

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 55(10):143-165, 2015

www.mz.usp.br/publicacoes

www.revistas.usp.br/paz

www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

RELACIONES ESPACIALES Y ALIMENTICIAS DEL ENSAMBLAJE DE REPTILES DEL COMPLEJO CENAGOSO DE ZAPATOSA, DEPARTAMENTO DEL CESAR (COLOMBIA)

GUIDO FABIAN MEDINA-RANGEL^{1,2}

GLADYS CÁRDENAS-ÁREVALO¹

ABSTRACT

*To find environmental factors that favors richness and abundance of species and groups of reptiles, his preference for microhabitats, species diet and differences between habitats in parameters such as size of individuals, level of detection and proportion of predation, we made four field trip in surrounding areas of the Zapatosá's wetland complex, between November of 2006 and October of 2007, embracing both the rainy and the dry season. Habitats with significant differences between environmental and structural variables were riparian forest, palm-grove, tree-lined savanna and chasmophyte forest; riparian forest and dry forest were not different. The slope of the land and degree of human intervention were variables more related to species abundance. By increasing the slope and human intervention, the richness and abundance of reptiles in general and snakes and lizards decreased; with the increase of environmental temperature average, abundance of reptiles decreased. With increasing herbaceous cover and decreased tree diameter, the richness of snakes and lizards decreased. The body size of the reptiles was not different between habitats, although small sizes predominated in all. Snakes had lower detection values those lizards. Riparian forest had the highest detection values. A fifth of all lizards showed some sign of predation and was higher in the palm-grove. Terrestrial reptiles were the richest and most abundant in the study. Lizards had the highest amplitude in the habitat use and microhabitat, while snakes *Helicops danieli* and *Leptodeira septentrionalis* and lizards *Anolis gaigei*, *Gonatodes albogularis* y *Cnemidophorus lemniscatus* in the food use. Lizards exhibit greater overlap in the use of resources.*

KEY-WORDS: Use of space; Diet; Breadth and niche overlap; Tropical Dry Forest.

INTRODUCCIÓN

Los diferentes hábitats en un bosque o ecosistema no son homogéneos, esto hace que las especies ocupen y exploten los espacios y recursos de forma

diferencial, lo que afecta directa o indirectamente sus valores de abundancia, diversidad y biomasa (García-R. *et al.*, 2007). Los hábitats que ofrecen mayor heterogeneidad, en teoría proporcionan más nichos ecológicos y generan mayor riqueza y diversidad de

¹ Grupo de Biodiversidad y Conservación – Reptiles, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Avenida 30 calle 53, Apartado 7495, Bogotá D.C., Colombia.

² E-mails: gmedinar@unal.edu.co, guidofabianmedina@gmail.com
<http://dx.doi.org/10.1590/0031-1049.2015.55.10>

especies; de esta forma se estimula la diversidad de las comunidades, puesto que se condiciona la escogencia espacial y temporal de los recursos (Petren & Case, 1998).

Diferentes hábitats proveen una gama diferente de recursos y condiciones para la existencia de un individuo (Nemes *et al.*, 2006), su escogencia, implica un proceso de elección de los recursos espaciales que se encuentran a disposición en los distintos ambientes (Partridge, 1978; Molina-Zuluaga & Gutiérrez-Cárdenas, 2007), donde las especies prefieren espacios que les ofrezcan sitios para alimentación, reproducción, subsistencia y supervivencia (Vitt *et al.*, 1997). El proceso de elección está determinado por la estructura física del ambiente, la fisiología del organismo, la disponibilidad de recursos, alimento, refugio o protección frente a depredadores y a las condiciones adversas del ambiente (Reaney & Whiting, 2003).

Para los reptiles en diferentes niveles de organización, varios factores ambientales, de historia natural y autoecología de las especies influyen en la selección, uso y agregación en un hábitat, entre los cuales figuran los rasgos morfológicos (Herrel *et al.*, 2002), el desempeño motriz (Irschick & Losos, 1999; Vanhooydonck & Van Damme, 2003), termorregulación óptima (Grover, 1996; Melville & Schulte, 2001; Huey *et al.*, 2009), competencia inter e intra específica (Vanhooydonck & Van Damme, 2003; Downes & Bauwens, 2002), depredación (Downes & Shine, 1998), alimentación (Vitt & Pianka, 2005), dinámica y fluctuaciones de las poblaciones (Partridge, 1978) y los procesos de acomodo y distribución dentro de una comunidad (Ricklefs & Schluter, 1993; Smith & Ballinger, 2001).

El objetivo de la investigación fue identificar las relación entre variables estructurales de los hábitats que favorecen la riqueza y abundancia de las especies del ensamblaje de reptiles, la preferencia y uso de los microhábitats, sus relaciones alimenticias y diferencias entre hábitats en características de las especies como el tamaño de los individuos, el grado de detección y la proporción de depredación, en las zonas de influencia del complejo cenagoso de Zapatosa, municipios de Chimichagua y El Paso, departamento del Cesar, Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se desarrolló en el departamento del Cesar, alrededor de tres ciénagas pertenecientes al

complejo cenagoso de Zapatosa, (Fig. 1): la ciénaga de Zapatosa que pertenece a los municipios de Chimichagua (09°14'N, 73°46'W, 09°21'N, 73°49'W; *datum* WGS 84), el Banco y Chiriguana. La ciénaga Mata de Palma ubicada en el corregimiento de Potrerillo (09°32'N, 73°39'W; *datum* WGS 84) y la ciénaga la Pachita en el corregimiento La Loma (09°32'N, 73°41'W; *datum* WGS 84), ambas pertenecen al municipio de El Paso.

El régimen de las lluvias de la zona es bimodal tetraestacional, la precipitación media anual oscila entre 1000-2600 mm, los periodos de lluvias comprenden los meses de abril a junio y agosto a noviembre, con un máximo en el mes de octubre (160-300 mm) y un promedio de temperatura de 28°C. Los periodos secos se presentan entre diciembre a marzo y julio a principios de agosto, con un mínimo en el mes de enero (9-21 mm) y un promedio de temperatura de 26°C (Rangel-Ch. *et al.*, 1997; Rangel-Ch. *et al.*, 2008a).

El área hace parte de la formación Bosque Seco Tropical (BsT) (Rangel-Ch. *et al.*, 1997), se caracteriza por tener generalmente terrenos con pendientes suaves entre 2-5% y algunos sitios 30-80%, cobertura vegetal dominada por una matriz de pastos con algunos fragmentos de bosque secundario entresacados y muy aislados, bosques de ribera, rastrojos altos y bajos, palmares (formados por la fuerte extracción de madera a la cual fueron sometidos los bosques) y potreros con algunos árboles dispersos integrando cercas vivas y sombrío para el ganado (Rangel-Ch. *et al.*, 2008b). Entre las presiones más fuertes sobre los remanentes de vegetación y la fauna asociada a la misma, se encuentra la ganadería intensiva, la tala y quema frecuente para cultivo, la degradación y contaminación del suelo y el agua por basuras en los alrededores de zonas pobladas y finalmente la tala del bosque y entresaca de madera para venta y uso doméstico.

Hábitats estudiados

De acuerdo con la fisonomía vegetal en la zona de estudio que suministra un conjunto particular de recursos y condiciones ambientales, se definieron cinco tipos de hábitat (Barbosa-Castillo *et al.*, 2008; Rangel-Ch. *et al.*, 2008b): bosque casmófito (bosque seco de pendiente), bosque seco (fragmentos de bosque seco en zonas planas), bosque de ribera, palmares y sabanas arboladas (pastizales naturales y sembrados). Se resumen las principales características de los diferentes hábitats (Tabla 1), para mayores detalles de las características de cada uno de los hábitats remitirse a Medina-Rangel (2011).

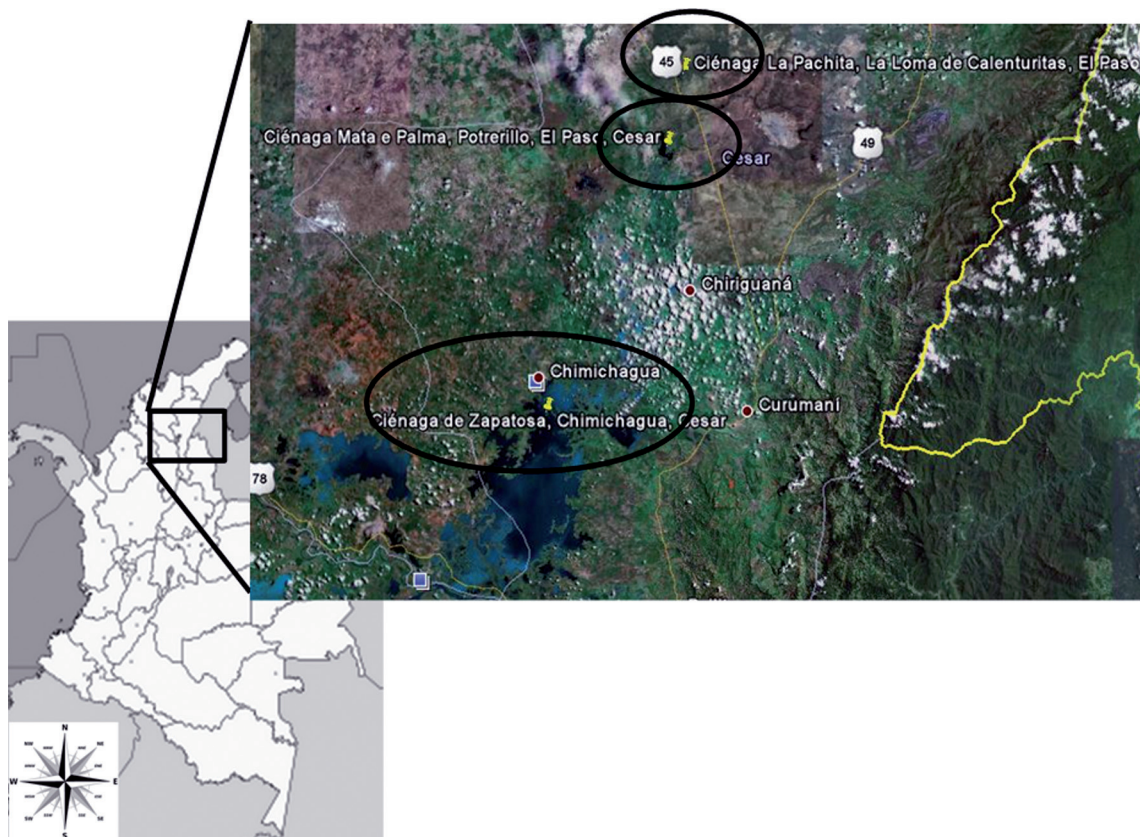


FIGURA 1: Mapa donde se muestran a grandes rasgos los sitios de muestreo en el complejo cenagoso de Zapatoza, departamento de Cesar, Colombia. Imagen tomada de Google-Earth, octubre de 2010.

Muestreo

Se efectuaron salidas entre los meses de noviembre de 2006 y octubre de 2007 (época de lluvias) y los meses de enero y julio de 2007 (época seca).

Cada hábitat fue recorrido por dos investigadores durante ocho horas efectivas de búsqueda (cuatro horas en el día 9 am-1 pm y cuatro horas en la noche 6-10 pm), para un esfuerzo de 128 horas/hom-

bre para cada hábitat y un total de 640 horas/hombre durante todo el estudio.

Hábitat

Para cada tipo de hábitat se muestreo en dos áreas separadas más de 1 km entre sí, donde se caracterizó la vegetación (la estratificación, la altura, la densidad relativa, el área basal, el diámetro a la altura del pecho

TABLA 1: Características estructurales de los hábitats estudiados.

	BR	BS	P	BP	SA
Pendiente	10%	30%	< 10%	30-80%	< 10%
H	Semihúmedo	Seco	Seco-semihúmedo	Muy seco	Muy seco
Sustrato	Franco arenoso	Franco arenoso	Franco arenoso	Rocoso	Franco arenoso
Estratos #	6	5	5	5	4
ED	Ai	Ai	Ai	ar	H-R
CA	85%	80%	70%	60%	25%
CI	50%	60%	25%	60%	60%
Ch	20%	60-80%	30%	40-70%	< 20%

Bosque de ribera (BR), bosque seco (BS), palmares (P), Bosque casmófito (BP), sabanas arboladas (SA). Ai = Arbóreo inferior; ar = arbustivo, H-R = Hierba-rastrojo. H: Condiciones de humedad, ED: Estratos dominantes, CA: Cobertura arbóreas, CI: Coberturas inferiores, Ch: Cobertura hojarasca.

(DAP), la cobertura por estrato) y variables ambientales (la temperatura promedio, la precipitación promedio, la pendiente del terreno y el grado de alteración antrópica) (Rangel-Ch. *et al.*, 1997). El hábitat se caracterizó estructuralmente para definir una matriz de datos y asociarla con la diversidad de los reptiles (Anexo 1).

Reptiles

Mediante un diseño aleatorio de caminatas, se realizaron búsquedas por encuentro visual cronometradas (Crump & Scott, 1994), es decir un muestreo aleatorio estratificado por hábitats; se efectuaron diariamente recorridos de aproximadamente 400 m en el día y 400 m en la noche en el mismo sitio, con el fin de observar y/o capturar la mayor cantidad de individuos, identificarlos utilizando claves especializadas (Peters & Donoso-Barros, 1970; Peters & Orejas-Miranda, 1970; Pérez-Santos & Moreno, 1986, 1988; Bernal-Carlo, 1991; Páez *et al.*, 2002; Campbell & Lamar, 2004; Ugueto & Harvey, 2011; Harvey *et al.*, 2012; Köhler *et al.*, 2012; Ayala & Castro, *en preparación*) y liberarlos; la captura de los individuos fue manual y/o con gancho, se exploró a un metro a cada lado dentro de los potenciales microhábitats donde se podían encontrar los reptiles.

Medición de las diferentes variables

Con el fin de calificar y cuantificar parámetros ecológicos relacionados con las especies de reptiles del sotobosque y usarlos como variables para comparaciones con la estructura del hábitat, a cada individuo capturado se le registraron los mismos datos que en el estudio de Medina-Rangel (2011).

Se sacrificó una muestra de individuos ($n = 231$; por lo menos tres ejemplares por especie), distribuidos en las diferentes especie encontradas y que se fijaron según las especificaciones de Pisani & Villa (1974), para obtener una colección de referencia que se depositó en la colección de reptiles del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. A cada individuo sacrificado se le extrajo el estómago que se fijó en formol al 10% para el análisis de dieta y con la ayuda de claves se identificaron hasta la mayor categoría taxonómica posible las presas obtenidas.

Análisis de resultados

Del estudio general del complejo cenagoso de Zapatosa (Rangel-Ch. *et al.*, 2008a), se tomó la in-

formación sobre las variables de vegetación y clima, se correlacionaron (Anexo 2) y se retiraron las que se comportan de forma asociada (co-linealidad) y las demás se utilizaron para los análisis, se probó normalidad y homogeneidad de varianza de los datos. Para ver la desigualdad entre hábitats se compararon las variables por medio de un análisis de varianza multivariado no paramétrico (NPMANOVA), buscando conocer si el conjunto de todas las variables exploradas fue diferente entre hábitats. Esta prueba sirve para probar la significancia de la diferencia entre los grupos basada en la medida de distancia Bray Curtis (Anderson, 2001). Se calcula al igual que un análisis de varianza multivariado MANOVA, obteniendo un F que es permutado 10000 dentro del programa entre los grupos de variables que se comparan; para lo cual se utilizó el programa Past versión 3.0-2013 (Hammer *et al.*, 2001).

Se encontraron las relaciones entre las variables de la vegetación con la riqueza y abundancia general del ensamblaje de reptiles, por grandes grupos (serpientes, lagartos y tortugas-cocodrilos) y por especies, se utilizaron modelos de regresión por pasos (*Backward stepwise*), buscando el mejor ajuste, la significancia de cada modelo y sus componentes, además se contrastó la normalidad, independencia y homogeneidad de varianza de los residuales (Shapiro-Wilk, Durbin Watson y Levene respectivamente). Los modelos se corrieron utilizando las especies comunes ($n > 5$), los modelos que no se ajustaron a alguno de estos parámetros se descartaron por modelos con un R-ajustado más bajo pero que cumplían los supuestos (Legendre & Legendre, 1998); para esto se utilizó el programa R versión 3.0.2 (Gentleman & Ihaka, 1997).

Se determinó si existe diferencia en los tamaños corporales de los individuos de las especies (longitud rostro cloaca: LRC) en conjunto entre los diferentes hábitats, se usó un análisis de varianza, se estandarizaron primero las medidas para evitar que el tamaño individual generara variación no controlada y poder comparar en conjunto las especies de uno u otro hábitat, evitando la influencia del tipo de especies. La estandarización de las medidas, se obtuvo restando la media y dividiendo por la desviación estándar cada dato de las especies en cada hábitat, según lo sugerido por Legendre & Legendre (1998). Previamente se probó la normalidad y la homogeneidad de la varianza, para aplicar estadística paramétrica (Sokal & Rolf, 1985). Para lo cual se utilizó el programa Past versión 3.0-2013 (Hammer *et al.*, 2001).

Se estableció algún tipo de relación entre el tamaño (longitud rostro-cloaca: LRC) y el ambiente que ocupan las especies de lagartos y las serpientes,

se agruparon en categorías de talla así: para lagartos: pequeño < 40 mm LRC, mediano 40-100 mm LRC y grande > 100 mm LRC; y serpientes: pequeño < 400 mm LRC, mediano 400-1000 mm LRC y grande > 1000 mm LRC. Se siguió el criterio utilizado por diferentes autores (Ayala & Castro, *en preparación*; Pérez-Santos & Moreno, 1986, 1988; Urbina-Cardona & Reynoso, 2005), se utilizaron los individuos colectados por especie, excluyendo los juveniles en cada caso. Para determinar la independencia de la categoría de talla frente al hábitat se usó una prueba Chi-cuadrado (Sokal & Rolf, 1985).

Se comparó el grado de detección de las especies agrupadas en grandes grupos, lagartos, serpientes y tortugas-cocodrilos con el índice propuesto por Vitt *et al.* (2003). Los muestreos de igual extensión tanto en el día como en la noche y la obtención de resultados diferentes, permiten pensar que la habilidad para encontrar los reptiles puede ser el reflejo de la variación en su comportamiento evasivo más que en la habilidad de detectarlos. La detección (d) se cuantificó como $d = [(n_a / (n_a + n_i)) \times 100]$; donde n_a : número de individuos activos en el día y/o noche, n_i : número de individuos inactivos en el día y/o noche. Se utilizaron los datos de las especies que con seguridad se encontraban activas o inactivas, evitando contar individuos que por el disturbio propio del muestreo se hayan alertado y movilizado. Entre mayor sea el valor del índice, las especies serán más fácilmente detectadas cuando están activas (Vitt *et al.*, 2003). Posteriormente se probó normalidad y homogeneidad de varianza de los datos, al no obtenerla, se utilizaron pruebas no paramétricas; se contrastó el grado de detección para establecer si cambia entre hábitat por medio de una prueba de Kruskal-Wallis y contraste *a posteriori* de Mann-Whitney para determinar los grupos que generan la diferencia (Sokal & Rolf, 1985; Blair & Doan, 2009).

Los niveles de depredación se cuantificaron por hábitat, con la proporción de individuos de lagartos de una especie con signos de depredación: pérdida de toda o parte de la cola como indicador indirecto de tal fenómeno (Vitt *et al.*, 2005; Bateman & Fleming, 2009); se buscó comparar esta estimación entre los diferentes ambientes y examinar si se asociaban. Se usaron las lagartijas ya que son las que expresan mejor y con mayor frecuencia la experiencia de un evento fortuito fallido de depredación y sólo se utilizaron las especies de lagartijas que estuvieron en todos los hábitats. Hay que aclarar que la pérdida parcial o total de la cola puede estar asociada adicionalmente a eventos de alta densidad de la (s) especie (s) y competencia por el espacio, mejores perchas, sitios o hembras para cópula, lugares de alimentación, entre otros, a nivel

intra e interespecífico (Bateman & Fleming, 2009), aquí solo se consideran como eventos de depredación, aunque no se descarta de ninguna forma que estuvieran asociados a todos o alguno de los otros eventos, sin embargo todos ellos generan presiones sobre las especie, pero no se pueden diferenciar en el estudio.

Se graficaron por número de especies y proporción de individuos las categorías de microhábitat, se agruparon las especies en serpientes, lagartos y tortugas-cocodrilos, con el fin de observar preferencias en el uso de microhábitats.

Se calculó la amplitud y sobreposición de nicho (hábitat, microhábitat y dieta), para saber cómo las especies utilizan y agregan el uso de los recursos espaciales y alimenticios; se utilizaron los índices sugeridos por Pianka (1973). Para este fin se utilizó el programa Ecosim versión 7.70 (Gotelli & Entsminger, 2009), los algoritmos re-muestran los datos originales con 1000 iteraciones y a partir de estos datos calculan la amplitud y la sobreposición, reteniendo la estructura de ceros en la matriz como lo sugieren Winemiller & Pianka (1990), para hacer los cálculos más ajustados a la realidad. Las presas se agruparon por categorías, los contenidos estomacales donde se encontraron insectos se separaron por orden, exceptuando los Hime-nóptera donde las hormigas se trataron aparte según lo recomendado por Vitt & Pianka (2004) y los vertebrados se juntaron por clase. En la estimación del sobre-lape de nicho se utilizaron las especies o registro más comunes ($n > 5$). Se construyeron dendrogramas de similitud para los datos de sobre-lape de hábitat, microhábitat y dieta, se utilizó la distancia de Morisita; para lo cual se utilizó el programa Past versión 3.0-2013 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Variables de la vegetación

De las 18 variables medidas (Anexo 1), se encontró una alta correlación entre algunas variables ambientales, por lo cual fueron excluidas de los análisis de regresión: la altitud, el porcentaje de cobertura del estrato arbóreo superior, el porcentaje de cobertura del estrato arbóreo inferior, el porcentaje de cobertura del estrato arbolitos, el porcentaje de cobertura del estrato bajo, el porcentaje de vegetación con DAP < 5 cm, el porcentaje de vegetación con DAP 5-20 cm, el porcentaje de vegetación con DAP > 20 cm (Anexo 2).

Los hábitats presentaron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a las variables ambientales ($F_{(4,400); 0,05} = 14,65$; $P = < 0,0001$); influenciado

TABLA 2: Comparación *a posteriori* de la NPMANOVA por pasos de Bonferroni (valor de P) para las variables de vegetación y clima de los hábitats del complejo ciénaga de Zapatosa.

	BP	BR	BS	P	SA
BP	—	0,008*	0,017*	0,0001*	0,0002*
BR	0,083	—	0,147	0,023*	0,0002*
BS	0,166	1	—	0,013*	0,0003*
P	0,001	0,234	0,134	—	P << 0,05*
SA	0,002	0,002	0,003	0	—

* Variables significativamente diferentes entre hábitats.

BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada.

por la diferencia entre todos los hábitats en cuanto a las variables de vegetación y clima que los caracterizaron (Tabla 2); solamente el bosque seco y el bosque de ribera no mostraron diferencias estadísticamente significativas.

Relación de las especies con las variables ambientales

Las variables ambientales que se relacionaron positiva o negativamente con la mayor cantidad de

TABLA 3: Influencia de las variables ambientales sobre la riqueza o abundancia general, del grupo o de la especie del complejo cenagoso de Zapatosa.

	P%	GIA	T	CH	Dpr	DEA	AP	Pmm	CD	CArt
Riqueza total	-	-	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Abundancia total	-	-	--	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Riqueza serpientes	-	-	ni	-	-	ni	ni	ni	ni	ni
Abundancia serpientes	-	-	ni	ni	-	++	ni	ni	ni	ni
Riqueza lagartos	-	-	ni	-	+	ni	ni	ni	ni	ni
Abundancia lagartos	-	-	--	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Ameiva praeignis</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	--	ni	ni	ni
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	--	ni	ni	ni
<i>Iguana iguana</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-	ni	ni
<i>Stenocercus erythrogaster</i>	++	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Basiliscus basiliscus</i>	-	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Bothrops asper</i>	-	-	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-	ni
<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	ni	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni	-	ni
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	ni	ni	ni	-	-	ni	ni	ni	+	ni
<i>Mabuia</i> sp.	+	ni	--	ni	-	ni	+	ni	+	ni
<i>Anolis gaigei</i>	ni	ni	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni	-
<i>Pseudoboa newuiidii</i>	-	-	ni	+	++	ni	ni	ni	-	+
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	ni	ni	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni	ni
<i>Holcosus festivus</i>	ni	ni	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni	ni
<i>Caiman crocodilus</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-	ni	ni
<i>Gonotodes albogularis</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	++	ni	ni	ni
<i>Trachemys callirostris</i>	ni	ni	ni	ni	ni	-	ni	ni	ni	ni
<i>Helicops danieli</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-
<i>Leptophis abaelulla</i>	ni	ni	ni	ni	ni	+/-	ni	ni	ni	ni
<i>Oxybelis aeneus</i>	ni	ni	ni	ni	+/-	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	+	ni	ni
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	+	ni	ni	ni
<i>Corallus ruschenbergertii</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Imantodes cenchoa</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Anolis auratus</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
<i>Tupinambis teguixin</i>	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Riqueza tort. y cocod.	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni
Abundancia tort. y cocod.	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni

++: Relación positiva alta; +: relación positiva; --: relación negativa alta; -: relación negativa; +/-: relación positiva hasta cierto punto y posteriormente negativa; ni: no hay influencia de la variable.

T: Temperatura promedio mensual (°C), P(mm): Precipitación promedio mensual (mm de lluvia), P(%): Pendiente en porcentaje de inclinación, DEA: Densidad del estrato arbóreo de altura promedio > 5 m (ind/m²), CD: Porcentaje de cobertura del dosel, CArt: Porcentaje de cobertura del estrato arbusto, CH: Porcentaje de cobertura del estrato herbáceo, AP: Altura promedio de los árboles, Dpr: DAP promedio (cm), DEA, GIA: Grado o porcentaje de intervención antrópica.

parámetros de la comunidad de reptiles del complejo cenagoso fueron la pendiente y el grado de intervención antrópica (Tabla 3). Mientras que el porcentaje de cobertura del estrato arbustivo solo se relacionó con la abundancia del lagarto *Anolis gaigei* (Tabla 3).

La riqueza y abundancia disminuyeron con el aumento de la pendiente y con el grado de intervención antrópica, adicionalmente la abundancia también bajó con el aumento de la temperatura media ambiental (Tabla 3 y Anexo 3).

Por grupos, la riqueza y abundancia de las serpientes y los lagartos estuvieron influenciadas negativamente por el grado de intervención antrópica y por la pendiente, además la riqueza de ambos grupos fue afectada negativamente por el aumento de la cobertura herbácea y por la disminución del diámetro de los árboles. Una mayor densidad del estrato arbóreo favoreció la abundancia de serpientes y un aumento en la temperatura media ambiental fue negativo para la abundancia de lagartos (Tabla 3 y Anexo 4). Ninguna de las variables medidas mostró relación con la riqueza y abundancia de tortugas y cocodrilos.

La abundancia de los teidos *Ameiva praesignis* y *Cnemidophorus lemniscatus* se relacionó positivamente con la disminución en la altura promedio del estrato arbóreo, mientras los gekkos *Gonatodes albogularis* y *Thecadactylus rapicauda* se asociaron favorablemente con el aumento de la altura promedio del estrato arbóreo (Tabla 3 y Anexo 4). La precipitación promedio mensual se relacionó positivamente con la abundancia del lagarto *Iguana iguana* y la serpiente *Thamnodynastes gambotensis* y negativamente con *Caiman crocodilus*; mientras que la mayor pendiente benefició la abundancia del lagarto *Stenocercus erythrogaster* y la densidad de árboles se relacionó positivamente con el teido *Holcosus festivus* (Tabla 3 y Anexo 4).

La abundancia de la serpiente *Helicops danieli* se relacionó favorablemente hasta cierto punto con la baja cobertura arbórea, posteriormente disminuye al aumentar demasiado la misma variable de la vegetación; fenómeno similar ocurre con las serpientes *Oxybelis aeneus* y *Leptophis ahaetulla* y la tortuga *Trachemys callirostris* que estuvieron relacionadas con la cobertura herbácea, diámetro promedio de los árboles y densidad del estrato arbóreo respectivamente (Tabla 3 y Anexo 4).

La abundancia de la lagartija arborícola *A. gaigei* se vio favorecida positivamente con el aumento de la densidad de árboles, pero no con la cobertura arbustiva y el aumento de la intervención antrópica (Tabla 10 y Anexo 6). La serpiente *Bothrops asper* y el lagarto *Basiliscus basiliscus* se asociaron negativamente con el aumento de la pendiente, el diámetro de los

árboles favoreció al lagarto, mientras la cobertura del dosel y el grado de intervención antrópica se relacionaron negativamente con la abundancia de la serpiente (Tabla 3 y Anexo 4).

Los valores altos de cobertura del dosel no favorecieron positivamente la abundancia del lagarto *Lepidoblepharis sanctaemartae* mientras que el mayor diámetro de los árboles si lo benefició, las mismas variables cumplen la función inversa en la abundancia de la serpiente *Leptodeira septentrionalis* que además se relacionó negativamente con la cobertura herbácea (Tabla 3 y Anexo 4).

El incremento en la pendiente, la altura promedio del estrato arbóreo y en menor medida el aumento de la cobertura del dosel, se relacionaron positivamente con la abundancia de la lagartija *Mabuya* sp. y que estuvo estrechamente relacionada de forma negativa con el aumento de la temperatura promedio ambiental, además también fue afectada negativamente por el aumento del diámetro de los árboles (Tabla 3 y Anexo 4).

La serpiente *Pseudoboa newwiedii* y la lagartija *Tretioscincus bifasciatus* se relacionaron favorablemente con el aumento en el diámetro de los árboles, la mayor cobertura herbácea y desfavorablemente con el aumento en la intervención antrópica; adicionalmente la lagartija fue favorecida por la mayor densidad del estrato arbóreo, mientras la serpiente también se relacionó positivamente con una mayor cobertura arbustiva, pero negativamente por el aumento de la pendiente y la cobertura del dosel (Tabla 3 y Anexo 4).

La abundancia de las serpientes *Corallus ruschenbergerii* e *Imantodes cenchoa* y los lagartos *Tupinambis teguixin* y *Anolis auratus* no se relacionó con las variables ambientales tomadas en el estudio; fue muy particular el hecho que el lagarto *A. auratus* tuvo una alta abundancia en lugares abiertos de vegetación de matorral y en los bordes de los bosques, sin embargo ninguna de las variables que correspondían a estos sitios se relacionó con su presencia.

Tamaño del cuerpo (LRC) de los reptiles por hábitat

En general el tamaño no fue diferente estadísticamente entre hábitats ($F_{(4,301); 0,05} = 0,9159$; $P = 0,455$), ningún ambiente presentó diferencias en el tamaño de las especies (Tabla 4).

El bosque seco mostró un mayor número de individuos en la categoría de talla pequeña, tendencia que se repite en casi todos los hábitats exceptuando los palmares, donde la categoría de talla grande fue más abundante (Fig. 2).

TABLA 4: Comparación pareada de Tukey (Q) para los valores de tamaño estandarizado de las especies de reptiles entre los hábitats del complejo ciénaga de Zapatosa. Valor de del estadístico Q bajo la diagonal/probabilidad de significancia sobre la diagonal.

	BP	BS	P	BR	SA
BP	—	0,995	0,999	0,999	0,354
BS	0,552	—	0,999	0,968	0,171
P	0,257	0,295	—	0,992	0,258
BR	0,358	0,909	0,615	—	0,510
SA	2,594	3,145	2,851	2,236	—

BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada.

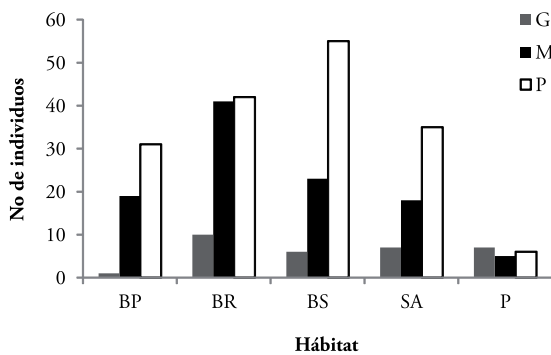


FIGURA 2: Número de individuos por categoría de tamaño dentro de cada uno de los diferentes hábitats del área de estudio. (G: Grande (n = 30), M: Mediana (n = 104), P: Pequeña (n = 164)). BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada.

Sin embargo, los valores de talla fueron independientes del hábitat considerado ($X^2_{(m=3, n=5)} = 0,23326$; $P = 0,00502$), no parece existir una relación de las especies según su tamaño por ninguno de los ambientes.

Grado de detección

Las serpientes mostraron menores valores en los índices de detección frente a los demás grupos en casi

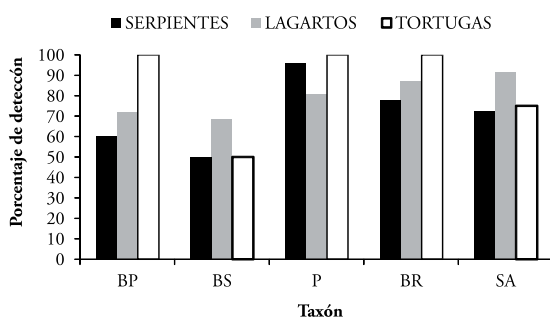


FIGURA 3: Porcentaje de detección de las especies en grandes grupos dentro de los diferentes hábitats del área de estudio. (BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada).

todos los hábitats, excepto en los palmares donde los lagartos son los menos detectados (Fig. 3). En el bosque seco se obtuvieron los más bajos valores de detección, mientras que en el palmar y el bosque de ribera se presentaron los valores más altos (Fig. 3).

Los hábitats exhibieron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la detección ($H_{(4,205)} = 13,6$; $P = 0,0087$); el bosque de ribera resultó ser el hábitat que influyó en que la diferencia estadística entre los índices fuera significativa frente a la sabana arbolada, bosque casmófito y bosque seco (Tabla 5), además de la poca similitud que presentó el palmar con mayores valores frente al bosque casmófito (Tabla 5).

TABLA 5: Comparación *a posteriori* de Mann-Whitney (Valor de U/valor de P) para los índices de detección por hábitats del complejo ciénaga de Zapatosa.

	BP	BS	P	BR	SA
BP	—	0,434	0,027*	0,001*	0,167
BS	1	—	0,125	0,007*	0,534
P	0,268	1	—	0,293	0,413
BR	0,010	0,072	1	—	0,056*
SA	1	1	1	0,561236	—

* Variables significativamente diferentes entre hábitats.

BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada.

Niveles de depredación

Una quinta parte de las lagartijas muestreadas presentó evidencia de depredación, el palmar fue el hábitat con la mayor proporción de depredación, seguido por la sabana arbolada y el bosque casmófito; mientras que el bosque de ribera fue el hábitat con las más bajas tasas (Fig. 4).

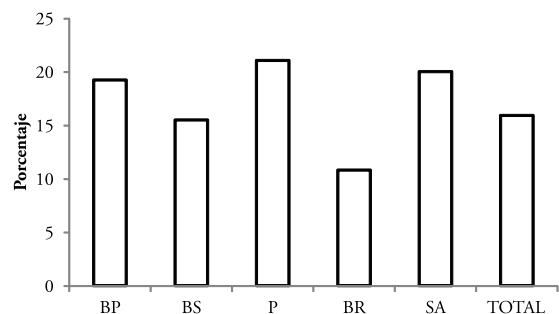


FIGURA 4: Porcentaje de depredación de especies de lagartijas en los hábitats del área de estudio. (BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada).

Uso de microhábitat

El microhábitat suelo, fue utilizado por un mayor número de especies, independiente del grupo,

mientras que los troncos para los lagartos y las ramas para las serpientes son utilizados en segunda instancia (Fig. 5). Esto puede ser una respuesta de la técnica usada de búsqueda que se sega hacia el suelo.

La mayor proporción en el número de individuos en todos los microhábitats terrestres la presentaron los lagartos; mientras que en los ambientes acuáticos las tortugas y cocodrilos proporcionalmente fueron los más abundantes (Fig. 6). Las serpientes se distribuyeron en todos los microhábitat pero con menores abundancias.

Interacciones en hábitat, microhábitat y dieta

Los lagartos mostraron en promedio las mayores amplitudes de nicho tanto en el uso de hábitat como de microhábitat (Tabla 6). Las especies con la mayor amplitud en el uso de hábitat son los lagartos *Anolis aeneus*, *Gonatodes albogularis* y *Thecadactylus rapicauda* y la serpiente *Lygophis lineatus* (Tabla 6). Mientras que las de más amplio uso del microhábitat fueron *A. aeneus*, *Basiliscus basiliscus* e *Iguana iguana* y la serpiente *Bothrops asper* respectivamente (Tabla 6). Para

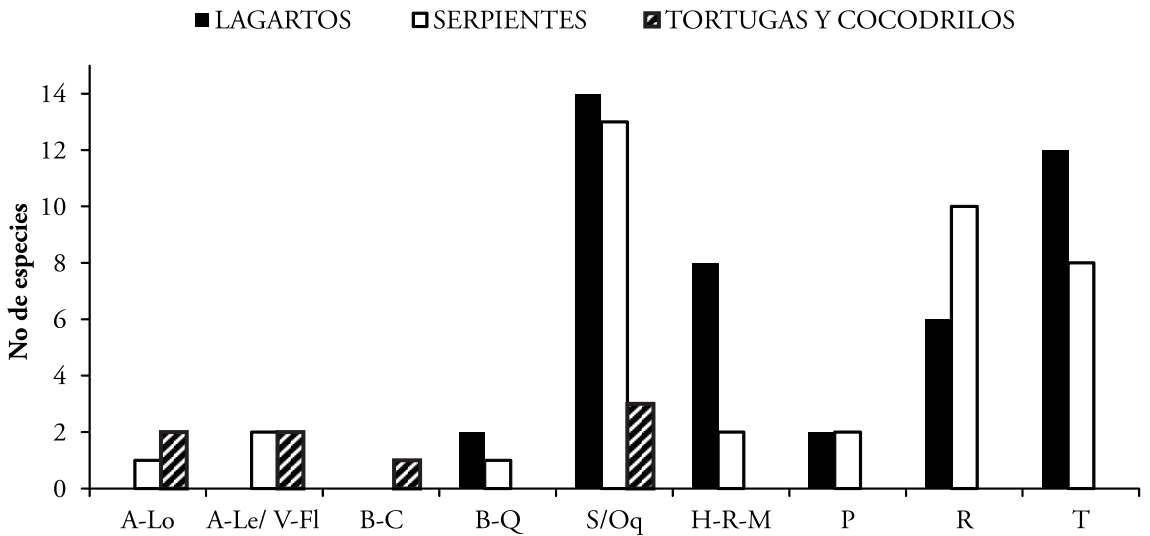


FIGURA 5: Número de especies por microhábitat agrupados en grandes grupos. A-Le: Acuático lóxico, A-Lo/V-Fl: Acuático léxico y vegetación flotante, B-C: Borde de ciénaga, B-Q: Borde quebrada, S/Oq: suelo desnudo-suelo con vegetación-bajo troncos y rocas – oquedades, H-R-M: Hojarasca-rastrajo-vegetación rasante-matorral, P: Postes, R: Ramas, T: Troncos.

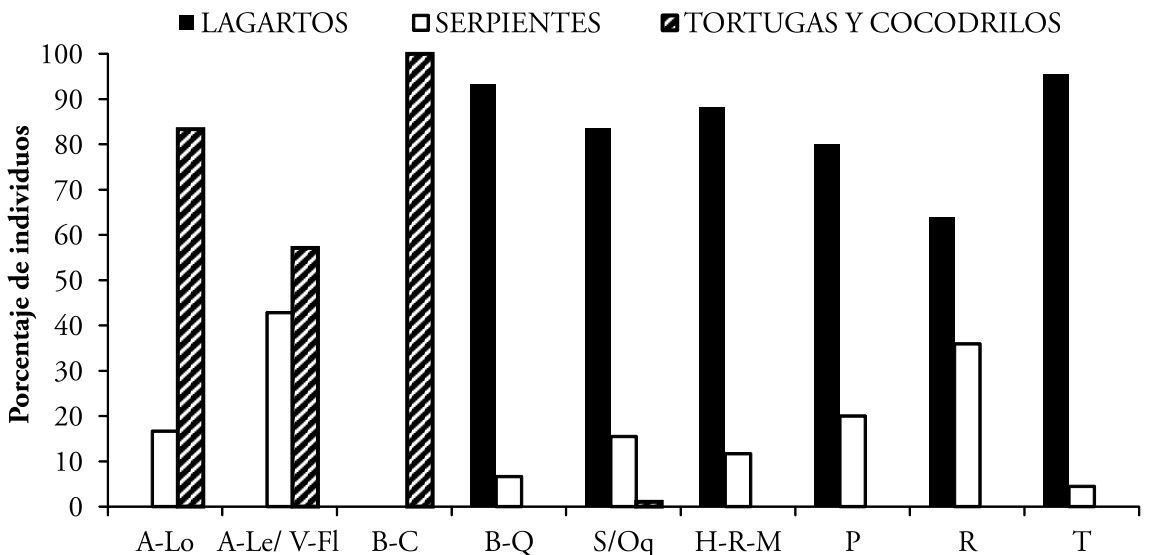


FIGURA 6: Proportión de individuos por microhábitat agrupados en grandes grupos. A-Le: Acuático lóxico, A-Lo/V-Fl: Acuático léxico y vegetación flotante, B-C: Borde de ciénaga, B-Q: Borde quebrada, S/Oq: suelo desnudo-suelo con vegetación-bajo troncos y rocas – oquedades, H-R-M: Hojarasca-rastrajo-vegetación rasante-matorral, P: Postes, R: Ramas, T: Troncos.

TABLA 6: Amplitud de nichos microhábitat, hábitat y alimenticio para las diferentes especies encontradas en el área de estudio.

Especie ó Taxón	Amplitud de nicho espacial (hábitat)	Amplitud de nicho espacial (microhábitat)	Amplitud de nicho alimenticio (dieta)
Lagartos	<u>0.595</u>	<u>0.200</u>	<u>0.313</u>
Serpientes	0.444	0.177	0.215
Tortugas y Cocodrilos	0.388	0.196	-----
<i>Chironius carinatus</i>	0,533	0,296	-----
<i>Enulius flavitorques*</i>	0,200	0,111	-----
<i>Helicops danieli</i>	0,516	0,202	<u>0.853</u>
<i>Imantodes cenchoa</i>	0,621	0,158	0.200
<i>Leptophis ahaetulla</i>	0,427	0,187	-----
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	0,754	0,149	<u>0.751</u>
<i>Lygophis lineatus</i>	<u>0.800</u>	0,222	0.200
<i>Mastigodryas pleei*</i>	0,400	0,222	0.200
<i>Oxybelis aeneus</i>	0,556	0,163	0.200
<i>Phimophis guianensis</i>	0,360	0,111	0.200
<i>Pseudoboa newwiedii</i>	0,294	0,253	0.200
<i>Spilotes pullatus*</i>	0,200	0,111	-----
<i>Thamnodynastes gambotensis</i>	0,692	0,259	0.366
<i>Boa constrictor*</i>	0,400	0,111	0.200
<i>Corallus ruschenbergerii</i>	0,754	0,147	0.200
<i>Epicrates cechria*</i>	0,200	0,111	0.400
<i>Bothrops asper</i>	0,320	<u>0.323</u>	0.320
<i>Crotalus durissus*</i>	0,200	0,111	0.200
<i>Porthidium lansbergii</i>	0,200	0,111	0.200
<i>Basiliscus basiliscus</i>	0,541	<u>0.404</u>	0.197
<i>Iguana iguana</i>	0,740	<u>0.332</u>	-----
<i>Anolis auratus</i>	<u>0.901</u>	<u>0.410</u>	0.250
<i>Anolis gaigei</i>	0,743	0,263	<u>0.384</u>
<i>Polychrus marmoratus</i>	0,533	0,111	0.109
<i>Stenocercus erythrogaster</i>	0,200	0,111	0.165
<i>Mabuya</i> sp.	0,732	0,249	0.241
<i>Gonatodes albogularis</i>	<u>0.861</u>	0,137	<u>0.318</u>
<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	0,614	0,111	0.167
<i>Sphaerodactylus heliconiae*</i>	0,200	0,111	-----
<i>Thecadactylus rapicaudus</i>	<u>0.835</u>	0,111	0.119
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	0,360	0,111	0.154
<i>Leposoma rugiceps</i>	0,400	0,111	0.161
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	0,706	0,188	0.171
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	0,726	0,162	<u>0.311</u>
<i>Ameiva praesignis</i>	0,529	0,183	0.262
<i>Holcosus festivus</i>	0,545	0,226	-----
<i>Tupinambis teguixin</i>	0,538	0,274	-----
<i>Trachemys callirostris</i>	0,294	0,163	-----
<i>Kinosternon scorpioides</i>	0,533	0,296	-----
<i>Chelonoidis carbonarius*</i>	0,200	0,111	-----
<i>Caiman crocodilus</i>	0,526	0,214	-----

En negrilla y subrayados los valores más altos de amplitud de nicho.

* Especies con 1 o 2 registros en el estudio (raras), excluidas del análisis de sobreposición para evitar que se correlacione la abundancia y la amplitud de nicho.

la dieta, las especies que presentaron la mayor amplitud en uso de recurso fueron las serpientes *Helicops danieli* y *Leptodeira septentrionalis* y los lagartos *A. gaigei*, *G. albogularis* y *Cnemidophorus lemniscatus* (Tabla 6).

El lagarto rupícola *Stenocercus erythrogaster* mostró el menor solapamiento de hábitat, esta tendencia puede explicarse al encontrarlo solamente en el bosque casmófito (Fig. 7), por otra parte, el otro conjun-

to de especies exhibió un alto grado de coexistencia en el mismo hábitat (similitud > 60%), en estos grupos las especies de reptiles que utilizaron hábitats muy similares fueron *I. cenchoa* y *G. albogularis*; *C. lemniscatus*, *A. praesignis* y *Trachemys callirostris*; *I. iguana* y *L. sanctaemartae*; y *T. gambotensis* y *T. rapicauda* (Fig. 7).

Los reptiles acuáticos *Caiman crocodilus*, *H. danieli* y *T. callirostris* mostraron el menor solapamiento en su microhábitat frente a las demás especies (Fig. 8). El conjunto de especies exhibieron un bajo grado de coexistencia en el mismo microhábitat (similitud < 50%). Las parejas formadas por *G. albogularis* y *T. rapicauda* y *S. erythrogaster* y *L. sanctaemartae* mostraron la mayor sobreposición en el microhábitat que usan (Fig. 8).

Dieta

En la totalidad de especies de lagartos se encontraron registros en los contenidos estomacales, en las serpientes solamente se encontraron contenidos estomacales en cuatro especies que claramente se separaron de los lagartos en cuanto a su dieta (Fig. 9). El

conjunto de especies exhibieron un bajo grado de uso del mismo alimento (similitud < 50%). Las parejas formadas por *L. rugiceps* y *L. sanctaemartae*, *A. gaigei* y *C. lemniscatus* y *L. septentrionalis* y *T. gambotensis* mostraron la mayor sobreposición en el alimento que explotan (Fig. 9).

Los lagartos mostraron una mayor presencia de presas en los contenidos estomacales frente a las serpientes (Anexo 4), se observó un mayor espectro alimenticio en los lagartos frente a las especies de serpientes que contaron con menor número y variedad de alimentos y más específicos.

DISCUSIÓN

En la abundancia de la mayoría de las especies de reptiles del complejo de cienagas, se detectaron relaciones con las variables de la estructura de la vegetación y climáticas. Los hábitats aportaron distintos elementos estructurales, generando una variación en características de la comunidad como lo evidenciaron la diversidad, abundancia, temperatura, niveles de depredación y detección.

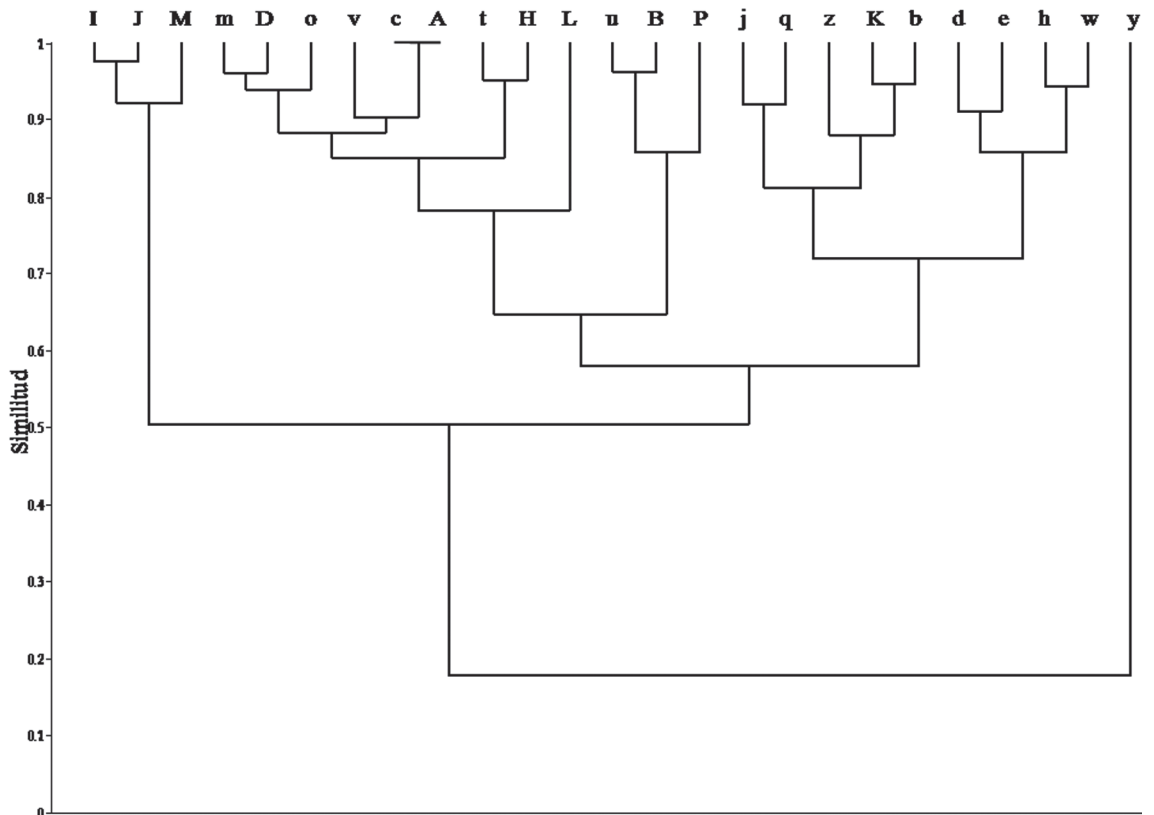


FIGURA 7: Dendrograma de similitud que muestra las relaciones de sobreposición de hábitat entre las especies de reptiles del complejo cenagoso de Zapatosa. Para abreviaciones de las especies en el dendrograma se utilizan las mismas del Anexo 4.

Los hábitats con una estructura vegetal más compleja: número de estratos y cobertura más alta, se relacionaron en general con una mayor riqueza y abundancia de reptiles. Ciertas variables con las que se relacionó la abundancia de algunas especies, por ejemplo un mayor diámetro a la altura del pecho, en apariencia no presentan una relación lineal, sin embargo el aumento en el tamaño de los árboles lleva en muchos casos a plantas más gruesas, que directamente puede favorecer o no la presencia de especies de reptiles con espacios y sitios donde permanecer y forrajear y sitios para esconderse, e indirectamente con un mayor aporte de hojarasca y “basura” en el suelo que permitirían microhábitats más favorables para especies terrestres alrededor de estos árboles. Según Vitt & Pianka (2005), especies de lagartos pequeños y terrestres son afectados por la pérdida de troncos, hojarasca y “basura dentro de los bosques” eso afecta su termoregulación y actividad de forrajeo aumentando las tasas de depredación y su actividad diaria.

La predilección por características del hábitat ideales o mejores, hicieron que las especies encontradas respondieran a un gradiente ambiental pero no de forma lineal (unimodal), por ejemplo algunas especies de serpientes utilizaron proporcionalmente hábitats con baja cobertura del dosel, pero con baja alteración

antrópica, como en el caso de *Bothrops asper* quien en ambientes de riberas desarrolló bien sus actividades de emboscada, sin embargo si estos sitios se alteran en gran medida tiende a desplazarse a lugares mucho más adecuados en protección y recursos (Sasa *et al.*, 2009; Wasko & Sasa, 2009, 2010, 2012).

Variables como la profundidad y cobertura de la hojarasca, la humedad relativa en los micro-sitios, distancia a cuerpos de agua, distancia a los bordes de los hábitats, tamaño y forma del hábitat, entre otras; mostraron relaciones con la riqueza y abundancia de los reptiles como se evidencia en otros estudios (Vargas & Bolaños, 1999; Urbina-Cardona & Londoño-Murcia, 2003; Carvajal-Cogollo, 2008; Urbina-Cardona *et al.*, 2008), sin embargo no se descarta de ninguna forma que tengan influencia en muchas de las especies de reptiles encontradas aquí a pesar de que no se midieron en el presente estudio, en especial con las que no se presentó ningún tipo de relación con las variables estudiadas en el complejo cenagoso.

El bosque de ribera fue el hábitat con la más alta riqueza y abundancia de especies en la zona de estudio, este hábitat gracias a la variedad de especies vegetales y microhábitats que contiene (Rangel-Ch. *et al.*, 2008b), ofrece una amplia gama de recursos como múltiples refugios, tanto para las especies de

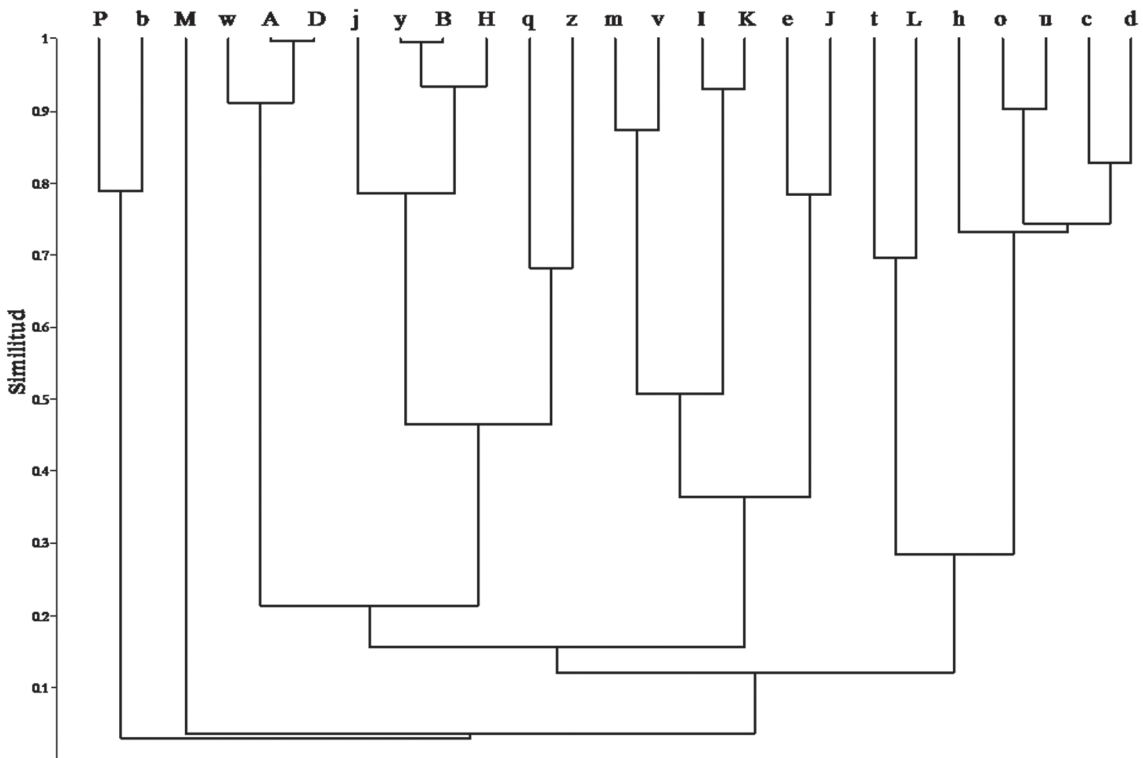


FIGURA 8: Dendrograma de similitud que muestra las relaciones de sobreposición de microhábitat entre las especies de reptiles del complejo cenagoso de Zapatosa. Para abreviaciones de las especies en el dendrograma se utilizan las mismas del Anexo 4.

reptiles como para muchas de sus potenciales presas (*p.e.*, ranas, Medina-Rangel, 2011; Medina-Rangel *et al.*, 2011). Los resultados se ajustaron a las consideraciones teóricas de autores como Zhao *et al.* (2006), según las cuales la complejidad del ensamble de vertebrados se relaciona positivamente con la variabilidad estructural de los sistemas. En este hábitat, los reptiles pueden además estar relacionados con elementos que están directa o indirectamente dependientes del agua, debido a que algunas especies encontradas poseían rangos hogareños dentro o alrededor de las corrientes de agua, donde obtienen los recursos necesarios para su dieta. Todo lo anterior explicaría la presencia de un mayor número de especies que forrajean y se establecen en este ambiente.

La fuerte dependencia que ejerce la disponibilidad de las presas en la dinámica poblacional de los reptiles depredadores (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008) y los gradientes ambientales, como la matriz circundante, pueden tener una mejor respuesta en hábitats de riberas que son extensos y relativamente continuos, lo

cual favorece un constante flujo o corredor natural de fauna a lo largo de este ambiente (González-Megías *et al.*, 2007; Bauer & Jackman, 2008; Martin, 2008). La conexión con otro hábitat y el continuo en el tiempo al que puede verse sometido en busca de preservar la corriente de agua, también pudo favorecer el establecimiento de las especies que encuentran más refugios que desencadenan en menor depredación; ejemplo de esta condición es la alta riqueza y alta visibilidad de las serpientes en el bosque de ribera, que son elementos poco comunes en los estudios de diversidad dadas sus características ecológicas y de comportamiento (Vitt & Vangilder, 1983; Luiselli, 2006). Los valores más altos en abundancia en el bosque de ribera, lo presentaron los representantes de la familia Dactyloidae que encontraron recursos suficientes en la estructura vertical que les permite satisfacer su relativamente amplio espectro alimenticio (Lenart *et al.*, 1997). Es posible que tuvieran densidades poblacionales altas, porque encuentran los recursos estructurales para establecerse (Schoener, 1975; Williams, 1983).

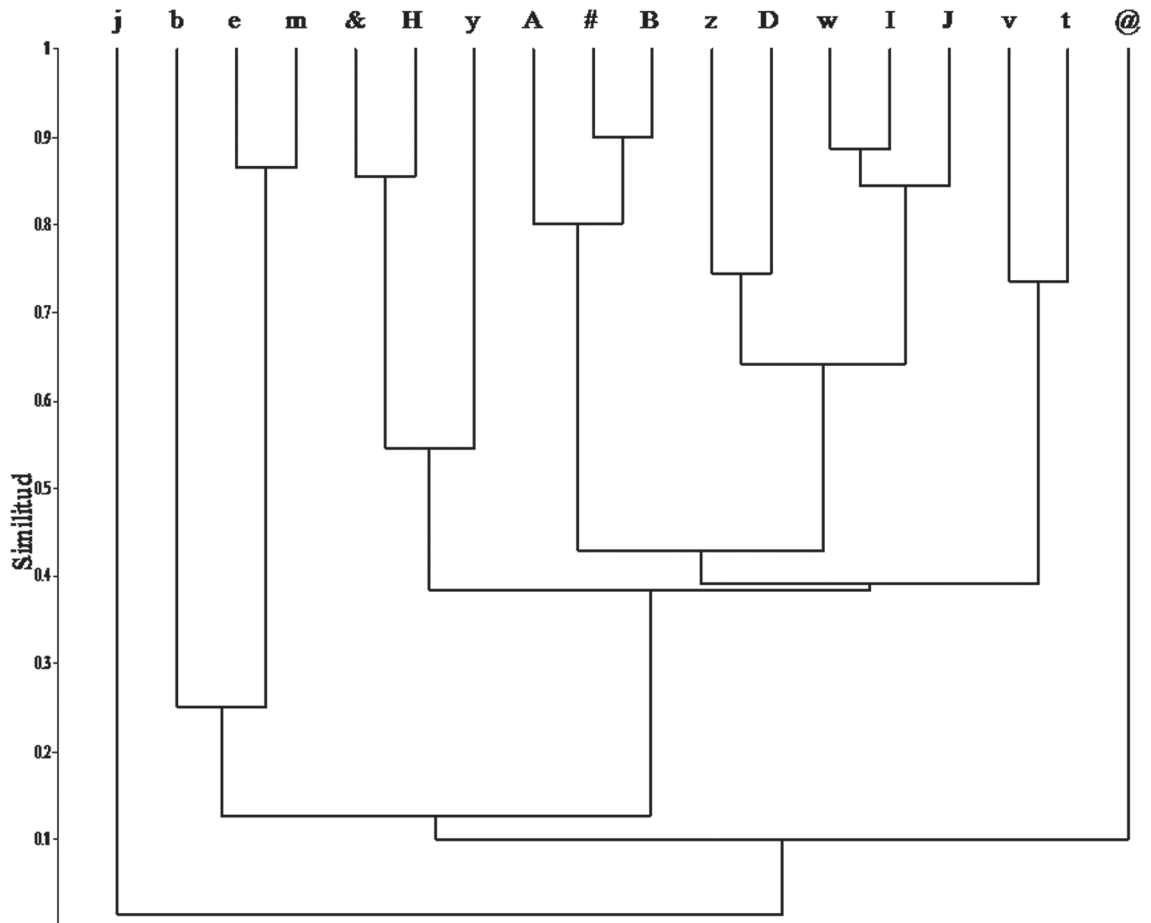


FIGURA 9: Dendrograma de similitud que muestra las relaciones de sobreposición de dieta (nicho alimenticio), entre las especies de reptiles del complejo cenagoso de Zapatosá. Para abreviaciones de las especies en el dendrograma se utilizan las mismas del Anexo 4.

En el bosque casmófito se presenta una menor riqueza de reptiles frente a los demás hábitats, condiciones como un relieve con fuerte pendiente y un terreno pedregoso que caracterizan este hábitat, pudieron llegar a influir en la presencia de las especies que pueden llegar a ocuparlo, *p.e.*, en el caso de *S. erythrogaster* especie rupícola con preferencias por zonas con pendiente media a fuerte (Harvey *et al.*, 2004; Torres-Carvajal, 2007), en el muestreo fue exclusiva de este tipo de hábitat. Lo anterior podría indicar que los aspectos topográficos pueden influir en la presencia de algunas especies (How & Dell, 2000; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-Cogollo, 2008). En el bosque casmófito la detección de las especies (visibilidad) fue menor frente a todos los demás hábitats, lo que puede indicar que priman algunas características de su comportamiento – *p.e.*, estrategias de termorregulación –, que conllevan a que las especies sean menos conspicuas como se ha documentado en otros estudios (Vitt & Pianka, 2004, 2005).

La sabana arbolada fue la que presentó un menor número de individuos, condición documentada en otros estudios (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005; Carvajal-Cogollo, 2008). La menor complejidad estructural de este tipo de hábitat donde solo se presentan algunos elementos arborícolas dispersos, reduce la riqueza y abundancia de especies que se encuentran. Son frecuentes las especies de reptiles terrestres de características heliotérmicas, con modos de forrajeo activo como las especies de Teiidae que fueron los más ricos y numerosos en estos ambientes, que por su tamaño tiende a termorregular de forma eficiente en áreas abiertas (Vitt & Pianka, 2004, 2005), por lo que la familia es abundante y diversa en estos tipos de hábitats.

El bosque seco presentó una riqueza intermedia y una alta abundancia de reptiles con respecto a los demás hábitats; posiblemente la dinámica caducifolia de la vegetación y la baja a media permanencia de agua (IAvH, 1998), influyeron y redujeron la estancia y diversidad de las potenciales presas en este tipo de hábitat, lo cual puede traducirse en una menor riqueza; la alta dependencia del grupo de reptiles de la dinámica poblacional de sus presas (Smith, 1998; Shine, 2005; Calderón-Mandujano *et al.*, 2008), podría explicar que los bosques secos presentaron una riqueza inferior de especies frente a los bosques de riberas. Los valores altos en dominancia y abundancia en familias como Dactyloidae y especies del grupo de los Gekkos (Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae y Gekkonidae), puede ser explicada en parte porque aunque alcanzaron en general una baja diversidad, las familias encontraron condiciones para tener relativamente altas

densidades poblacionales explotando los recursos espaciales y alimenticios disponibles en este tipo de hábitat, como se ha registrado en otros estudios en la misma región de vida (Carvajal-Cogollo *et al.*, 2007; Carvajal-Cogollo, 2008).

En el país han sido poco documentados los patrones de diversidad de reptiles en los palmares mixtos, donde la disponibilidad de recursos se puede limitar a pocas especies vegetales que pueden coexistir con los palmares, siendo ambientes relativamente abiertos y con poca diversidad estructural por distintas razones (Rangel-Ch. *et al.*, 2008b), este hábitat ofrece refugio principalmente entre la hojarasca y los microhábitats que proporcionan las palmas entre los restos de brácteas que persisten pegados a los fustes, no obstante hay que tener en cuenta que este hábitat fue el que presentó el mayor submuestreo en comparación a los demás (Medina-Rangel, 2011, 2013), lo cual permite pensar que la diversidad y riqueza de este tipo de ambiente puede ser aún mayor de lo encontrado; sin embargo la estructura vegetal más simple genera un aumento en las tasas de depredación como se evidenció en los muestreos. Partir de un ambiente más complejo a uno de menor estructura, pudo alterar la capacidad de escape de las especies que permanecen allí y que seguramente han tenido que recomodarse a estas condiciones; ambientes de alteración constante muestran este tipo de tendencias (Vitt *et al.*, 1997; Calderón-Mandujano *et al.*, 2008; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008).

En el caso del complejo cenagoso el bosque de ribera fue el único que presentó continuidad en toda el área de estudio, por lo cual mostró la mayor riqueza frente a los demás hábitats. Aunque los hábitats no conserven su estructura original, los estados intermedios en cuanto a la conservación en cada ambiente pueden ser utilizados de forma alternativa por las especies para su subsistencia temporal o permanentemente. Gardner *et al.* (2007), encontraron que los bosques secundarios albergan y permean la biodiversidad de bosques prístinos y permiten el establecimiento de las mismas especies, no obstante esta condición, no hay un reemplazo en los ambientes originales; en contraste Luja *et al.* (2008), hallaron que los bosques secundarios reducen fuertemente la diversidad de especies y no se comportan como sitios ideales para los reptiles, donde de forma más contrastante las serpientes sufren el mayor impacto frente a los demás reptiles.

Si se explica esto dentro del marco de los hábitats muestreados en este estudio, la menor abundancia y diversidad de especies de un hábitat a otro, podría estar indicando un mayor grado de perturbación de uno frente a otro, lo cual se interpretaría como algún tipo de bioindicación de los reptiles dentro de los di-

ferentes ambientes que ocupan y los remanentes de bosque están permitiendo el establecimiento de parte de la fauna de reptiles que se encontraba antes en bosques originarios de la región.

Las especies de serpientes se encontraron en algunos casos forrajeando en búsqueda de presas en el estrato rasante cerca de corrientes de agua y sobre ambientes anegados, estrategia comúnmente utilizada para la captura de alimento (Scott Jr., 1976; Inger *et al.*, 1987). Los lagartos tienen solamente un espectro más amplio en ambientes terrestres, donde la tolerancia ecológica les permite explotar mayor cantidad de recursos (Pough *et al.*, 1998), cada especie de reptil desarrolla estrategias de comportamiento y fisiológicas para mantener su actividad y explotar los recursos sin poner en riesgo su actividad metabólica dentro del hábitat donde se desenvuelve (Scott Jr., 1976); los lagartos se exponen de forma media a baja a la influencia directa del sol, manejando en su beneficio los distintos microhábitats que se les presentan, esto explicaría porque se encontraron más especies sobre suelo con vegetación, es decir sin importar que tan complejo o simple sea el esqueleto vegetal que se encuentre, una alta proporción de lagartijas lo utiliza a su favor, con el fin de acceder a distintos recursos durante el día y en muy baja proporción durante la noche (Duellman, 1987, 1990).

La sobreposición en el uso del hábitat fue mayor a la encontrada en el uso del microhábitat, esto facilita la segregación del espacio a diferente escala permitiendo la coexistencia de diferentes especies (Pianka *et al.*, 1979, Schoener, 1986, Toft, 1985, Vitt *et al.*, 2007). Admitiendo así que especies diferentes ocupan los mismos lugares en escalas gruesas del ambiente, pero a escalas más pequeñas se separan en el uso del recurso microespacial, lo cual reduciría la competencia interespecífica.

En todos los hábitats predominaron especies de tamaños corporales pequeños que junto al reducido solapamiento en el uso de los microespacios, pueden mostrar una menor competencia y mayor estabilidad en la permanencia de las especies que los ocupan, como lo han referenciado Boback (2003) y White *et al.* (2007). El palmar que fue el hábitat donde la proporción de especies de tamaños grandes fue mayor, por lo que puede estar experimentando procesos de entrada recurrente de nuevas especies, ya que las especies de tallas grandes presentan mejores perspectivas para ocupar nuevos espacios (Boback, 2003; White *et al.*, 2007). Las especies de tallas pequeñas pueden explotar una más alta cantidad de microhábitats en comparación a especies de tamaños medianos y grandes (Vitt & Caldwell, 1994; Vitt *et al.*, 2005; Vitt

et al., 2007), también se facilita la segregación en el uso de los microhábitats disminuyen la competencia interespecífica.

El espectro alimenticio fue más amplio en las lagartijas de tendencia generalizada, en el caso de las especies de búsqueda activa de alimento como los Teiidae y Gymnophthalmidae tuvieron la mayor abundancia y diversidad proporcional de presas frente a los otros grupos de forrajeo. Factores ecológicos, evolutivos y fisiológicos pueden explicar esta tendencia (Vitt & Pianka, 2005). La sobreposición de presas fue más marcada entre especies de forrajeo activo y especies que esperan a sus presas, pero dentro de los grupos tiende a ser menor, seguramente esto reduce la competencia interespecífica entre organismos muy similares morfológicamente y permite el establecimiento conjunto y la coexistencia de las mismas. Carvajal-Cogollo (2006), encontró un menor número de especies de presas si se tiene en cuenta a las mismas especies que se hallaron en ambos estudios, casi todas las familias o taxones depredados son comunes para Zapotosa y Córdoba, sin embargo el complejo cenagoso de Zapotosa muestra un mayor número de especies de coleópteros y vertebrados en general depredados frente a las ciénagas de Córdoba, lo que podría mostrar condiciones más favorables para una mayor disponibilidad de presas en Zapotosa.

El esqueleto vegetal caracterizado en cada hábitat, tiene un patrón estructural diferencial, cada elemento permite el establecimiento de distintas especies de reptiles, ya que suple las necesidades de forrajeo, seguridad y abrigo para las especies de la comunidad. Hasta cierto punto podría decirse que las comunidades de reptiles son relativamente homogéneas en toda la zona, si se comparan hábitats con disimilitudes estructurales en la vegetación pero que no presentaron diferencias en los elementos como biomasa (talla de los individuos) de los reptiles.

Para concluir, la pendiente del terreno fue la variable ambiental con la cual se relacionaron más las diferentes especies de reptiles del complejo cenagoso de Zapotosa. Las variables ambientales medidas en los hábitats se relacionaron con la riqueza y abundancia de la mayoría de especies de reptiles, sin embargo, los bajos valores de los coeficientes de las regresiones y la falta de relaciones entre algunas especies, pueden indicar que las variables medidas en el estudio apenas son una parte de las que se relacionan con la comunidad de reptiles.

Las serpientes, a pesar de ser elementos con baja representatividad dentro de los Squamata para cada uno de los hábitats, muestran en general una mayor asociación a las variables ambientales medidas en el es-

tudio. Los lagartos mostraron mayor amplitud y más bajo solapamiento en el uso del hábitat y microhábitats, dentro de los cuales las especies de forrajeo activo presentan un uso mayor de diferentes hábitats, mientras que las especies que esperan y emboscan usan un mayor número de microhábitats.

Finalmente, los lagartos mostraron un mayor espectro alimenticio, dentro de los cuales las especies de forrajeo activo muestran una más alta diversidad y abundancia proporcional de presas capturadas.

RESUMEN

Para conocer los factores ambientales que favorece la riqueza y abundancia de especies y grupos de reptiles, su preferencia por microhábitats, dieta de especies y diferencias entre hábitats en parámetros como tamaño de individuos, grado de detección y proporción de depredación, se realizaron salidas en áreas circundantes al complejo cenagoso de Zapatosa, entre noviembre de 2006 y octubre de 2007, abarcando la época de lluvias y la época seca en cinco tipos hábitats. Los hábitats con diferencias significativas entre variables ambientales y estructurales fueron: bosque de ribera, palmar, sabanas arboladas y bosque casmófito; el bosque de ribera y bosque seco no resultaron diferentes. La inclinación del terreno y el grado de intervención antrópica fueron las variables más relacionadas con la abundancia de las especies. Al aumentar la pendiente y la intervención antrópica disminuyó la riqueza y abundancia de reptiles en general y de serpientes y lagartos; con el aumento de la temperatura media ambiental la abundancia de reptiles disminuyó. Con el aumento de la cobertura herbácea y la disminución del diámetro de los árboles, disminuyó la riqueza de lagartos y serpientes. El tamaño corporal de los reptiles no fue diferente entre hábitats, aunque las tallas pequeñas predominaron en todos. Las serpientes presentaron menores valores de detección que los lagartos. El bosque de ribera presentó los valores más altos de detección. Un quinto de todas las lagartijas presentó algún signo de depredación y fue más alta en el palmar. Los reptiles terrestres fueron los más ricos y abundantes en el estudio. Los lagartos presentaron la mayor amplitud en el uso de hábitat y microhábitat, mientras que las serpientes Helicops danieli y Leptodeira septentrionalis y los lagartos Anolis gaigei, Gonatodes albugularis y Cnemidophorus lemniscatus en el uso de alimento. Los lagartos exhibieron mayor solapamiento en el uso de los recursos.

PALABRAS-CLAVE: Uso del espacio; Dieta; Amplitud y sobreposición de nicho; Bosque Seco Tropical (BsT).

AGRADECIMIENTOS

Al grupo de Biodiversidad y Conservación del Instituto de Ciencias Naturales y CORPOCESAR por el apoyo y financiación del presente estudio. A J. Orlando Rangel-Ch. y Olga Victoria Castaño por su apoyo y valiosas sugerencias durante el desarrollo del presente estudio. A Jimena Cortés y Juan Carvajal por su apoyo en campo durante el muestreo. Al grupo de reptiles del ICN por sus oportunas y valiosas sugerencias. A las personas de Chimichagua, Salao, Potrerillo y La Loma que nos apoyaron y recibieron con cariño durante mi fase de campo en la zona. A los evaluadores anónimos por sus pertinentes sugerencias y comentarios.

REFERENCIAS

- ANDERSON, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46.
- AYALA, S.C. & CASTRO, H.F. Lizards of Colombia (*en preparación*). 820 pp.
- BARBOSA-CASTILLO, C.; RUÍZ-AGUDELO, C.A.; GARCÍA-QUIÑONES, H. & GUTIÉRREZ H., T.D. 2008. *Guía ilustrada de plantas destacadas del Santuario de Vida Silvestre Los Besotes, Valledupar, Cesar, Colombia. Con descripciones y anotaciones sobre distribución, aspectos ecológicos y usos locales*. Editado por J.V. Rodríguez-Mahecha, & W. Márquez. Bogotá, Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. 246 p. (Serie de guías tropicales de campo N° 8.)
- BATEMAN, P.W. & FLEMING, P.A. 2009. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *Journal of Zoology*, 277: 1-14.
- BAUER, A.M. & JACKMAN, T. 2008. Global diversity of lizards in freshwater (Reptilia: Lacertilia). *Hydrobiologia*, 595: 581-586.
- BERNAL-CARLO, A. 1991. *Herpetology of Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: A biogeographical analysis*. New York, City University of New York. UMI. 325 p.
- BLAIR, C. & DOAN, T.M. 2009. Patterns of Community structure and microhabitat usage in peruvian *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Copeia*, 2009: 302-313.
- BOBACK, S.M. 2003. Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia*, 2003: 81-94.
- CALDERÓN-MANDUJANO, R.R.; GALINDO-LEAL, C. & CEDAÑO-VÁZQUEZ, J.R. 2008. Utilización del hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 24(número especial): 95-114.
- CAMPBELL, J. & LAMAR, W. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Ithaca, Comstock Publishing Associates a Division of Cornell University Press. 870 p.
- CARVAJAL-COGOLLO, J.E. 2006. Reptiles de tres humedales del departamento de Córdoba, ciénaga Grande del Bajo Sinú, ciénaga de Ayapel y complejo cenagoso Arcial-Cintura-El Porro, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad de Córdoba. 130 p.
- CARVAJAL-COGOLLO, J.E. 2008. Evaluación de efectos antropogénicos sobre la diversidad de reptiles de un bosque fragmentado en el departamento de Córdoba, Colombia. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 90 p.

- CARVAJAL-COGOLLO, J.E.; CASTAÑO-MORA, O.V.; CÁRDENAS-ARÉVALO, G. & URBINA-CARDONA, J.N. 2007. Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 29: 427-438.
- CRUMP, M.L. & SCOTT, N.J. 1994. Visual encounter surveys. In: W. Heyer, M. Donnelly; R. McDiarmid; L. Hayek & M. Foster (Eds.). Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington and London. p. 354-352.
- DOWNES, S. & BAUWENS, D. 2002. An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour*, 63: 1037-1046.
- DOWNES, S. & SHINE, R. 1998. Heat safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour*, 55: 1387-1396.
- DUELLMAN, W.E. 1987. Lizards in an Amazonian rain forest community: resource utilization and abundance. *National Geographic Society Research*, 3: 489-500.
- DUELLMAN, W.E. 1990. Herpetofaunas in neotropical rainforests: comparative composition, history, and resource use. In: Gentry, A.H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforests*. New Haven, Yale University Press. p. 455-505.
- GARCÍA-R., J.C.; CÁRDENAS-H., H. & CASTRO, F. 2007. Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales de un bosque muy húmedo montano bajo del Valle del Cauca, suroccidente colombiano. *Caldasia*, 29: 363-374.
- GARDNER, T.A.; RIBEIRO-JUNIOR, M.A.; BARLOW, J.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; HOOGMOED, M.S. & PÉREZ, C.A. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a Neotropical herpetofauna. *Conservation Biology*, 21: 775-787.
- GENTLEMAN, R. & IHAKA, R. 1997. *The R foundation for statistical computing, version 3.0.2 (2013)*. The Statistics Department of the University of Auckland.
- GONZÁLEZ-MEGÍAS, A.; GÓMEZ, J.M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F. 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography*, 30: 31-41.
- GOTELLI, N.J. & ENTSINGER, G.L. 2009. *EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.70*. Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsinger.com/ecosim.htm>.
- GROVER, M.C. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *Journal of Herpetology*, 30: 152-160.
- HAMMER, O.; HARPER, D.T.A. & RYAN, P.D. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4: 1-9. Version 3.0-2013.
- HARVEY, M.B.; RIVAS, G.A. & MANZANILLA, J. 2004. Redescription of *Stenocercus erythrogaster* (Hallowell). *Copeia*, 2004: 940-944.
- HARVEY, M.B.; UGUETO, G.M. & GUTBERLET JR., R.L. 2012. Review of Teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, 3459: 1-156.
- HERREL, A.; MEYERS, J.J. & VANHOYDONCK, B. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of Linnean Society*, 77: 149-163.
- HOW, R.A. & DELL, J. 2000. Ground vertebrate fauna of Perth's vegetation remnants: impact of 170 years of urbanisation. *Pacific Conservation Biology*, 6: 198-217.
- HUEY, R.B.; DEUTSCH, C.A.; TEWKSBURY, J.J.; VITT, L.J.; HERTZ, P.E.; ÁLVAREZ-PÉREZ, H.J. & GARLAND JR., T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 1939-1948.
- IÁVH – 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*. 24 p. Disponible en: <http://media.utp.edu.co/ciebreg/archivos/bosque-seco-tropical/el-bosque-seco-tropical-en-colombia.pdf>.
- INGER, R.F.; SHAFFER, H.B. & BAKDE, R. 1987. Ecological structure of a herpetological assemblage in South India. *Amphibia-Reptilia*, 8: 189-202.
- IRSCHICK, D.J. & LOSOS, J.B. 1999. Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *American Naturalist*, 154: 293-305.
- KÖHLER, G.; BATISTA, A.; VESELY, M.; PONCE, M.; CARRIZO, A. & LOTZKAT, S. 2012. Evidence for the recognition of two species of *Anolis* formerly referred to as *A. tropidogaster* (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3348: 1-23.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical Ecology. 2.ed. London, Elsevier. 853 p.
- LENART, L.A.; POWELL, R.; PARMERLEE JR., J.S.; LATHROP, A. & SMITH, D.D. 1997. Anoline diversity in three differentially altered habitats in the Sierra de Baoruco, República Dominicana, Hispaniola. *Biotropica*, 29: 117-123.
- LUISELLI, L. 2006. Resource partitioning and interspecific competition in snakes: the search for general geographical and guild patterns. *Oikos*, 114: 193-211.
- LUJA, V.H.; HERRANDO-PÉREZ, S.; GONZÁLEZ-SOLÍS, D. & LUISELLI, L. 2008. Secondary rain forests are not havens for reptile species in tropical Mexico. *Biotropica*, 40: 747-757.
- MARTIN, S. 2008. Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 587-591.
- MEDINA-RANGEL, G.F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatos, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59: 935-968.
- MEDINA-RANGEL, G.F. 2013. Cambio estacional en el uso de los recursos de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatos, departamento del Cesar (Colombia). *Caldasia*, 35: 103-122.
- MEDINA-RANGEL, G.F.; CÁRDENAS-ARÉVALO, G. & CASTAÑO-MORA, O.V. 2011. *Colombia diversidad Biótica: Anfibios y Reptiles de los alrededores del complejo cenagoso de Zapatos*. Editado por J.O. Rangel-Ch. Bogotá, Universidad nacional de Colombia, CORPOCESAR. 105 p. (Publicación Especial No. 1 Guía de Campo)
- MELVILLE, J. & SCHULTE II, J.A. 2001. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology*, 26: 660-669.
- MOLINA-ZULUAGA, C. & GUTIÉRREZ-CÁRDENAS, P.D.A. 2007. Uso nocturno de perchas en dos especies de *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) en un bosque Andino de Colombia. *Papéis Avulsos de Zoología*, 47(22): 273-281.
- NEMES, S.; VÖGRIN, M.; HARTEL, T. & ÖLLERER, K. 2006. Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): ontogenetic shifts. *Northwestern Journal of Zoology*, 2: 17-26.
- PÁEZ, V.P.; BOCK, B.C.; ESTRADA, J.J.; ORTEGA, A.M.; DAZA, J.M. & GUTIÉRREZ-C., P.D. 2002. *Guía de campo de algunas especies de anfibios y reptiles de Antioquia*. Medellín, Colciencias. 136 p.
- PARTRIDGE, L. 1978. Habitat selection. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (Eds.). *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. Sunderland, Mass., Sinauer Associates. p. 351-376.
- PÉREZ-SANTOS, C. & MORENO, A.G. 1986. *Serpientes del Atlántico*. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales. 89 p.
- PÉREZ-SANTOS, C. & MORENO, A.G. 1988. *Ofidios de Colombia*. Torino, Museo Regional di Scienze Naturali. 517 p. (Monografía, VI).
- PETERS, J.A. & DONOSO-BARROS, R. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata Part II. Lizards and Amphisbaenians*. Washington, Smithsonian Institution Press. 293 p.

- PETERS, J.A. & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata Part I. Snakes*. Washington, Smithsonian Institution Press. 347 p.
- PETREN, P. & CASE, L. 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 11739-11744
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- PIANKA, E.R.; HUEY, R.B. & LAWLOR, L.R. 1979. Niche segregation in desert lizards. In: Horn, D.J.; Stairs, G.R. & Mitchell, R.D. (Eds.). *Analysis of ecological systems*. Columbus, Ohio, Ohio State University Press. p. 67-115.
- PISANI, G. & VILLA, J. 1974. Guía de técnicas de preservación de anfibios y reptiles. *SSAR Circular*, n.2.
- POUGH, F.; ANDREWS, R.; CADLE, J.; CRUMP, M.; SAVITZKY, A. & WELLS, K. 1998. *Herpetology*. New Jersey, Prentice-Hall. 578 p.
- RANGEL-CH., J.O.; LOWY-C., P. & AGUILAR, M. 1997. *Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación de Colombia*. Bogotá D.C., Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia-IDEAM. 436 p.
- RANGEL-CH., J.O.; CARVAJAL-COGOLLO, J.E. & ARELLANO, H. 2008a. Clima. In: Rangel-Ch, J.O. (Ed.). *Estudio de inventario de fauna y flora, descripción biofísica y línea base ambiental Ciénaga de Zapatosá*. Bogotá D.C., Universidad Nacional de Colombia. CORPOCESAR. 500 p. (Grupo de Biodiversidad y Conservación Documento interno).
- RANGEL-CH., J.O.; GARAY-PÚLIDO, H.; HERRERA, E. & AVELLA-MUÑOZ, A. 2008b. Bosques húmedos y secos circundantes a los complejos de humedales de la ciénaga de Zapatosá, departamento del Cesar. In: Rangel-Ch, J.O. (Ed.). *Estudio de inventario de fauna y flora, descripción biofísica y línea base ambiental Ciénaga de Zapatosá*. Bogotá D.C., Universidad Nacional de Colombia. CORPOCESAR. p. 17-30. (Grupo de Biodiversidad y Conservación Documento interno).
- REANEY, L.T. & WHITING, M.J. 2003. Picking a tree: habitat use by the tree agama (*Acanthocercus atricollis atricollis*) in South Africa. *African Zoology*, 38: 273-278.
- RICKLEFS, R.E. & SCHULTER D. (Eds.). 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago, The University of Chicago Press. 414 p.
- SASA, M.; WASKO, D.K. & LAMAR, W.W. 2009. Natural history of the terciopelo *Bothrops asper* (Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Toxicon*, 54: 904-922.
- SCHOENER, T.W. 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. *Ecological Monograph*, 45: 704-726.
- SCHOENER, T.W. 1986. Resource Partitioning. In: Kikkawa, J. & Anderson, D.J. (Eds.). *Community ecology: patterns and processes*. Oxford, Blackwell Scientific. p. 91-126.
- SCOTT JR., N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica*, 8: 41-58.
- SHINE, R. 2005. Life History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 23-46.
- SMITH, G.R. 1998. Habitat-associated life history variation within a population of the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Acta Oecologica*, 19: 167-173
- SMITH, G.R. & BALLINGER, R.E. 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*, 3: 1-18.
- SOKAL, R.R. & ROLF, F.J. 1985. *Biometry*. 3.ed. New York, W.H. Freeman and Company. 888 p.
- SUAZO-ORTUÑO, I.; ALVARADO-DÍAZ, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*, 22: 362-374.
- TOFT, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985: 1-21.
- TORRES-CARVAJAL, O.M. 2007. A Taxonomic revision of South American *Stenocercus* (Squamata: Iguania) lizards. *Herpetological Monographs*, 21: 76-178.
- UGUETO, G.N. & HARVEY, M.B. 2011. Revision of *Ameiva ameiva* Linnaeus (Squamata: Teiidae) in Venezuela: recognition of four species and status of introduced populations in southern Florida, USA. *Herpetological Monographs*, 25: 113-170
- URBINA-CARDONA, J.N. & LONDOÑO-MURCIA, M.C. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27: 105-113.
- URBINA-CARDONA, J.N. & REYNOSO, V.H. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. In: Halffter, G.; Soberón, J.; Koleff, P. & Melic, A. (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Zaragoza, Es., Tercer Milenio. p. 191-207. (Monografías vol. 4, S.E.A.).
- URBINA-CARDONA, J.N.; LONDOÑO-MURCIA, M.C. & GARCÍA-ÁVILA, D.G. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de especies de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, pacífico colombiano. *Caldasia*, 30: 479-493.
- URBINA-CARDONA, J.N.; OLIVARES-PÉREZ, M.I. & REYNOSO, V.H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rain-forest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation*, 132: 61-75.
- VANHOYDONCK, B. & VAN DAMME, R. 2003. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 14: 160-169.
- VARGAS, F. & BOLAÑOS, M.E. 1999. Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva tropical en el bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23: 499-551.
- VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*, 234: 463-476.
- VITT, L.J. & PIANKA, E.R. 2004. Historical Patterns in Lizard Ecology: What Teiids Can tell us about lacertids?. In: Pérez-Mellado, V.; Riera, N. & Perera, A. (Eds.). *The Biology of lacertid lizards. Evolutionary and ecological perspectives*. Recerca, Institut Menorquí d'Estudis. 8: 139-157.
- VITT, L.J. & PIANKA, E.R. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 7877-7881.
- VITT, L.J. & VANGILDER, L.D. 1983. Ecology of a snake community in north-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 4: 273-296.
- VITT, L.J.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; ZANI, P.A.; SARTORIUS, S. & ESPÓSITO, M.C. 2003. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 142-156.
- VITT, L.J.; CALDWELL, J.P.; ZANI, P.A. & TITUS, T.A. 1997. The role of habitat shifts in the evolution of lizard morphology: Evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 3828-3832.
- VITT, L.J.; COLLI, G.R.; CALDWELL, J.P.; MESQUITA, D.O.; GARDA, A.A. & FRANCA, F.G.R. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41: 654-663.
- VITT, L.J.; SARTORIUS, S.S.; ÁVILA-PIRES, T.C.S.; ZANI, P.A. & ESPÓSITO, M.C. 2005. Small in a big world: ecology of leaf-litter Geckos in New World tropical forest. *Herpetological Monographs*, 19: 137-152.
- WASKO, D.K. & SASA, M. 2009. Activity patterns of a neotropical ambush Predator: spatial ecology of the Fer-de-lance (*Bo-*

- throps asper*, Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Biotropica*, 41: 241-249
- WASKO, D.K. & SASA, M. 2010. Habitat Selection of the Terapielo (Serpentes: Viperidae: *Bothrops asper*) in a Lowland Rainforest in Costa Rica. *Herpetologica*, 66: 148-158.
- WASKO, D.K. & SASA, M. 2012. Food resources influence spatial ecology, habitat selection, and foraging behavior in an ambush-hunting snake (Viperidae: *Bothrops asper*): an experimental study. *Zoology*, 115: 179-187.
- WHITE, E.P.; ERNEST, S.K.M.; KERKHOFF, A.J. & ENQUIST, B.J. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 323-330.
- WILLIAMS, E.E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiation of *Anolis*. In: Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (Eds.). *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton, N.J., Princeton University Press. p. 31-49.
- WINEMILLER, K.O. & PIANKA, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60: 27-55.
- ZHAO, S.; FANG, J.; PENG, C. & TANG, Z. 2006. The relationships between terrestrial vertebrate species richness in China's nature reserves and environmental variables. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 1368-1374.

Aceito em: 05/10/2014
Impresso em: 30/06/2015

ANEXO 1

Matriz de la estructura de la vegetación y ambiental de los cinco hábitats estudiados en el complejo de ciénagas de Zapatosa. (BP: Bosque casmófito, BS: Bosque seco, P: Palmar, BR: Bosque de ribera y SA: Sabana arbolada). SD: Desviación estándar. Para convenciones de las variables ver Anexo 5.

Hábitat	BP		BR		BS		P		SA	
Variable	Media	SD	Media	SD	Media	SD	Media	SD	Media	SD
T	27.30	0.619	27.36	0.57	27.33	0.632	27.37	0.648	27.4	0.604
P(mm)	156.53	119.646	148.83	105.74	146.47	104.321	157.72	120.221	117.8	77.786
P(%)	60.00	0.001	10.00	0.00001	30.00	0.005	5.00	1 E-5	10.0	0.0001
A(m)	150.00	0.001	51.75	3.65	64.00	7.597	60.00	0.0005	75.0	0.0005
CD	42.00	3,71	33.42	17.88	46.50	13.859	83.33	0.099	1.7	0.005
CAs	20.00	1.09	0.01	0.66	0.01	0	50.00	0.089	0.0	0
CAi	49.00	0.0001	19.25	28.36	52.63	37.762	100.00	0	0.0	0.014
CArl	57.00	0.002	81.00	35.18	86.88	21.537	100.00	0	5.0	5
CEB	24.66	0.905	29.75	13.68	17.57	4.858	15.50	3.094	35.0	11.230
CArt	49.30	7.6E-15	56.50	30.47	35.13	9.717	28.00	0.887	10.0	9.654
CH	0.01	1.11	3.01	4.95	0.01	3.701	3.00	2.1	60.0	1.100
AP(m)	6.52	1.9E-15	6.05	2.57	6.36	2.341	6.65	9.5E-16	1.2	0.087
Dpr	12.96	3.8E-15	8.87	2.10	12.87	1.899	16.44	0.979	2.3	0.007
DP	94.50	3.207	99.18	0.57	94.26	1.177	82.20	2.138	99.7	0.053
DM	5.20	3.207	0.62	0.63	5.66	0.996	17.10	2.138	0.4	0.053
DG	0.30	0.202	0.21	0.20	0.08	0.209	0.70	1.2E-16	0.0	0
DEA	0.13	0.658	0.33	0.14	0.17	0.076	0.13	0.070	0.0	0
GIA	30.00	1.02	61.50	22.53	51.25	5.418	54.00	6.780	85.0	2.450

ANEXO 2

Correlación de Spearman para las variables de vegetación y clima. Valor de correlación coeficiente de Spearman\valor de P.

T	P(mm)	P(%)	A(m)	CD	CAs	CAi	CArl	CEB	CART	CH	AP(m)	Dpr	DP	DM	DG	DEA	GIA
T	0	P < 0,05	0,962	0,964	0,791	0,830	0,759	0,802	0,227	0,279	0,668	0,503	0,942	0,986	0,984	0,654	0,954
P(mm)	-0,662	0	0,508	0,607	0,739	0,540	0,751	0,523	0,069	0,345	0,742	0,354	0,962	0,987	0,620	0,721	0,916
P(%)	-0,094	0,020	0	P < 0,05	0,262	0,154	0,043	0,695	0,045	P < 0,05	0,538	0,584	0,535	0,534	0,013	0,167	P < 0,05
A(m)	-0,008	-0,108	0,529	0	0,214	0,109	0,186	P < 0,05	0,252	0,241	P < 0,05	0,704	0,865	0,692	0,326	0,030	0,236
CD	0,007	0,084	-0,181	0	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,164	0,145	0,009	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,630	0,017
CAs	-0,043	0,054	-0,229	0,749	0	P < 0,05	0,026	0,010	0,230	0,856	0,443	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,734	0,143
CAi	-0,035	0,100	-0,152	0,976	0,684	0	P < 0,05	P < 0,05	0,298	0,131	0,007	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,899	0,027
CArl	0,050	0,052	-0,321	0,762	0,352	0,738	0	P < 0,05	0,041	0,030	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,018	0,012
CEB	-0,041	0,104	0,064	-0,740	-0,404	-0,750	-0,667	0	0,524	0,060	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,112	0,213	0,063
CART	-0,196	0,290	0,318	0,224	0,194	0,169	0,325	0,104	0	P < 0,05	0,043	0,058	0,430	0,625	0,001	P < 0,05	P < 0,05
CH	0,175	-0,153	-0,664	-0,235	-0,030	-0,243	-0,343	0,301	-0,744	0	0,002	0,025	0,057	0,102	0,253	P < 0,05	P < 0,05
AP(m)	-0,070	-0,054	-0,100	0,406	0,125	0,420	0,707	-0,633	0,322	-0,480	0	0,013	0,009	0,024	0,026	P < 0,05	0,009
Dpr	-0,109	0,151	-0,089	0,941	0,805	0,944	0,647	-0,708	0,303	-0,355	0,389	0	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	0,748	0,023
DP	0,012	-0,008	0,101	-0,879	-0,771	-0,871	-0,639	0,792	-0,128	0,304	-0,406	-0,915	0	P < 0,05	P < 0,05	0,892	0,018
DM	-0,003	-0,003	-0,101	0,869	0,773	0,864	0,598	-0,785	0,080	-0,262	0,357	0,905	-0,997	0	P < 0,05	0,869	0,033
DG	0,003	0,081	-0,389	0,634	0,777	0,548	0,610	-0,255	0,494	-0,185	0,352	0,648	-0,622	0,591	0	0,215	0,081
DEA	-0,073	0,058	0,223	0,079	-0,056	-0,021	0,372	-0,201	0,663	-0,624	0,630	0,052	-0,022	-0,027	0,200	0	0,003
GIA	0,009	0,017	-0,638	-0,375	-0,236	-0,350	-0,395	0,296	-0,558	0,762	-0,406	-0,358	0,371	-0,337	-0,279	-0,458	0

En negrilla las correlaciones significativas. T: Temperatura promedio mensual (°C), P(mm): Precipitación promedio mensual (mm de lluvia), P(%): Pendiente en porcentaje de inclinación, A(m): Altitud o altura a nivel del mar (m), DEA: Densidad del estrato arbóreo con altura promedio > 5 m (ind/m²), CD: Porcentaje de cobertura del dosel, CAi: Porcentaje de cobertura del estrato arbóreo superior, CArl: Porcentaje de cobertura del estrato arbóreo inferior, CAs: Porcentaje de cobertura del estrato arbóreo, CEB: Porcentaje de cobertura del estrato bajo, CART: Porcentaje de cobertura del estrato arbusto, CH: Porcentaje de cobertura del estrato herbáceo, AP(m): Altura promedio de los árboles, Dpr: DAP promedio (cm), DP: Porcentaje de DAP < 3 cm, DM: Porcentaje de DAP 3-15 cm, DG: Porcentaje de DAP > 15 cm, GIA: Grado de intervención antrópica.

ANEXO 3

Modelos de regresión para la riqueza y abundancia general y grandes taxones del área de estudio y para la abundancia de las especies registradas en el complejo de ciénaga de Zapatosa. Para convenciones de las variables ver Anexo 5.

Especie y/o característica	Cód.	N	Modelo de regresión	R ² aj.	F cal.	gl	P	Modelo
Riqueza	Riq.	40	$Riq. = 14,4302 - 0,0933792 * P\% - 0,0844281 * GIA$	0,195	5,71	2, 37	0,007	M
Abundancia	Ab.	812	$Ab. = 238,701 - 7,18125 * T - 0,260628 * P\% - 0,282662 * GIA$	0,135	3,01	3, 36	0,0425	M
Riqueza serpientes	RS	19	$RS = 10,81957 - 0,02917 * CH - 0,26682 * Dpr - 0,06897 * GIA - 0,06951 * P\%$	0,211	3,60	4, 35	0,0146	M
Abundancia serpientes	AS	111	$AS = 11,67501 + 5,58553 * DEA - 0,21198 * Dpr - 0,09499 * GIA - 0,09296 * P\%$	0,263	4,47	4, 35	0,0051	M
Riqueza lagartos	RL	18	$RL = 10,80355 - 0,15797 * CH + 0,81955 * Dpr - 0,09060 * GIA - 0,12337 * P\%$	0,244	4,15	4, 35	0,0075	M
Abundancia lagartos	AL	681	$AL = 227,5089 - 7,0445 * T - 0,2412 * GIA - 0,1818 * P\%$	0,127	2,90	3,36	0,0483	M
<i>Ameiva praesignis</i>	J	39	$J = 2,74384 - 0,330687 * APm$	0,082	4,47	1, 38	0,0411	L
<i>Cnemidophorus tenniscatus</i>	I	70	$I = 3,97451 - 0,41587 * APm$	0,085	4,63	1, 38	0,0379	L
<i>Iguana iguana</i>	u	28	$u = 0,0317235 + 0,00459399 * Pmm$	0,102	5,45	1, 38	0,025	L
<i>Senocercus erythrogaster</i>	y	13	$y = -0,339844 + 0,0289062 * P\%$	0,217	11,77	1, 38	0,0015	L
<i>Basiliscus basiliscus</i>	t	26	$t = -0,233477 - 0,0203571 * P\% + 0,126575 * Dpr$	0,23	6,82	2, 37	0,003	M
<i>Bothrops asper</i>	q	8	$q = 3,78443 - 0,031674 * P\% - 0,0192868 * CD - 0,0365197 * GIA$	0,265	5,69	3, 36	0,0027	M
<i>Lepidoblepharis sanctaemariae</i>	B	31	$B = -0,470622 - 0,0600051 * CD + 0,349141 * Dpr$	0,109	3,38	2, 37	0,0447	M
<i>Lepidodeira septentrionalis</i>	e	21	$e = 2,8691 + 0,0340617 * CD - 0,0327887 * CH - 0,310938 * Dpr$	0,143	3,16	3, 36	0,036	M
<i>Mabuya sp.</i>	z	17	$z = 14,0209 - 0,471087 * T + 0,0217841 * P\% + 0,0602976 * CD + 0,220095 * AP - 0,456993 * Dpr$	0,225	3,23	5, 34	0,0171	M
<i>Anolis gagei</i>	w	126	$w = 8,95062 - 0,111157 * CArt + 25,981 * DEA - 0,102869 * GIA$	0,342	7,75	3, 36	0,0004	M
<i>Pseudoboa newietii</i>	j	5	$j = 1,9873 - 0,0412434 * P\% - 0,0401677 * CD + 0,0146458 * CArt + 0,0205644 * CH + 0,203236 * Dpr - 0,0393554 * GIA$	0,466	6,66	6, 33	0,0001	M
<i>Terriocercus bifasciatus</i>	H	21	$H = -3,01082 + 0,081115 * CH + 0,249425 * Dpr + 9,66261 * DEA - 0,0297571 * GIA$	0,217	3,7	4, 35	0,0129	M
<i>Holcosus festinus</i>	K	16	$K = (0,0152249 + 1,54552 * DEA)^2$	0,107	4,57	1, 38	0,039	NL
<i>Caiman crocodylus</i>	P	10	$P = 0,779529 - 0,04781 * \sqrt{Pmm}$	0,107	4,55	1, 38	0,0395	NL
<i>Gonatodes albogularis</i>	A	141	$A = (0,110081 + 0,244582 * AP)^2$	0,258	13,2	1, 38	0,0008	NL
<i>Trachemys callirostris</i>	M	5	$M = -0,00278071 + 0,00504035 / DEA$	0,223	10,9	1, 38	0,0021	NL
<i>Helicops danieli</i>	b	7	$b = 0,680691 - 0,0348302 * CArt + 0,00042888 * (CArt\%)^2$	0,283	8,69	2, 37	0,008	P
<i>Lepophis abactulla</i>	d	8	$d = -0,402756 + 0,196416 * Dpr - 0,0107581 * (Dpr)^2$	0,151	4,46	2, 37	0,018	P
<i>Oxybelis aeneus</i>	h	5	$h = 0,0667013 + 0,0664675 * CH - 0,00112571 * (CH)^2$	0,163	4,79	2, 37	0,014	P
<i>Thamnodryastes gambotensis</i>	m	16	$m = 0,783186 - 0,0100738 * Pmm + 0,0000345487 * (Pmm)^2$	0,131	3,92	2, 37	0,029	P
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	D	24	$D = 1,14598 - 0,673517 * AP + 0,0870043 * (AP)^2$	0,241	7,17	2, 37	0,0023	P
<i>Conallus ruschenbergieri</i>	o	7	No es significativo con ningún modelo y con regresión múltiple los residuales no son normales.					
<i>Imantodes cenchoa</i>	c	11	No es significativo con ningún modelo y con regresión múltiple los residuales no son normales.					
<i>Anolis aeneus</i>	v	105	No es significativo con ningún modelo y con regresión múltiple los residuales no son normales.					
<i>Tupinambis teguixin</i>	L	11	No es significativo con ningún modelo construido con estas variables.					
Riqueza tort. y cocod.	RTC	4	No es significativo con ningún modelo construido con estas variables.					
Abundancia tort. y cocod.	ATC	20	No es significativo con ningún modelo construido con estas variables.					

Cód.: código de cada especie o categoría.

En el Anexo 1 se encuentra la codificación de las variables ambientales.

M: Multilineal, L: lineal, NL: No-lineal, P: Polinomial.

ANEXO 4

Categorías y frecuencia de aparición del alimento obtenido de los contenidos estomacales para las diferentes especies de reptiles en el área de estudio. &: *Gymnophthalmus speciosus*, #: *Leposoma rugiceps*, @: *Polychrus marmoratus*, +: *Epicratus cechría*, €: *Lygophis lineatus*, β: *Porthidium lansbergii*, ∞: *Crotalus durissus*, ¥: *Mastigodryas pleei*, □: *Phimophis guianensis*, para las demás convenciones o códigos de las especies ver Anexo 3.

Item alimenticio	J	w	v	t	I	A	&	#	B	z	H	D	@	y	b	e	j	m	q	o	+	€	β	∞	c	¥	h	a
Chelicerados	6	8	7	3	7	10	8	9	13	0	2	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Otros invertebrados	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Blattoidea	3	2	1	1	0	1	5	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Larvas	2	2	7	0	3	1	1	6	4	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Colembolla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Coleoptera	11	9	7	1	6	8	3	0	3	3	0	11	0	1	1	3	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Dermaptera	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Diptera	0	1	0	0	2	3	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Hemiptera	0	4	0	0	2	2	1	0	0	0	0	2	0	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta H-NH	1	4	2	5	1	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta H-F	0	3	16	5	0	6	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Isoptera	7	4	0	0	2	12	0	21	39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Lepidoptera	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Manthodea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Neuroptera	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Odonata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Orthoptera	2	0	5	0	0	1	0	0	0	0	1	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Phasmatodea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Trichoptera	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insecta Zoraptera	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantae Material veg.	5	3	2	1	3	0	0	0	2	2	0	1	1	0	0	4	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Vertebrados Anura	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7	0	21	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0
Vertebrados Aves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vertebrados Mammalia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	1	0	0	2	0	0	0	0	0
Vertebrados Peces	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vertebrados Reptilia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	1	3	1	2
Vertebrados MNI.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lodo, rocas.	0	2	1	0	0	0	1	0	4	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Estómagos vacíos	0	8	5	0	1	2	8	6	6	2	2	2	0	0	17	12	3	17	3	5	1	6	0	0	0	0	0	0
Insecta INI	0	6	9	0	1	2	16	5	9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Insecta H-NH: Insecta Hymenoptera-no hormigas; Insecta H-F: Insecta Hymenoptera-Formicidae; Plantae Material veg.: Plantae Material vegetal: semillas, frutos, hojas, corteza; Vertebrados MNI.: Vertebrados Material animal no identificado (piel, huesos); Insecta INI: Insectos no identificados (INI).