explican el 66.4% de la variación de la estructura de los lagartos a lo largo de los muestreos (AICc=5272.4; R²=0.64). La ordenación de los lagartos mostró diferencias entre los transectos del pastizal con los del borde e interior del bosque (Figura 7). Diez de las 11 variables medidas fueron significativas en el mejor modelo de ajuste, las variables significativas fueron ordenadas basados en su poder explicativo (ej. longitud de las flechas, Tabla 3, Figura 7).

En el grupo de las serpientes los dos primeros ejes del dbRDA explican el 49.3% de la variación de la estructura del grupo a lo largo de los muestreos (Figura 7). No se encontraron diferencias en la ordenación de las serpientes entre los transectos del pastizal y del borde e interior del bosque (Figura 7). Dos de las 11 variables medidas fueron significativas en el mejor modelo de ajuste: temperatura ambiental (AICc= 1044.6, Pseudo-F= 2.0179, P= 0.0464) y humedad relativa (AICc= 1041.1, Pseudo-F= 5.519, P= 0.0002).

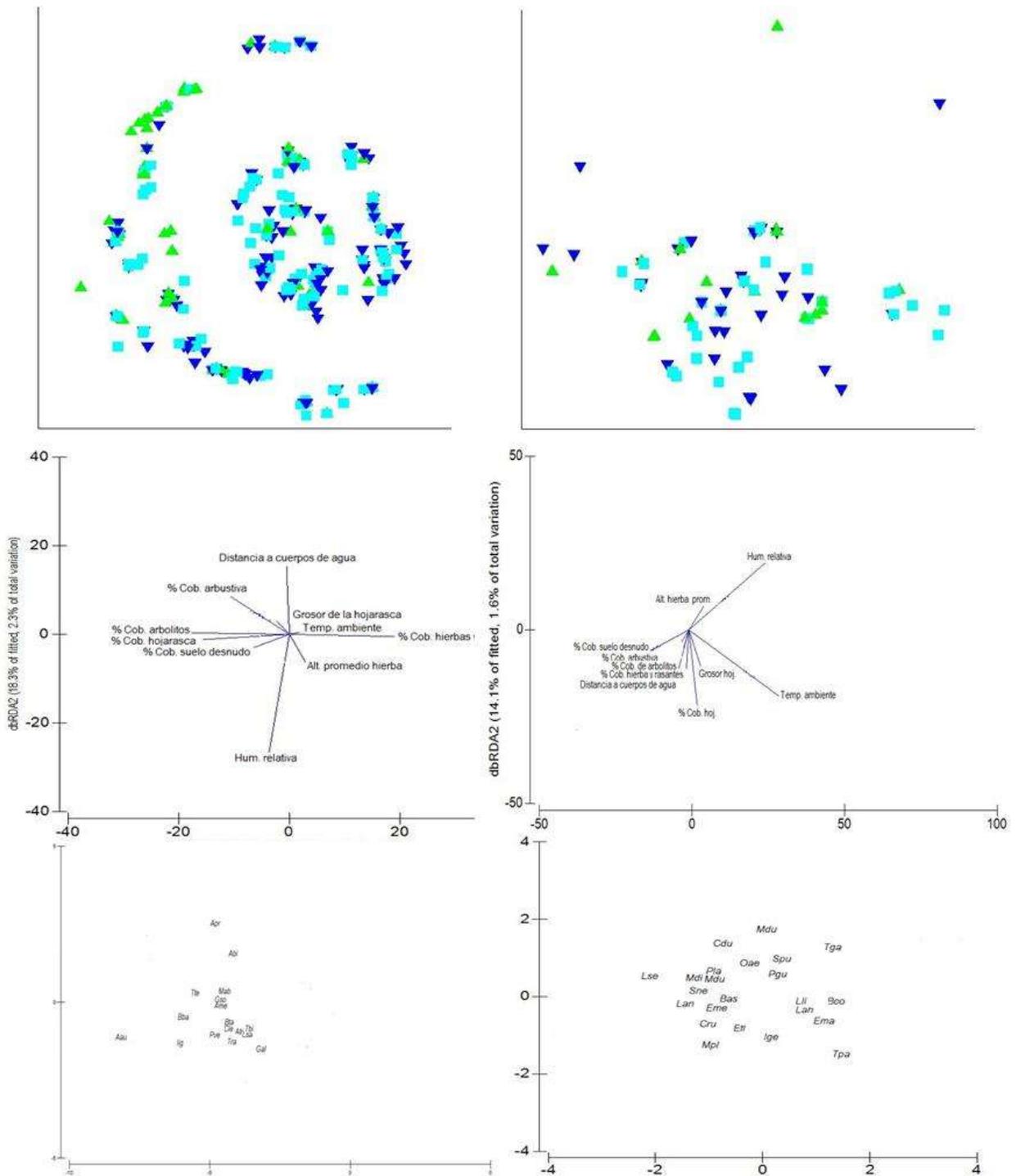


Figura 7. Análisis dbRDA de la estructura del ensamblaje de reptiles a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior. A la izquierda el análisis para los lagartos y a la derecha el análisis para las serpientes. Triángulos verdes = hábitat de pastizal, triángulos azules = hábitat de borde y cuadrados = hábitat de interior.

DISCUSIÓN

El ensamblaje de reptiles de los fragmentos de bosque tropical seco estacional responde diferencialmente a los cambios a lo largo del gradiente Pastizal-Borde-Interior de maneras diversas y complejas. Nuestros resultados muestran que las diferentes variables ambientales influyeron en la estructura de las especies de lagartos a lo largo de gradientes de hábitats, patrón que no se observó con las especies de serpientes.

Variabilidad ambiental vs. Especies de reptiles

La calidad del hábitat es una medida de la importancia de los gradientes de hábitat en el mantenimiento de una especie en particular (Van Horne 1983). La calidad del hábitat disminuye con la fragmentación de los bosques y puede afectar directa y/o indirectamente a los reptiles a través de una cascada de efectos relacionados con el borde del bosque, que implican las características ambientales del microhábitat (Urbina - Cardona et al. 2006). Para los reptiles, los parámetros del hábitat que se espera que sean importantes y que están potencialmente afectadas por la fragmentación son la temperatura y la humedad relativa, la profundidad de la hojarasca, la densidad del sotobosque, la cobertura herbácea y de dosel (Urbina - Cardona et al 2006, Suazo - Ortuño et al. 2007). Los resultados demuestran (a través DistLM) que, en el bosque seco estacional, grandes grupos reptiles (ej. lagartos, serpientes), se ven afectados de manera diferencial. Los lagartos son afectados principalmente por los cambios en las variables a diferentes escalas espaciales, tales como: porcentaje de suelo desnudo, las cobertura de hojarasca, herbácea, arbustiva y de arbolitos), el grosor de la capa de hojarasca, la humedad relativa y la temperatura; contrario a las serpientes que se ven afectadas principalmente por la humedad relativa y la temperatura. En general, los ensamblajes de lagartos y serpientes, están compuestos por especies generalistas (ver capítulo III), la abundancia de la mayoría de las especies de lagartos se ven afectadas por la humedad relativa y la altura promedio de la hierba (Figura 7), para las serpientes la humedad relativa y la temperatura ambiental afecta en su mayoría especies con tallas grandes y medianas, especialmente boidos y algunos dipsadidos.

Reptiles alargo del gradiente interior pastos de borde del bosque

El 49% de las especies se distribuyen de manera homogénea en el gradiente Pastizal-Borde-Interior, el pastizal presentó 5% de especies exclusivas y el borde e interior presentaron un 9% cada uno y el 19% fue exclusivo de los hábitats boscosos, aunque por conocimiento de la historia natural de las especies “exclusivas de los bosques” y observaciones personales estas especies pueden ocupar un

amplio espectro de hábitat que van desde cultivos, pastizales y bosques (Ayala & Castro inédito, Pérez-Santos & Moreno 1988) (Tabla 1). El patrón observado en el bosque seco estacional se aleja del documentado en otros estudios llevados a cabo en otros bosques tropicales donde se observa un recambio entre los hábitats evaluados, bosques maduros y secundarios (Gardner et al. 2007, Urbina-Cardona et al. 2008), gradiente de Pastizal-Borde-Interior (Schlaepfer & Gavin 2001, Lehtinen et al. 2003, Urbina-Cardona et al. 2006, Carvajal & Urbina en prensa) y cuencas conservadas vs cuencas perturbadas (Suazo - Ortuño et al. 2008). En el bosque estacional, el efecto de borde, opera en mayor medida sobre las abundancias (estructura de los ensamblajes), las cuales son cambiantes entre los hábitats y entre las épocas climáticas y en menor medida sobre el recambio composicional de especies.

En este sentido, el bosque seco estacional y los hábitats con un mayor grado de perturbación (ej. los pastos) soportan especies con amplias tolerancias ecofisiológicas que les permiten adaptarse a climas extremos (ej. la mayoría de las especies registradas, especialmente de las familias Teiidae, Dactyloidae, Gymnophthalmidae y Disadidae). Estas adaptaciones incluyen cambios en la autoecología de las especies, por ejemplo la especie *Ameiva ameiva* (actualmente *A. praesignis*) en los bosques amazónicos no se registra en los hábitats boscosos por que experimenta problemas en las temperaturas óptimas para la termorregulación (Sartorius et al. 1999), en el bosque seco ocupa principales los hábitats borde e interior del bosque. Este patrón también es observado en las especies *Anolis auratus* y *Cnemidophorus lemniscatus* en los bosques húmedo al sur de la región Caribe de Colombia (Carvajal-Cogollo et al. 2007, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008) vs los bosques secos estacionales del norte de esta región. Nuestros resultados son consistentes con los expuestos por Medina-Rangel (2011, 2012) en los bosques secos de los alrededores de la ciénaga de Zapatosa al norte de la región Caribe colombiana y por Rojas et al. (en prensa) en los bosques secos de la cuenca alta del río Cesar.

Estos resultados demuestran la importancia de tomar en cuenta, de manera detallada aspectos ecofisiológicos (ej. temperatura óptimas para la termorregulación, tiempos de actividad, hábitos de forrajeo, entre otros), de las especies que componen los ensamblajes de reptiles en el bosque seco estacional, para tener una visión más precisa de la influencia de los bordes sobre la biota en el bosque seco estacional, también teniendo en cuenta los efectos aditivos y la interacción no lineal

entre el contexto del paisaje, el tamaño y forma del hábitat, efectos de borde y calidad de matriz (Didham et al. 2012).

LITERATURA CITADA

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

Carvajal-Cogollo, J.E., O.V. Castaño-Mora, G. Cárdenas-Arévalo & J.N. Urbina-Cardona. 2007. Reptiles de Áreas Asociadas a Humedales de la Planicie del Departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 29: 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. & N. Urbina-Cardona. Ecological grouping and edge effects in tropical dry evergreen forest: reptile-microenvironment relationships. In press

Clarke, K.R., R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

Didham, R.K., V. Kapos & R.M. Ewers. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:161–170.

Dodonov P. 2011. Influência de borda na vegetação e microclima no cerrado paulista. MSc thesis, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (Pos-Graduation Program in Ecology and Natural Resources), Universidade Federal de São Carlos, Brazil.

Dodonov, P., K.A. Harper & D.M. Silva-Matos. 2013. The role of edge contrast and forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant Ecology An International Journal*, 214, 1345-1358.

Etter, A., C. McAlpine, D. Pullar and H. Possingham 2006. Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79: 74-87

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*, 98:1, 2 – 23.

Ewers, R.M., R.K. Didham. 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43: 527–536.

Fletcher, R.J. 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74: 342–352.

Greene, W.H. 2008. *Econometric analysis* / 6th ed., Upper Saddle River, Prentice Hall.

Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosnoff, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Essen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19, 768-782.

Harper, K.A. and S.E. Macdonald. 2011. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method. *Ecosphere*. 2, art94.

Hurst, Z.M., R.A. McCleery, B.A. Collier, R.J. Fletcher Jr., N.J. Silvy, P.J. Taylor & A. Monadjem. 2013. Dynamic Edge Effects in Small Mammal Communities across a Conservation-Agricultural Interface in Swaziland. *PLoS ONE* 8(9): e74520. doi:10.1371/journal.pone.0074520

Janzen, D.H.1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75,105-116.

Kohler, U. & F. Kreuter. 2009. Data Analysis Using Stata, Third Edition.

Krebs, C.J. 2009. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco. 655 pp.

Lacher T.E.J., R.D. Slack, L.M. Coburn & M.I. Goldstein. 1999. The role of agroecosystems in wildlife biodiversity, In: (eds) Biodiversity in Agroecosystems. Biodiversity in Agroecosystems. Boca Raton: Collins, WW Qualset,. pp. 147–165.

Laurance W.F. & E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 777–792.

Laurance W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134–135.

Matlack, G.R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edgesites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66: 185–194.

Medina-Rangel, G. F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Rev. biol. trop* [online]. 2011, vol.59, n.2, pp. 935-968. ISSN 0034-7744.

Medina-Rangel, G. F. 2012. Cambio Estacional en el uso de los recursos de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar (Colombia). *Caldasia* 35(1):103-122

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.

Murphy, P.G. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

Ramankutty, N. & J.A. Foley.1999. Estimating historical changes in global landcover: croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 997–1027.

Ramankutt, N., A.T. Evan, C. Monfreda & J.A. Foley. 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year. *Global Biogeochemical Cycles* 22: GB1003.

Rangel-Ch & J.E. Carvajal. 2012. Clima de la región Caribe de Colombia. En Rangel-Ch., J.O. (ed). 2012. Colombia Diversidad Biotica XII. La región Caribe de Colombia. 1046 pp. Bogotá D.C.

Ries, L., R.J. Fletcher, J. Battin, T.D. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 491–522.

Urbina-Cardona, J.N., M.I. 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. *Biol Conserv.* 132: 61–75.

Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J Wildlife Manage.* 47: 893–901.

Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú, M.E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristic of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conserv Biol.* 12: 1091–1102.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSION GENERAL

Transformación del paisaje, efecto de borde, pérdida de hábitat, respuesta de las especies: el caso del bosque seco estacional del norte de la región Caribe de Colombia

Los bosques tropicales abarcan una alta variedad de formaciones vegetales con particularidades y rasgos distintivos, en cuanto a la composición florística, complejidad estructural de la vegetación, montos anuales de precipitación, tipos de suelos, entre otros (Murphy & Lugo 1986, 1995; Rangel & Velásquez 1997, Rangel 2012). Haciendo posible distinguir en una serie hídrica, formaciones que van desde los bosques húmedos y muy húmedos, hasta los bosques secos estacionales, matorrales semiáridos y áridos y vegetación de áreas desérticas (Rangel 2012), cada una con ensamblajes de fauna diferentes y con patrones de transformación de las coberturas que varían en magnitud. En la región Caribe es posible distinguir este conjunto de formaciones vegetales (Rangel 2012), donde los bosques húmedos son la formación mejor conservada con selvas densas en mayor medida primarias (Avella & Rangel 2012), los bosques secos de la llanura Caribe, por darse sobre suelos altamente fértiles (Janzen 1988), de las planicies de inundación de ríos como el Sinú, el San Jorge, el Cesar, el medio y bajo Magdalena, entre otros y sobre una vasta planicie de humedales a través de su área geográfica (ej. complejo cenagoso d Zapatosa, en el área de estudio), han estado sometidos a cambios en las coberturas desde épocas prehispánicas (Etter 2008), para el establecimiento de ganado vacuno y múltiples cultivos de pan coger y a gran escala, que persisten y se intensifican en la actualidad (ver capítulo I).

La transformación del paisaje en la cuenca del río Cesar está dada por una de las razones más frecuentemente documentadas, la expansión de la frontera agrícola y pecuaria (Daily 2001) y la expansión urbana (Luck et al. 2004), en menor medida y restringida principalmente al sector Norte del área de estudio (ver capítulo I). De las formas de alteración de los paisajes de orden antropogénico que identifica Forman (1995), el bosque seco estacional del área de estudio se amolda a las formas más intensas y agresivas, la contracción y el desgaste (Forman 1995), estos cambios dan lugar a diferentes patrones espaciales de los paisajes y alteraran los procesos ecológicos y la distribución de plantas y animales (Lindenmayer & Fischer 2006). Para el caso de la flora en el área de estudio la transformación del paisaje ha creado fragmentos con vegetación secundaria típica de la zona, mezcladas con especies pioneras procedentes de las zonas semiáridas y áridas aledañas (Rangel 2012, capítulo II), las cuales encuentran el hábitat propicio para

establecerse, principalmente por los cambios en los factores abióticos (cambios en temperatura, humedad relativa, características físico-químicas del suelo), subsiguientes a la transformación (Murcia 1995).

Esta dinámica de cambio, antropogénicas (pérdida y transformación de las coberturas) y naturales (la marcada estacionalidad en un periodo entre cuatro y cinco meses), moldean patrones diferenciales en cuanto a los patrones de anidamiento y de coexistencias de especies y de la respuesta de las especies a los efectos de los bordes. A escala regional los ensamblajes tanto de grupos de fauna como de flora representan subconjunto de especies de los bosques húmedos y semihúmedos aledaños (Ceballos 1995, Gentry 1995). Donde se nota un patrón de decrecimiento de la riqueza específica desde los bosques muy húmedos y húmedos hasta los bosques secos estacionales y las zonas áridas, en estas últimas por lo general los ensamblajes se componen de especies generalistas, con características ecofisiológicas que le ayudan a adaptarse a las condiciones climáticas, temporales o constantes en estas áreas (Capítulos II y III)

El efecto de borde crea respuestas diferenciales entre las especies, dependiendo de las características bióticas y abióticas del área (Laurance 2002). En cuanto a la fauna de reptiles, en los bosques semihúmedos y húmedos se pueden observar cambios a lo largo de un gradiente desde los pastizales hasta los interiores del bosques en cuanto a la riqueza, la composición y la estructura (valor de importancia de las especies dada por su abundancia en los diferentes hábitats) (Schlaepfer & Gavin 2001, Lehtinen et al. 2003, Urbina-Cardona et al. 2006, Suazo-Ortuño 2008, Carvajal & Urbina en prensa). En el bosque seco tropical estacional, los cambios se observan principalmente en la estructura del ensamblaje, seguido de los valores de riqueza. La composición de especies es similar (en un alto porcentajes, más del 65%) a lo largo del gradiente (capítulo IV, Medina-Rangel 2011, 2012).

El entendimiento de la influencia de la transformación del paisaje y los subsecuentes efectos cascada (Urbina-Cardona 2006), en los bosques secos estacionales, se complementarán, cuando se aborden a los ensamblajes desde escalas menores a las del hábitat (ej. disponibilidad y uso de microhábitat), o desde la presencia o ausencia y la complejidad de grupos ecológicos a lo largo del gradiente y desde sus características ecofisiológicas (ej. temperaturas óptimas de termorregulación y forrajeo).

LITERATURA CITADA

Ceballos G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-214. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). Seasonally dry tropical forests. Pp. 459. New York.

Daily, G.C. 2001. Ecological forecasts. *Nature*, 411, 245.

Forman, R.T. 1995. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge University Press, New York.

Gentry A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-190. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). Seasonally dry tropical forests. Pp. 459. New York

Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 105-116.

Lehtinen, R.M., J. Ramanamanjato & J.G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodivers Conserv.* 12: 1357–1370.

Lindenmayer, D.B. & J. Fischer. 2006. Habitat fragmentation and landscape change an ecological and conservation synthesis. Washington. 349 pp.

Luck, G., Ricketts, T.H., Daily, G. & Imhoff, M. 2004. Alleviating spatial conflict between people and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 182–186.

Medina-Rangel, G. F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Rev. biol. trop* [online]. 2011, vol.59, n.2, pp. 935-968. ISSN 0034-7744.

Medina-Rangel, G. F. 2012. Cambio Estacional en el uso de los recursos de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar (Colombia). *Caldasia* 35(1):103-122

Murphy, P.G. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

Murphy P.G. & A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. Pp. 9-29. In S. Bullock, H. Mooney & E. Medina (eds). Seasonally dry tropical forests. Pp. 459. New York.

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 region Caribe de Colombia. Bogota: Instituto de Ciencias Naturales. 1046 pp.

Rangel-Ch, J.O., & A. Velázquez, 1997. Métodos de estudio de la vegetación. 59-87 pp. En Rangel-Ch, O, P. D. Lowy-C y M. Aguilar-P. (Eds). Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente.

Schlaepfer, M., T. Gavin. 2000. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conserv Biol.* 15: 1079–1090.