

EFECTO DE BORDE SOBRE ANUROS DEL BOSQUE SECO TROPICAL, POTREROS Y PLANTACIONES DE PALMA DEACEITE, Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES EN EL CARIBE COLOMBIANO

EDGE EFFECTS ON ANURAN DIVERSITY IN TROPICAL DRY FOREST, PASTURES, AND OIL PALM PLANTATIONS, AND THEIR RELATIONSHIP WITH ENVIRONMENTAL VARIABLES IN THE COLOMBIAN CARIBBEAN

Estefania Del Carmen Silvera Chimá^{1*}, Julio Cesar Acuña-Vargas² & Nicolas Urbina-Cardona³

¹Maestría en Conservación y Uso de Biodiversidad. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

²Facultad de ciencias básicas, Universidad de La Guajira, Riohacha, Colombia. ORCID <https://orcid.org/0000-0001-6379-7334>

³Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Departamento de Ecología y Territorio. Carrera 7 N 40-62, Bogotá, Colombia. ORCID <https://orcid.org/0000-0002-4174-8467>

*Correspondencia: es-silvera@javeriana.edu.co

Received: 2022-11-04. Accepted: 2024-01-02. Published: 2023-03-19.

Editor: Jenny Urbina, Colombia.

Abstract.— Changes in land use are the main cause of tropical dry forest (Bs-t) loss. After deforestation, the remaining patches of Bs-t experience environmental changes across a distance gradient from the adjacent anthropogenic matrix towards the interior of the forest. Anurans inhabiting the tropical dry forest (Bs-t) are primarily threatened by agricultural and forestry systems. This study analyzed the spatiotemporal variation in environmental variables (topographic, climatic, and vegetation structure) from the interior of Bs-t towards oil palm plantations (CPA) and pastures (P) in a location in the Colombian Caribbean, aiming to determine their influence on anuran assemblage structuring. During the early rainy season, temperature, distance to water bodies, percentage of leaf litter, understory density, canopy cover, precipitation during the sampling day, and relative humidity were the environmental variables generating the most differentiation between Bs-t with CPA and P. Conversely, during the dry season, the differentiation of P from CPA and Bs-t was due to changes in accumulated precipitation, altitude, canopy percentage, herbaceous cover percentage, bare soil percentage, understory density, and height above the ground. Although the interaction between land uses and climatic seasonality had no effects on assemblage structure (Bray Curtis) and species diversity (Hill numbers), differences were evident when considering the interaction with the edge distance factor. Changes in anuran diversity were explained by precipitation during the sampling day, accumulated precipitation, presence of temporary lentic water bodies, distance to water bodies, bare soil percentage, rock percentage, and fallen trunk percentage. The assemblage structure of anurans inhabiting the interior of Bs-t was affected at distances beyond 542 m from water bodies. Inside pastures, fallen trunk percentage, leaf litter percentage, and anuran individual height above the ground explained changes in anuran assemblage structure. This study demonstrates the importance of edge effects in understanding the consequences of deforestation on species assemblages and highlights the significance of pasture management (allowing leaf litter and trunk accumulation) and the maintenance of permanent water bodies to increase the dispersal of some anuran species in transformed tropical dry forest landscapes.

Keywords.— Amphibians, community ecology, environmental gradients, forestry plantations, production systems.

Resumen.- Los cambios en el uso del suelo son la principal causa de la pérdida de bosques secos tropicales (Bs-t). Luego de la deforestación, los parches remanentes de Bs-t experimentan cambios ambientales a través de un gradiente de distancia que va desde la matriz antropogénica adyacente hacia el interior del bosque. Los anuros que habitan el bosque seco tropical (Bs-t) se encuentran principalmente amenazados por los sistemas agrícolas y forestales. En el presente estudio se analizó la variación espacio-temporal en las variables ambientales (topográficas, climáticas y de estructura de la vegetación) desde el interior del Bs-t hacia el interior de la plantación de palma de aceite (CPA) y potreros (P) en una localidad del Caribe colombiano, con el fin de determinar su influencia en la estructuración de los ensamblajes de anuros. Durante el inicio de la temporada de lluvias, la temperatura, distancia a cuerpos de agua, porcentaje de hojarasca, densidad de sotobosque, porcentaje de dosel, precipitación durante el día del muestreo y la humedad relativa fueron las variables ambientales que generaron mayor diferenciación entre el Bs-t con CPA y P. Por el contrario, en época de sequía la diferenciación de P con CPA y Bs-t se debió a cambios en la precipitación acumulada, la altitud, porcentaje del dosel, porcentaje de cobertura herbácea, porcentaje de suelo desnudo, densidad de sotobosque y altura sobre el suelo. Si bien la interacción entre los usos del suelo y la temporada climática no tuvieron efectos sobre la estructura del ensamblaje (Bray Curtis) y la diversidad de especies (números de Hill), las diferencias se evidenciaron al considerar la interacción con el factor de distancia al borde. Los cambios en la diversidad de anuros fueron explicados por la precipitación durante el día de muestreo, precipitación acumulada, presencia de cuerpos de agua lóxico temporal, distancia a cuerpos de agua, porcentaje de suelo desnudo, porcentaje de roca y de troncos caídos. La estructura del ensamblaje de anuros que habitan el interior del Bs-t se vio afectada a distancias superiores a 542 m de los cuerpos de agua. En el interior de potreros el porcentaje de troncos caídos, el porcentaje de hojarasca y la altura del individuo sobre el suelo explicaron cambios en la estructura del ensamblaje de anuros. El presente estudio demuestra la relevancia de los efectos de borde para comprender las consecuencias de la deforestación sobre los ensamblajes de especies y resalta la importancia del manejo de potreros (permitiendo la acumulación de hojarasca y troncos en el suelo) y el mantenimiento de cuerpos de agua permanentes para incrementar la dispersión de algunos anuros en paisajes transformados de bosque seco tropical.

Palabras clave.- Anfibios, ecología de comunidades, gradientes ambientales, plantaciones forestales, sistemas productivos.

INTRODUCCIÓN

Los cambios en el uso del suelo han contribuido a la crisis mundial de biodiversidad debido a la pérdida y degradación del paisaje, generando el declive poblacional de muchas especies especialistas de bosques nativos (Pfeifer et al., 2017). Estas transformaciones en el paisaje son causadas principalmente por la expansión de actividades agropecuarias, que conforman una matriz en donde quedan inmersos los fragmentos de bosque nativo (Tschardt et al., 2012). Como consecuencia, las especies que sobreviven en los parches de bosque remanente se ven expuestas a nuevas condiciones ambientales, experimentando lo que Murcia (1995) definió como efecto de borde antropogénico. En los bordes creados por actividades humanas, la influencia del efecto de borde afecta la calidad de hábitat en los fragmentos de bosque nativos, reduciendo la cantidad de hábitat disponible para las especies nativas en paisajes transformados (Laurance et al., 2002; Fahrig, 2017). Es por ello que a nivel global el 85% de las especies de animales vertebrados que habitan bosques se ven afectadas por el efecto de borde (Pfeifer et al., 2017). En el caso de los anfibios neotropicales, la respuesta que tengan las especies ante los bordes entre el bosque y zonas de cultivo determina el uso de las matrices antropogénicas (Schneider-Maunoury et al., 2016).

En los anfibios se ha demostrado que el efecto de borde tiene un impacto directo sobre la riqueza y estructura de los ensamblajes, debido a cambios en las variables ambientales de su hábitat (Cortés-Gómez et al., 2013; Urbina-Cardona et al., 2006). Se considera el concepto de ensamblaje como el conjunto de especies cercanamente emparentadas, y que se presentan en un tiempo y espacio determinado (assemblage por su nombre en inglés; Stroud et al., 2015). Dependiendo de la capacidad de los anfibios para hacer uso de los recursos que provee la matriz, los bordes de bosque actúan como barreras o filtros selectivos para la dispersión de las especies (Gascon et al., 1999; Zabala-Forero & Urbina-Cardona, 2021).

Los efectos de borde también son moldeados por los usos del suelo, debido a la influencia que éstos pueden ejercer sobre variables ambientales del hábitat, afectando la dinámica espacio-temporal en el movimiento, dispersión y disponibilidad de recursos para las especies (Ries et al., 2004; Driscoll et al., 2013). En ese sentido, los potreros o cultivos de maíz pueden ser una barrera para la mayoría de los anfibios mientras que cafetales con sombrío/sombra o plantaciones forestales mixtas pueden ser una oportunidad para amortiguar efectos de borde

e incrementar la dispersión de algunas especies en paisajes transformados (Santos-Barrera & Urbina-Cardona, 2011; López-Bedoya et al., 2022).

Los anfibios son uno de los grupos más afectados por la pérdida y degradación de hábitat (Nori et al., 2015) debido a la alta sensibilidad que presentan a cambios en variables ambientales (climáticas, topográficas y de estructura de la vegetación) de sus hábitats, explicado por sus características fisiológicas y biológicas (Watling & Braga, 2015). Características como la permeabilidad de su piel, su baja capacidad de dispersión y la dependencia de microhábitat húmedos o cuerpos de agua para procesos de reproducción, hacen sensibles a estos organismos ante cambios en la temperatura, humedad relativa y cobertura del dosel sobre su microhábitat (Dodd, 2010). La respuesta diferencial de los anuros a gradientes de temperatura, humedad y estructura vegetal, influyen a su vez en la abundancia y distribución de las especies entre la matriz antropogénica, los bordes y el interior de los bosques nativos (Urbina-Cardona et al., 2006). La influencia del borde sobre la distribución de la herpetofauna está dada por las tolerancias térmicas de cada especie (Lehtinen et al., 2003); en el caso de los anfibios especialistas de interior de bosque, tienden a ser más vulnerables y propensos a la muerte por desecación debido a su reducido tamaño corporal (Pfeifer et al., 2017).

El ecosistema de bosque seco tropical (Bs-t), presenta altos niveles de transformación histórica hacia usos del suelo antropogénicos a lo largo de toda su distribución a nivel mundial (Murphy & Lugo, 1986; Sánchez-Azofeifa et al., 2005; Etter et al., 2008) por lo que es un escenario ideal para estudiar los efectos de borde sobre los ensamblajes de especies. Los anfibios del Bs-t presentan algunas estrategias comportamentales y ecofisiológicas que les permiten sobrevivir en ambientes altamente deshidratantes (Urbina-Cardona et al., 2014); sin embargo, algunas especies pueden responder negativamente ante la perturbación antropogénica en sus hábitats (Suazo-Ortuño et al., 2008). Hasta el momento ningún estudio ha evaluado el efecto de borde sobre los anfibios que habitan el ecosistema de Bs-t en Colombia, por lo que aún no se conoce la manera cómo las especies se distribuyen a lo largo de los gradientes de distancia entre usos del suelo naturales y antropogénicos.

La presente investigación buscó determinar el efecto de borde que se genera en ecotonos entre un Bs-t que limita con una plantación de palma de aceite (CPA) y potreros (P) sobre la anurofauna de una localidad de Bs-t en el Caribe colombiano. Las preguntas específicas son: 1) ¿Cómo varía temporalmente

el gradiente en las variables ambientales desde el interior del Bs-t hacia el interior de CPA y P?; 2) ¿Cómo influye el efecto de borde sobre la diversidad de anuros entre el Bs-t que limita con CPA o P y la temporada climática?; 3) ¿Cuál es la relación entre los ensamblajes de anuros y las variables ambientales en los ecotonos entre el Bs-t que limita con CPA o P? y 4) ¿Cuál es el rango de valores de las variables ambientales que explican cambios en la estructura del ensamblaje de anuros?. Esperamos encontrar un cambio gradual en las variables ambientales en donde el interior del Bs-t tendrá temperaturas más bajas y mayor humedad relativa, los bordes del Bs-t tendrán mayor densidad de sotobosque y cobertura de hojarasca, los CPA tendrán mayor cobertura de residuos de palma en el suelo y presencia permanente de cuerpos de agua antropogénicos y los P tendrán mayor cobertura herbácea. En respuesta a estos gradientes en las variables ambientales se espera un mayor recambio en la estructura del ensamblaje entre el interior del Bs-t y el P pero alta similitud entre el borde de Bs-t y los CPA. Así mismo, se espera mayor riqueza y equidad en los bordes de Bs-t y mayor dominancia en CPA y P; se espera que estas diferencias sean más evidentes durante la temporada de sequía, cuando el Bs-t cambia su estructura vegetal. Bajo esta perspectiva se espera que las variables ambientales más influyentes sobre la diversidad de los anuros sean aquellas que proveen refugio y protección (porcentaje en cobertura del dosel, cobertura de hojarasca, troncos caídos y residuos de palma), y disponibilidad de agua (humedad relativa ambiente y presencia de cuerpos de agua).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en el Departamento de La Guajira, Colombia en el kilómetro tres de la vereda Casa de Aluminio vía al municipio de Dibulla (11° 14' 16" y 11° 13' 27" N; 73° 18' 49" y 73° 18' 25" O). Presenta una altitud entre los 3 y 17 m.s.n.m., una temperatura promedio anual de 30° C y una precipitación anual del 1,437 mm. Presenta un régimen de precipitación bimodal, con periodos máximos de sequía entre enero y abril, y periodos de lluvias entre mayo – junio y entre septiembre – noviembre (<https://es.weatherspark.com>).

El área de estudio comprende un mosaico de usos del suelo dentro de los cuales se seleccionaron un fragmento de Bs-t que limitaba con un CPA (*Elaeis guineensis*) y un P (Fig. 1). Durante la temporada de muestreo (abril a junio del 2021) se introdujeron en el área de estudio cincuenta cabezas de ganado en los potreros, así como algunos caballos y burros.



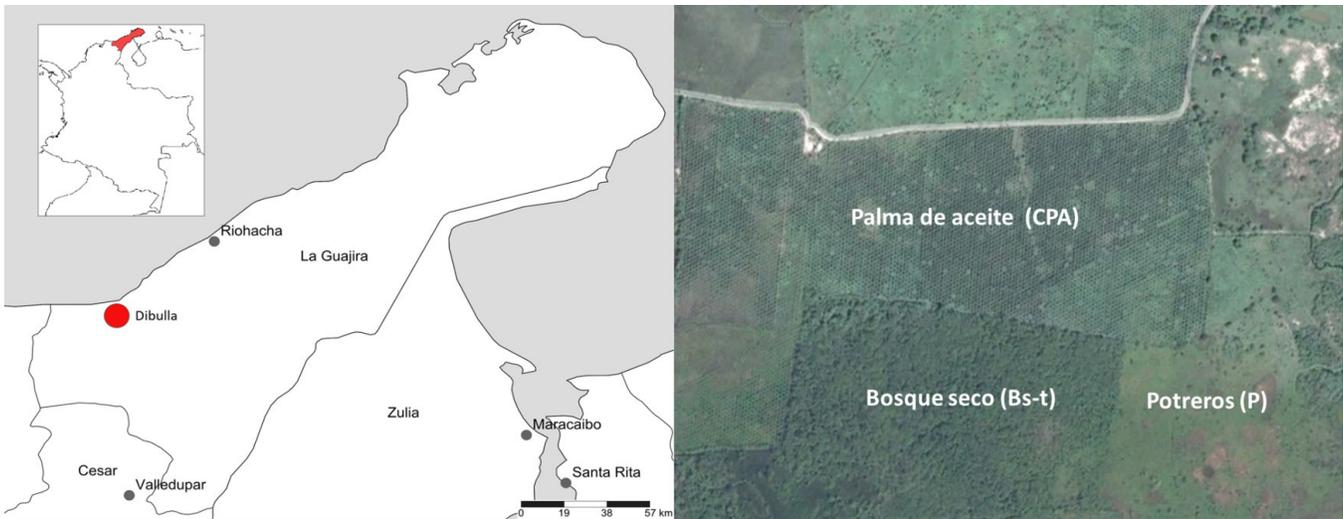


Figure 1. Study area located in the municipality of Dibulla, La Guajira (Colombia).

Figura 1. Área de estudio ubicada en el municipio de Dibulla, La Guajira (Colombia).

El fragmento de Bs-t presenta una extensión de 49.4 ha y se caracteriza por presentar vegetación secundaria de familias Apocynaceae, Bignoniaceae, Cordiaceae, Sapindaceae, Malvaceae. El CPA presenta una extensión de 82.9 ha tiene once años de antigüedad desde su siembra y limita con el fragmento de Bs-t y un potrero enmalezado, posee canales artificiales de agua permanentes en sus bordes, algunos de los cuales lo atraviesan hasta el interior. El P presenta un área aproximada de 25 ha y se caracteriza por ser un potrero enmalezado dominado por la especie invasora *Urochloa decumbens* sumando a la presencia de plantas herbáceas como *Bellis perennis* y *Leucanthemum vulgare*, *Heliotropium indicum*, *Calotropis gigantea* y *Bactris guineensis*.

Muestreo de anuros

Se instalaron 25 transectos permanentes de 100 x 4 m de ancho (con una distancia entre éstos de 100 m) para el muestreo de la anurofauna y las variables ambientales del área de estudio. Los transectos fueron muestreados durante una hora cubriendo los horarios de mayor actividad de los anuros (18 – 24 h). El inicio de la hora del muestreo de cada transecto se realizó de manera aleatoria para evitar el posible sesgo sobre algún uso del suelo o distancia al borde.

Los transectos estuvieron distribuidos así: 1) cinco transectos en el interior de cada uso del suelo (n = 15 entre 115 y 295 m de distancia desde el borde con otros usos del suelo); y 2) cinco transectos paralelos al borde de cada uso del suelo (n = 10 transectos) y ubicados a distancias fijas (0 m, 50 m, 100 m). Cada conjunto de transectos constituye un bloque que va desde

295 m al interior del Bs-t y hasta 295 m al interior del P o CPA, y cada bloque estuvo separado por una distancia mínima de 200 m. El muestreo se realizó con la técnica de relevamiento por encuentros visuales (Crump & Scott, 1994), registrando las especies presentes hasta 2 m de altura y 2 m a cada lado del transecto. Para la identificación de las especies en campo se utilizó la guía de campo para los anuros de los alrededores del complejo cenagoso de Zapatos, Departamento del Cesar (Medina Rangel et al., 2011). Los muestreos se realizaron entre cuatro personas durante cuatro salidas al campo, cada una de seis días de intensidad, abril y junio del 2021 con un esfuerzo total de muestreo de 400 horas/persona.

Caracterización del hábitat a partir de variables ambientales

Siguiendo el protocolo propuesto por Urbina-Cardona et al. (2006, 2015), se midieron 18 variables ambientales de las cuales dos se tomaron diariamente (precipitación durante el día del muestreo y acumulada durante los 15 días previos al muestreo), cinco se midieron por transecto (cobertura del dosel, pendiente topográfica, distancia a los cuerpos de agua, altitud y densidad de sotobosque) y once se midieron en los puntos de encuentro de los anuros (altura sobre el suelo, temperatura del sustrato, humedad relativa, porcentaje de cobertura herbácea, cobertura de hojarasca, cobertura de roca, cobertura de troncos caídos, cobertura de residuos de palma, cobertura de suelo desnudo y presencia de cuerpos de agua lóticos y lénticos).

Con este fin, se midió la precipitación ubicando tres pluviómetros en cada cobertura vegetal a una altura de 1.50 m

del suelo. Para cada uno de los 25 transectos se midieron, 10 veces en puntos aleatorios, las siguientes variables ambientales y se promediaron: la cobertura del dosel por medio de una fotografía tomada con un teléfono utilizando la aplicación HabitApp (Version:1.1; Bianchi et al., 2017); la pendiente con la aplicación Clinometer (Versión 4.4; Peter Breitling, Apple, Inc.); la distancia (m) a los cuerpos de agua (calculándola con un GPS (Garmin eTrex® 22x), georreferenciando los transectos y utilizando la función "Ir a" desde el punto de cuerpo de agua más cercano al centro de cada transecto); la altitud (metros sobre el nivel del mar) con un GPS (Garmin eTrex® 22x); y la densidad relativa del sotobosque (el número de contactos de vegetación con una vara de 3.5 cm de diámetro y 2 m de altura (Urbina-Cardona et al., 2006, 2015).

Para describir los hábitats donde se registró por primera vez cada uno de los individuos se midieron las siguientes variables: altura (m) sobre el suelo (medida con regla graduada); temperatura (°C) y humedad relativa (%) (con un termohigrómetro, ubicando una sonda durante 10 segundos en el sitio donde se encontró cada individuo); y la cobertura de la vegetación (porcentaje de cobertura herbácea, hojarasca, roca, troncos caídos, residuos de palma, suelo desnudo; presencia de cuerpos de agua lóticos y lenticos) se midió ubicando un cuadrante de madera de 1 x 1 m (dividido con una cuerda en cuatro cuadrantes de 0.5 x 0.5 m) sobre el microhábitat de cada individuo registrado.

Análisis de datos

El efecto del tipo de uso del suelo, el rango de distancia al borde y la temporada climática, sobre el gradiente ambiental (caracterizado por el conjunto de variables ambientales) se evaluó mediante modelos mixtos con un análisis de varianza multivariado permutacional basado en distancias (PERMANOVA; Anderson, 2001). Se estandarizó la matriz de variables ambientales (proceso en el cual para cada variable se resta la media y se divide por la desviación estándar) con el fin de generar escalas de medición comparables, y se construyó una matriz de distancias Euclidianas.

El diseño experimental constó de tres factores: usos del suelo (factor fijo con tres niveles: Bs-t, CPA y P); distancia al borde (factor aleatorio con cuatro niveles: 0 m, 50 a 100 m, 115 a 173 m, 235 a 295 m; anidado en el uso del suelo); y temporada climática (factor fijo con dos niveles: época de sequía y primeras lluvias). El análisis se realizó bajo una suma secuencial de cuadrados tipo I y 9999 permutaciones de residuales bajo un modelo reducido (Anderson et al., 2008). Una vez identificados los factores que presentaron efectos significativos sobre el gradiente ambiental,

se realizó una ordenación multivariada de las unidades de muestreo a partir de un análisis de coordenadas principales.

La representatividad del muestreo, desde la riqueza de especies, se determinó calculando cuatro estimadores (Bootstrap, Chao1, Jackknife 1 y Jackknife 2) (Magurran & McGill, 2010). La diversidad alfa, se midió empleando la serie de números Hill, o números efectivos de especies, los cuales son índices de diversidad que incorporan tanto la riqueza como las abundancias relativas de las especies. Estos números difieren entre sí en función del parámetro $D\alpha$, donde a medida que aumenta su valor, el índice se vuelve más sensible a las especies comunes o dominantes en el ensamblaje. Así, en el número de Hill de orden cero ($0D\alpha$), se ignora la abundancia de las especies por lo cual es equivalente a la riqueza de especies; en $1D\alpha$, todas las especies se ponderan de manera equitativa según su abundancia, lo que lo convierte en un índice de equidad, que puede ser interpretado como el número de especies típicas en un ensamblaje por lo cual es equivalente la entropía exponencial de Shannon; y en $2D\alpha$ las especies comunes tienen más peso que las especies raras, por lo que se considera un índice de dominancia (concentración inversa de Simpson), que puede ser interpretado como el número de especies muy abundantes en un ensamblaje (Chao et al., 2014). La estructura del ensamblaje de anuros se caracterizó después, transformando a raíz cuadrada la matriz de abundancias de las especies a partir de la cual se calculó una matriz de similitud de Bray-Curtis.

El efecto de borde en diferentes usos del suelo sobre la diversidad de anuros se evaluó mediante análisis de PERMANOVA bajo la misma configuración y diseño que para el gradiente ambiental. Las variables de respuesta fueron la estructura del ensamblaje (la matriz de similitud de Bray-Curtis) y las matrices de distancias Euclidianas de cada uno de los números de Hill del orden $0D\alpha$, $1D\alpha$ y $2D\alpha$.

Los efectos detectados a partir del PERMANOVA, sobre la estructura del ensamblaje de anuros se evidenciaron mediante un análisis de coordenadas principales y se crearon diagramas de cajas y bigotes (box plot) para los tres órdenes de los números de Hill ($0D\alpha$, $1D\alpha$ y $2D\alpha$).

La relación entre las variables ambientales predictoras con los ensamblajes de anuros se determinó mediante modelos lineales basados en distancia (subrutina DistLM; Legendre & Anderson, 1999). Previamente se evidenció la correlación lineal de Spearman entre las variables ambientales predictoras, y se seleccionaron aquellas no colineales (valores de correlación menores a 0.7). Las variables de respuesta para cada uno de los

DistLM fueron la estructura del ensamblaje (similitud de Bray Curtis) y los tres órdenes de los números de Hill ($0D\alpha$, $1D\alpha$ y $2D\alpha$). En el DistLM, el procedimiento BEST permitió generar los modelos con todas las posibles combinaciones de las variables predictoras, los cuales fueron clasificados a partir del criterio de información de Akaike para muestras pequeñas AICc (Clarke & Gorley, 2015).

Una vez identificado el mejor modelo ajustado que explicó cambios en la estructura del ensamblaje, se realizó una prueba de redundancias basadas en distancias (subrutina dbrDA Legendre & Anderson, 1999) para visualizar los patrones de ordenación en la matriz de similitud de Bray-Curtis de los ensamblajes de anuros y las variables ambientales predictoras responsables de

estos patrones. Adicionalmente, se creó un árbol de regresión y clasificación (LINKTREE) para determinar los valores umbrales en las variables ambientales predictoras que explican cambios en la estructura del ensamblaje de anuros (Clarke et al., 2008). Todos los análisis fueron realizados en el programa PRIMER 7.0.13 & PERMANOVA add on v1.0.4 (Clarke & Gorley, 2015).

RESULTADOS

Caracterización de los gradientes

El gradiente ambiental varió en función de la la temporada climática, las distancias al borde anidadas en usos del suelo y las distancias al borde anidadas en usos del suelo por temporada

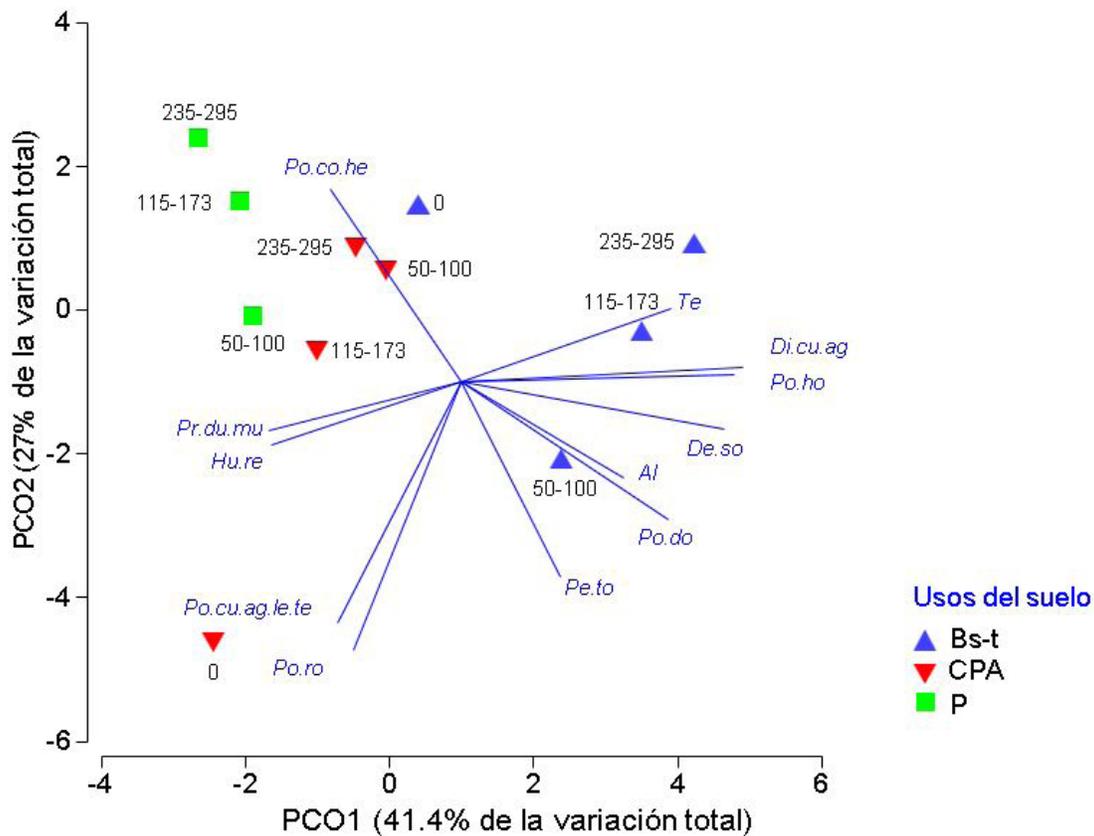


Figure 2. Principal Coordinates Analysis of the gradient in environmental variables during the initial rainfall within a range of distances to the edge in three land-use types: Bs-t, CPA, and P. Variables: Te = Temperature, Di.cu.ag = Distance to water bodies, Po.ho = Percentage of litter, De.so = Understory density, Po.do = Canopy percentage, Pe.to = Topographic slope, Po.co.he = Herbaceous cover percentage, Pr.du.mu = Precipitation during sampling, Hu.re = Relative humidity, Pr.cu.ag.le.te = Presence of temporary lentic water bodies, Po.co = Percentage of rock.

Figura 2. Análisis de coordenadas principales del gradiente en las variables ambientales, durante las primeras lluvias, en un rango de distancias al borde en tres tipos de usos del suelo. Bs-t, CPA, y P. Variables: Te= Temperatura, Di.cu.ag = Distancia a cuerpos de agua, Po.ho = Porcentaje de hojarasca, De.so = Densidad de sotobosque, Po.do = Porcentaje del dosel, Pe.to = Pendiente topográfica, Po.co.he = Porcentaje de cobertura herbácea, Pr.du.mu = Precipitación durante el muestreo, Hu.re = Humedad relativa, Pr.cu.ag.le.te = presencia de cuerpo de agua lentic temporal, Po.ro = porcentaje de roca.



Table 1. PERMANOVA results assessing significant differences in the environmental gradient and diversity of the anuran assemblage associated with the municipality of Dibulla (Guajira department Colombia). Us = Land Use, Te = Climate Season, Di(Us) = Distance to forest edge by land use, UsxTe = Land use per season, Di(Us)xTe = Distance to forest edge per land use per climate season. Source = Source of variation, df = degrees of freedom, SS = Sum of squares, MS = Mean squares, Pseudo-F = Fisher's F test based on permutations, P(perm) = p-value based on permutations.

Tabla 1. Resultados del PERMANOVA para evaluar diferencias significativas en el gradiente ambiental y la diversidad del ensamblaje en anuros asociados al municipio de Dibulla (Departamento de La Guajira, Colombia). Us = Uso del suelo, Te = Temporada climática, Di(Us) = Distancia por uso del suelo, UsxTe = Uso del suelo por temporada, Di(Us)xTe = Distancia por uso del suelo por temporada climática. Source = Fuente de variación df = grados de libertad, SS = Suma de cuadrados, MS = Cuadrados medios, Pseudo-F = Prueba de F de Fisher basada en permutaciones, P(perm) = Valor de p basado en permutaciones.

	Source	df	SS	MS	Pseudo-F	P (perm)
Gradiente ambiental (Dist. Euclidianas)	Us	2	458.9	229.47	8.474	0.0001
	Te	1	278.1	278.1	11.723	0.0002
	Di(Us)	8	153.5	19.193	2.113	0.0007
	Us xTe	2	63.33	31.668	1.482	0.212
	Di(Us)xTe	8	133.9	16.737	1.843	0.006
Estructura del ensamblaje (Bray Curtis)	Us	2	1677	8386.9	3.313	0.005
	Te	1	6286.5	6286.5	3.120	0.056
	Di(Us)	8	14819	1852.4	1.906	0.004
	Us xTe	2	2788.8	1394.4	0.846	0.565
	Di(Us)xTe	8	11969	1496.2	1.539	0.043
Riqueza ODα	Us	2	69.994	34.997	4.277	0.019
	Te	1	27.462	27.462	7.481	0.021
	Di(Us)	8	76.863	9.607	7.815	0.0003
	Us xTe	2	6.6077	3.303	0.897	0.492
	Di(Us)xTe	8	33.474	4.184	3.403	0.003
Exp Shannon 1Dα	Us	2	33.651	16.825	3.723	0.025
	Te	1	13.398	13.398	6.983	0.021
	Di(Us)	8	42.522	5.315	8.386	0.0003
	Us xTe	2	4.169	2.084	1.083	0.415
	Di(Us)xTe	8	17.51	2.188	3.453	0.004
1/Simpson 2Dα	Us	2	14.861	7.4304	2.669	0.1099
	Te	1	6.0545	6.0545	3.435	0.1305
	Di(Us)	8	28.136	3.515	4.139	0.0089
	Us xTe	2	0.961	0.48077	0.266	0.8098
	Di(Us)xTe	8	12.72	2.12	2.495	0.0354



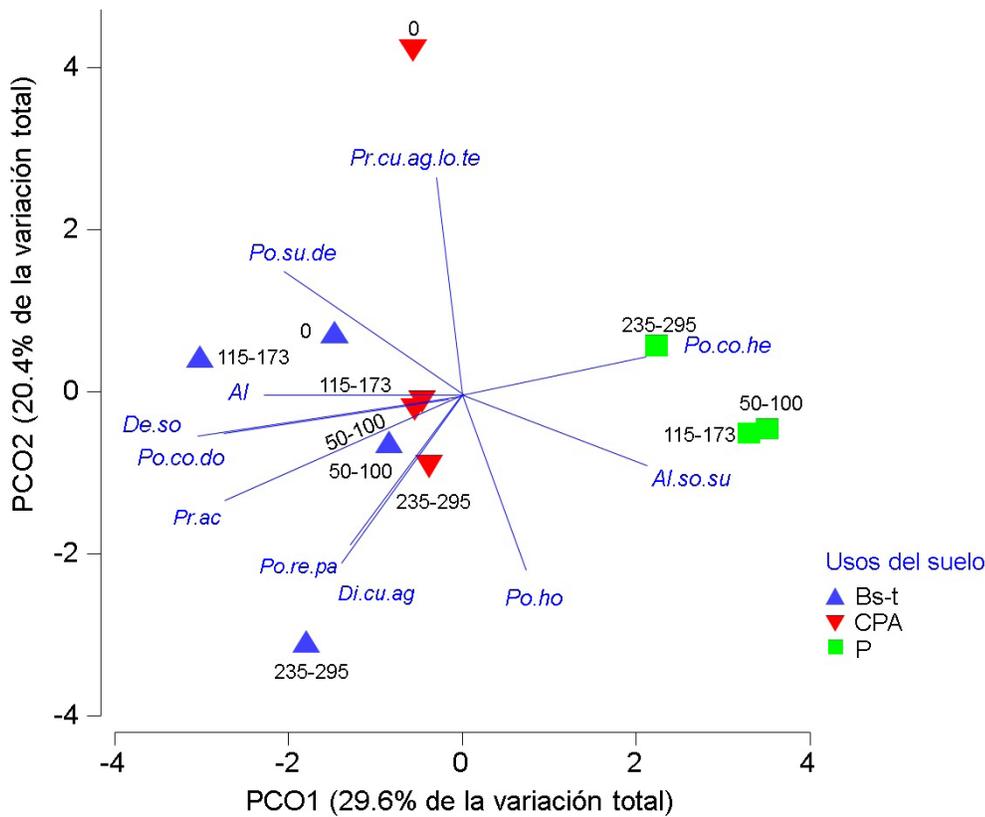


Figure 3. Principal Coordinates Analysis of the gradient in environmental variables during the dry season within a range of distances to the edge in three land-use types: Bs-t, CPA, and P. Variables: Po.co.he = Herbaceous cover percentage, Al.so.su = Height above ground, Pr.cu.ag.lo.te = Presence of temporary lotic water bodies, Po.ho = Percentage of litter, Po.su.de = Percentage of bare soil, Al = Altitude, De.so = Understory density, Po.do = Canopy percentage, Pr.ac = Accumulated precipitation, Po.re.pa = Percentage of palm residues, Di.cu.ag = Distance to water bodies.

Figura 3. Análisis de coordenadas principales del gradiente en las variables ambientales, durante la temporada de sequía, en un rango de distancias al borde en tres usos del suelo. Bs-t, CPA y P. Variables: Po.co.he = Porcentaje cobertura herbácea, Al.so.su = Altura sobre el suelo, Pr.cu.ag.lo.te = presencia de cuerpo de agua lóxico temporal, Po.ho = Porcentaje de hojarasca, Po.su.de = Porcentaje suelo desnudo, Al = Altitud, De.so = Densidad de sotobosque, Po.do = Porcentaje del dosel, Pr.ac = Precipitación acumulada, Po.re.pa = Porcentaje residuos de palma, Di.cu.ag = Distancia a cuerpos de agua.

climática (Tabla 1). Durante las primeras lluvias, la primera coordenada del análisis de componentes principales recogió el 41.4% de la variación en el gradiente ambiental (evidenciándose una separación entre el entre Bs-t, CPA y P), mientras que la segunda recogió el 27% en donde el transecto con distancia 235-295 se diferenció del resto (se evidenció una separación entre el borde de CPA y Bs-t).

El 41.4% de la variación estuvo principalmente relacionada con cambios en la temperatura, distancia a cuerpos de agua, porcentaje de hojarasca, densidad de sotobosque, porcentaje de cobertura del dosel, precipitación durante el día del muestreo y la humedad relativa (Fig. 2). Por el contrario, el 27% de la variación estuvo principalmente relacionado a cambios en la pendiente topográfica, porcentaje de roca, porcentaje de cobertura herbácea y presencia de cuerpo de agua léntico temporal.

Durante la época de sequía para la primera coordenada se registró una separación entre P y los usos de CPA y Bs-t, la cual recoge el 29.6% de la variación en el gradiente ambiental y para la

segunda recoge un 20.4% de la variación. El 29.6% de la variación se presentó debido a cambios en la precipitación acumulada, la altitud (m), porcentaje de cobertura del dosel, porcentaje de cobertura herbácea, porcentaje de suelo desnudo, densidad de sotobosque y altura sobre el suelo (m). Mientras que el 20.4% de la variación estuvo asociado a cambios en la distancia a cuerpos de agua, porcentaje de hojarasca y presencia de cuerpos de agua lóxicos (Fig. 3).

Diversidad de anuros

Se registraron un total de 15 especies en 234 individuos, agrupadas en 9 géneros y 5 familias del orden Anura, siendo las familias Hylidae y Leptodactylidae las más representativas (Tabla 2). Para el área de estudio, la representatividad en la riqueza de especies fluctuó entre y dentro de los usos del suelo (Tabla 3). La estructura del ensamblaje de anuros presentó diferencias significativas entre los usos del suelo (Bs-t, CPA y P), las distancias al borde anidadas en cada uso del suelo, y las distancias al borde anidadas en usos del suelo y en interacción



Table 2. Abundance of anuran species recorded in different land uses in the municipality of Dibulla (La Guajira - Colombia).

Tabla 2. Abundancia de especies de anuros registradas en diferentes usos el suelo en el municipio de Dibulla (Departamento de La Guajira, Colombia).

Familias	Especies	Usos del suelo																		Abun. total:				
		Bs-t (rango de distancia al borde)						CPA (rango de distancia al borde)						P (rango de distancia al borde)										
		0	50-100	115-173	235-295	0	50-100	115-173	235-295	0	50-100	115-173	235-295	0	50-100	115-173	235-295							
		Primeras llluvias			Sequía			Primeras llluvias			Sequía			Primeras llluvias			Sequía							
Bufonidae	<i>Rhinella humboldti</i>	1			2	1			4	2	1			1	4	1		1		3	21			
	<i>Rhinella marina</i>							1													1			
Hylidae	<i>Boana pugnax</i>	1		1					2				1	3	3	1		1		1	7	28		
	<i>Boana xerophilla</i>							1	1													2		
	<i>Dendropsophus microcephalus</i>												1									1		
	<i>Scarthyia vigilans</i>												3									3		
	<i>Scinax cf. ruber</i>									1								1				2		
Ceratophryidae	<i>Ceratophrys calcarata</i>								1	1												2		
Leiuperidae	<i>Engystomops pustulosus</i>	2		2				2	5	4	1	4	1	4	7	1						33		
	<i>Pleurodema brachyops</i>			6	2			1	4								1					14		
	<i>Pseudopaludicola pusilla</i>								7		3	1	5	6	7							29		
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus fragilis</i>				2						2			7	1		3		1			16		
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	3		2	1		1	1	1	3	5			3	14	7	8	6	4		3	67		
	<i>Leptodactylus insularum</i>								1				3	2								6		
	<i>Leptodactylus poecilochilus</i>			3								3	2	1								9		
Abundancia total:		7	0	11	6	4	2	1	6	29	12	17	12	18	37	29	11	0	12	5	2	10	3	234



Table 3. Species representativeness is reported as a percentage of estimated species with respect to species richness observed in the field (Sobs).

Tabla 3. Representatividad de especies, reportado como porcentaje de las especies estimadas respecto a la riqueza observada en campo (Sobs).

Usos del suelo/ Estimadores no paramétricos	Sobs	Chao1	Jackknife1	Jacknife2	Bootstrap	Representatividad (min-max)
Área de estudio	15	95.74	83.47	83.33	90.85	83.33 - 95.74%
CPA	14	75.68	74.17	61.68	87.69	74.17 - 87.69%
P	6	100	75.68	67.48	86.90	75.88 - 100%
Bs-t	9	90	75.59	69.74	86.76	69.74 - 90%

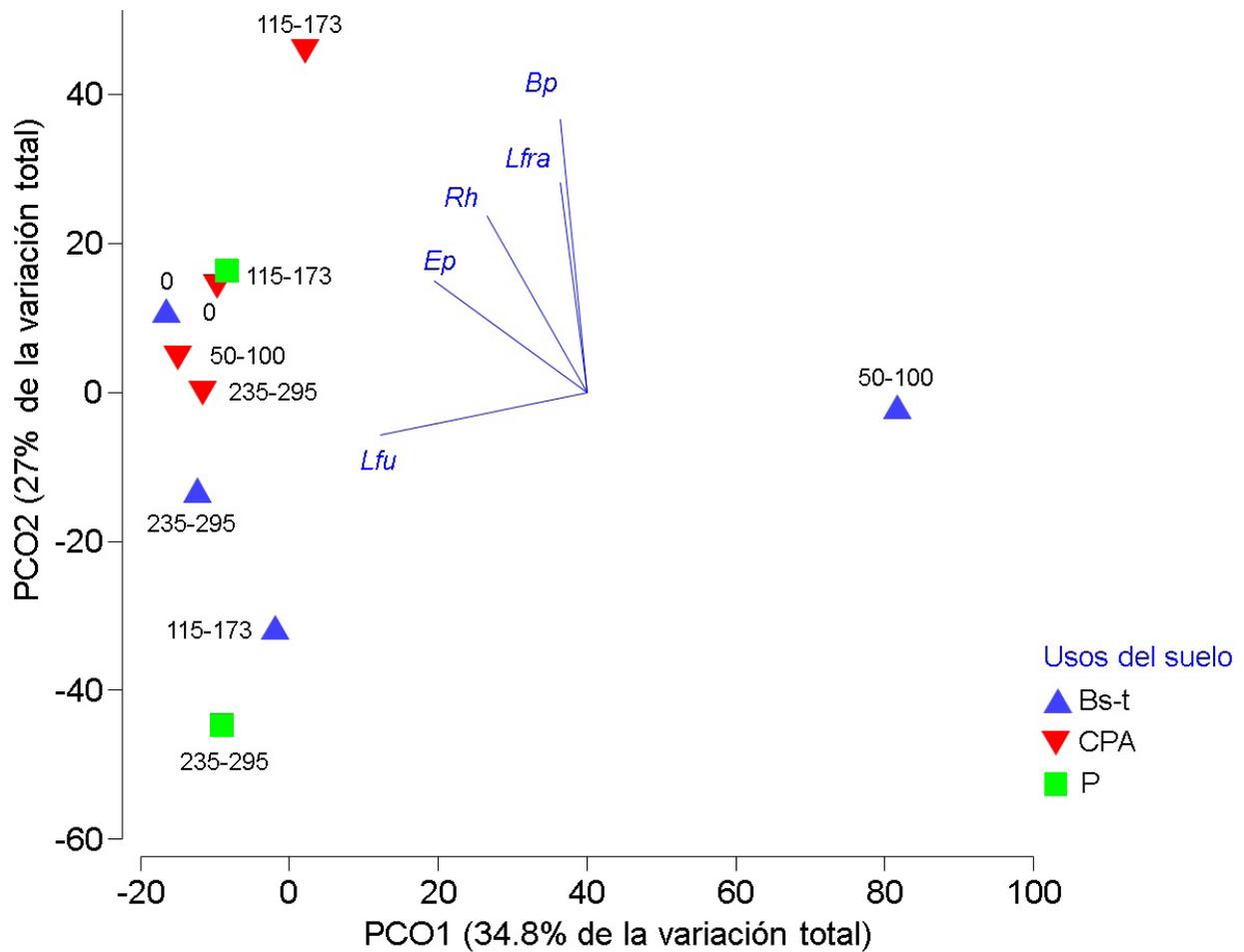


Figure 4. Principal Coordinates Analysis of the anuran assemblage structure during the early rains within a range of distances to the edge across three land-use types. Blue triangle = Bs-t, red inverted triangle = CPA, green square = P. Species: Bp = *Boana pugnax*, Lfra = *Leptodactylus fragilis*, Lfu = *Leptodactylus fuscus*, Rh = *Rhinella humboldti*, Ep = *Engystomops pustulosus*.

Figura 4. Análisis de coordenadas principales de la estructura del ensamblaje de anuros durante las primeras lluvias en un rango de distancias al borde en tres tipos de uso del suelo. Triángulo azul = Bs-t, triángulo invertido rojo = CPA, cuadrado verde = P. Especies: Bp = *Boana pugnax*, Lfra = *Leptodactylus fragilis*, Lfu = *Leptodactylus fuscus*, Rh = *Rhinella humboldti*, Ep = *Engystomops pustulosus*.



con la temporada climática. Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas en la temporada climática, ni en su interacción con Bs-t, CPA y P (Tabla 1).

La estructura del ensamblaje durante las primeras lluvias se asoció a una variación entre el 34.8% y 27% en la primera y segunda coordenada principal, respectivamente. La primera coordenada se asoció a un cambio en las abundancias de *Leptodactylus fuscus* (distancias 50 m, 100 m del Bs-t), mientras que la segunda coordenada se asoció a un incremento en las abundancias de *Boana pugnax* y *Leptodactylus fragilis* (distancias entre 115 m, 173 m del borde de P) (Fig. 4).

Durante la temporada de sequía la estructura del ensamblaje de anuros se asoció a una variación entre 42.9% y 25.6% en la

primera y segunda coordenada principal respectivamente. La primera coordenada se asoció a un incremento en las abundancias de *B. pugnax* y *Rhinella humboldti* (distancias entre 235 m y 295 m del borde , presentan menor abundancia en ambas especies) en Bs-t, CPA y P. En la primera coordenada se evidenció una separación del ensamblaje entre CPA y el interior del Bs-t (distancias entre 235 m y 295 m del borde). En la segunda coordenada, el CPA presentó las mayores abundancias de *Dendropsophus microcephalus*, *Engystomops pustulosus*, *L. fuscus*, *L. insularum*, *L. poecilochilus*, *Pseudopaludicola pusilla* y *Scarthyia vigilans* (Fig. 5).

Los números Hill de orden α evidenciaron diferencias significativas entre usos del suelo, temporadas climáticas, distancias al borde anidadas en usos del suelo y distancias

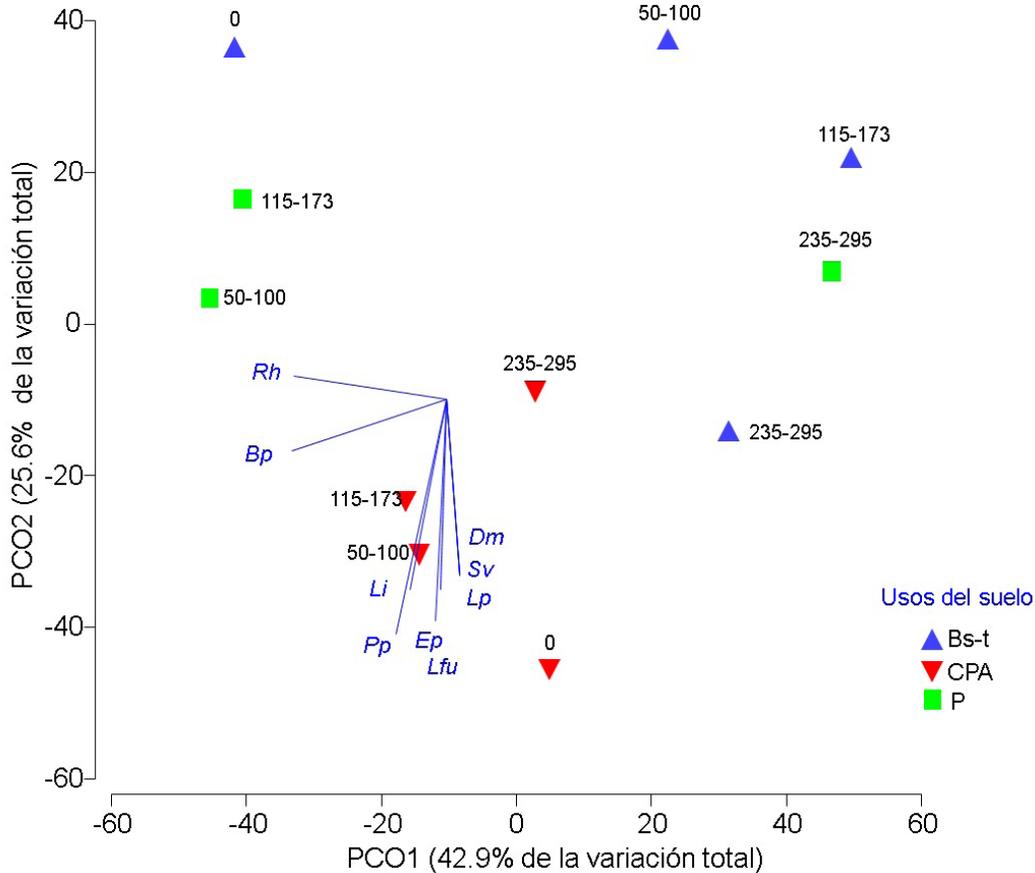


Figure 5. Principal Coordinates Analysis of the anuran assemblage structure during the dry season within a range of distances to the edge across three land-use types. Blue triangle = Bs-t, red inverted triangle = CPA, oil palm plantation, green square = P. Species: Rh = *Rhinella humboldti*, Bp = *Boana pugnax*, Li = *Leptodactylus insularum*, Pp = *Pseudopaludicola pusilla*, Ep = *Engystomops pustulosus*, Lfu = *Leptodactylus fuscus*, Lp = *Leptodactylus poecilochilus*, Sv = *Scarthyia vigilans*, Dm = *Dendropsophus microcephalus*.

Figura 5. Análisis de coordenadas principales de la estructura del ensamblaje de anuros durante la temporada de sequía en un rango de distancias al borde en tres tipos de uso del suelo. Triángulo azul = Bs-t, triángulo invertido rojo = CPA, plantación de palma de aceite, cuadrado verde = P. Especies: Rh = *Rhinella humboldti*, Bp = *Boana pugnax*, Li = *Leptodactylus insularum*, Pp = *Pseudopaludicola pusilla*, Ep = *Engystomops pustulosus*, Lfu = *Leptodactylus fuscus*, Lp = *Leptodactylus poecilochilus*, Sv = *Scarthyia vigilans*, Dm = *Dendropsophus microcephalus*.



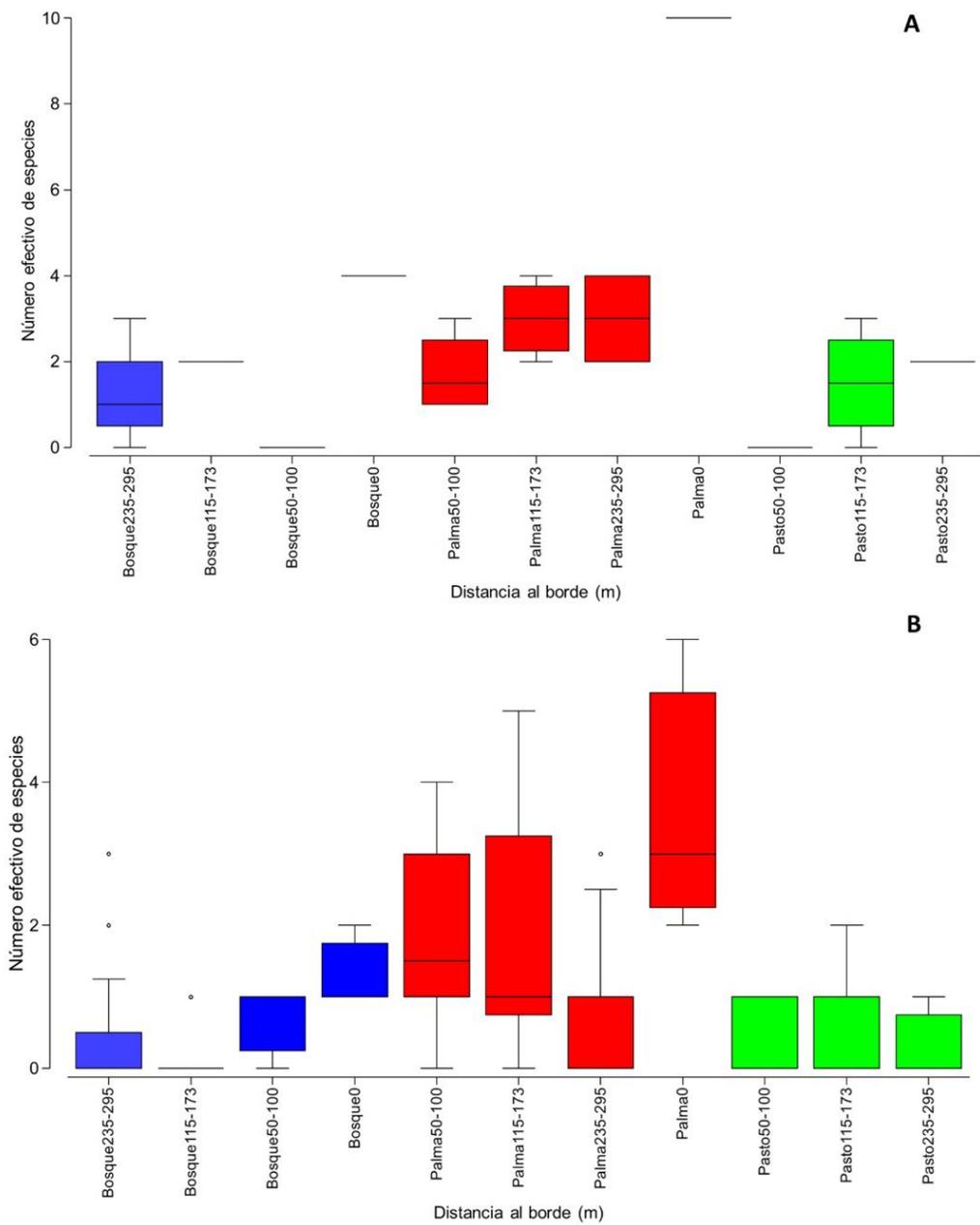


Figure 6. Boxplot of Hill numbers of order $OD\alpha$ for (a) the first rains and (b) the dry season.

Figura 6. Boxplot de los números Hill de orden $OD\alpha$ para (a) las primeras lluvias y (b) y época de sequía.

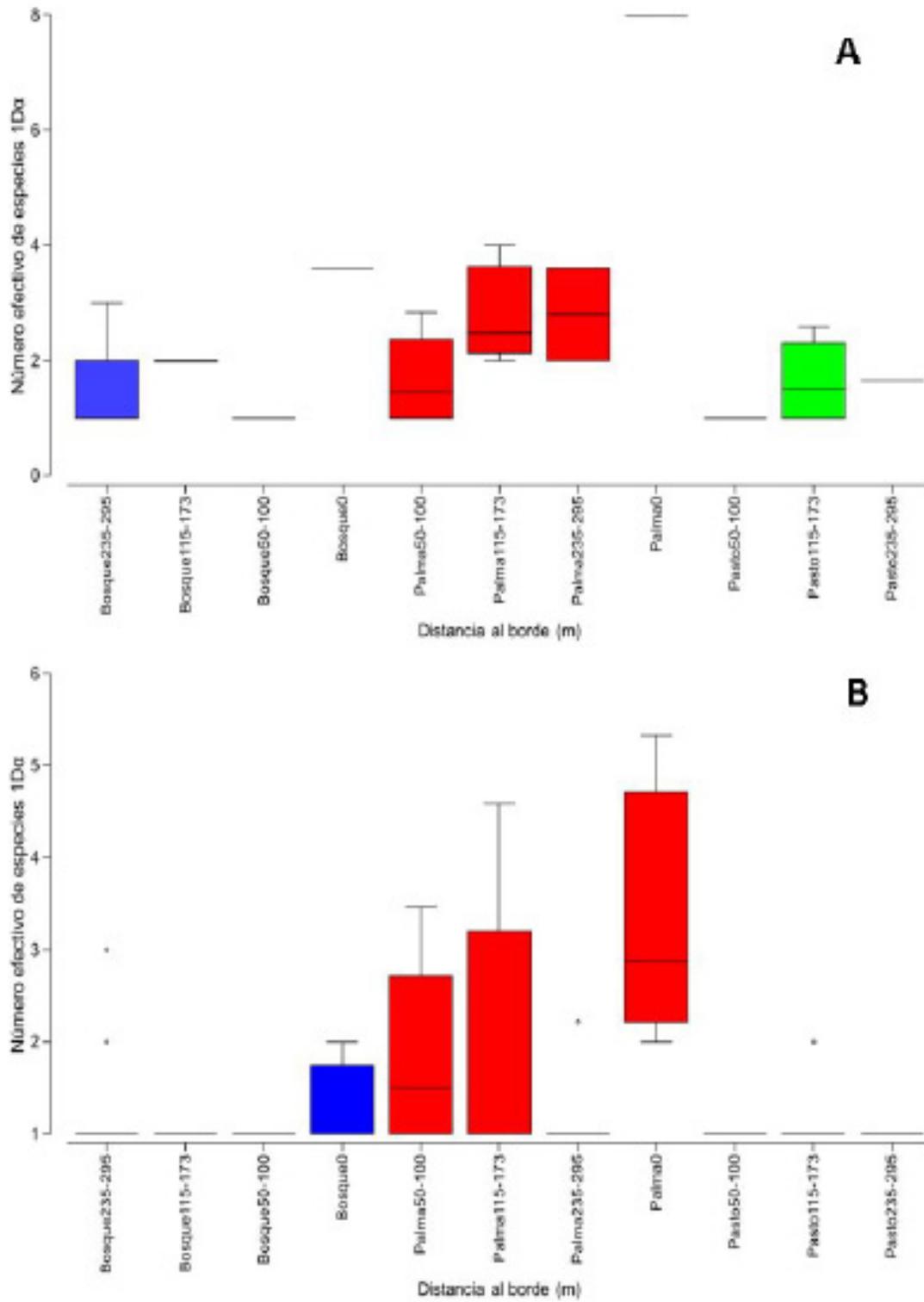


Figure 7. Boxplot of Hill numbers of order 1D α for (a) the first rains and (b) the dry season. / Figura 7. Boxplot de Hill de orden 1D α para (a) las primeras lluvias y (b) época de sequía.

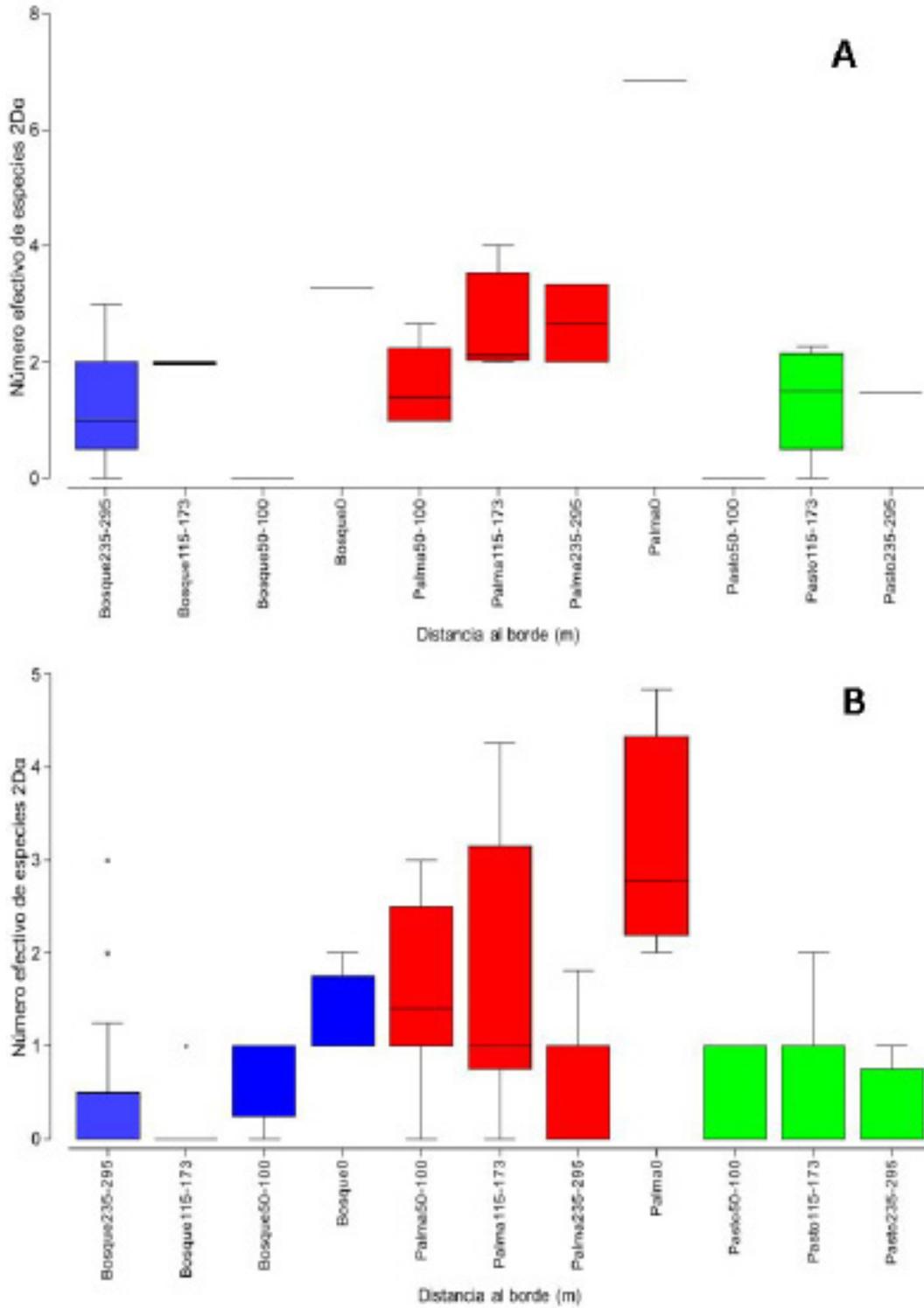


Figure 8. Boxplot of Hill numbers of order $2D\alpha$ for (a) the first rains and (b) the dry season. / **Figura 8.** Boxplot de números de Hill de orden $2D\alpha$ para (a) las primeras lluvias y (b) época de sequía.

Table 4. Best-fitted models, ranked based on the Akaike's Information Criterion for small samples (AICc) for each of the response variables describing the diversity of anuran assemblages.

Tabla 4. Mejores modelos ajustados, clasificados a partir del criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc) para cada una de las variables de respuesta que describen la diversidad de los ensamblajes de anuros.

	AICc	R ²	Residuales de suma de cuadrados	VARIABLES SELECCIONADAS *
Estructura ensamblaje	489.92	0.274	1.50E+05	2,4,10,13,17
0D α	9.343	0.630	54.592	1,3,11,14,18
1D α	-4.249	0.576	43.687	1,3,5,11,14,18
2D α	-13.306	0.535	37.66	1,2,14,16,18

*. 1 = Precipitation during sampling, 2 = Cumulative precipitation, 3 = Distance to water bodies, 4 = Altitude, 5 = Slope, 6 = Canopy cover percentage, 7 = Understory density, 8 = Temperature, 9 = Relative humidity, 10 = Height above ground, 11 = Percentage of bare soil, 12 = Percentage of palm residues, 13 = Presence of temporary lentic water bodies, 14 = Presence of temporary lotic water bodies, 15 = Leaf litter percentage, 16 = Herbaceous cover percentage, 17 = Fallen trunk percentage, and 18 = Rock percentage.

*. 1 = Precipitación durante el muestreo, 2 = Precipitación acumulada, 3 = Distancia a cuerpos de agua, 4 = Altitud, 5 = Pendiente, 6 = Porcentaje del dosel, 7 = Densidad de sotobosque, 8 = Temperatura, 9 = Humedad relativa, 10 = Altura sobre el suelo, 11 = Porcentaje de suelo desnudo, 12 = Porcentaje de residuos de palma, 13 = Presencia de cuerpo de agua lentic temporal, 14 = Presencia de cuerpo de agua lótico temporal, 15 = Porcentaje de hojarasca, 16 = Porcentaje de cobertura herbácea, 17 = Porcentaje de tronco caído y 18 = Porcentaje de roca.

al borde anidadas en usos del suelo en interacción con las temporadas climáticas. Los usos del suelo de P, CPA y Bs-t tendieron a ser similares en sus riquezas durante las primeras lluvias en las distancias (Bs-t: 235-295 m; CPA: 115-173 m y P: 50-100 m). Para temporada de sequía, el CPA (todos los rangos de distancias al borde) se diferenció del resto de usos del suelo al presentar el valor más alto en cuanto a riqueza de especies (Figs. 6a y 6b). Solamente se presentaron diferencias significativas entre la época de sequía y las primeras lluvias (distancias de 115 m, 173 m del borde para el Bs-t).

De igual manera se encontraron diferencias significativas en los números de Hill de orden 1D α entre usos del suelo, temporadas climáticas, distancias al borde anidadas en usos del suelo y distancias al borde anidadas en usos del suelo, en interacción con las temporadas climáticas. En los números de Hill de orden 1D α se evidenció una uniformidad en las abundancias durante las primeras lluvias entre los rangos de distancia en cada uso del suelo, excepto por el alto valor presentado en el borde de CPA. Sin embargo, para la época de sequía se observó un incremento en los valores en CPA (Figs. 7a y 7b). Se presentaron diferencias significativas entre la época de sequía y las primeras lluvias en las distancias de 115 m y 173 m del borde para el Bs-t, las distancias de 235 m y 295 m del borde para el CPA, y en las distancias de 115 m y 173 m del borde para el P.

En los números de Hill de orden 2D α se encontraron diferencias entre distancias al borde anidadas en usos del suelo y las distancias al borde anidadas en usos del suelo en interacción con las temporadas climáticas; patrón que fue similar para la riqueza de especies. Sin embargo, se presentaron diferencias significativas entre la época de sequía y las primeras lluvias en las distancias de 115 m y 173 m del borde para el Bs-t (Figs. 8a y 8b).

Relación entre la diversidad de anuros y variables ambientales

El mejor modelo ajustado que explicó los cambios en los números de Hill de orden 0D α estuvo compuesto por las siguientes variables ambientales: precipitación durante el muestreo, precipitación acumulada de quince días antes del muestreo, distancia a cuerpos de agua, porcentaje de suelo desnudo, presencia de cuerpos de agua lótico temporal y porcentaje de roca. Para los números de Hill de orden 1D α el mejor modelo estuvo compuesto por la precipitación durante el muestreo, distancia a cuerpos de agua, pendiente topográfica, porcentaje de suelo desnudo, presencia de cuerpos de agua lótico temporal y porcentaje de roca. Los números de Hill de orden 2D α fueron explicados por la precipitación durante el muestreo, precipitación acumulada de quince días antes del muestreo, presencia de cuerpo de agua lótico temporal, porcentaje de cobertura herbácea, de hojarasca y de roca (Tabla 4).



El mejor modelo ajustado que explicó cambios en la estructura del ensamblaje estuvo compuesto por las siguientes variables ambientales: precipitación acumulada quince días antes del muestreo, altitud, altura sobre el suelo, presencia de cuerpo de agua lentic temporal y porcentaje de troncos caídos (Tabla 4). Los primeros dos ejes dbRDA explicaron el 23.2% de la variación total en la estructura del ensamblaje de anuros. Se observó que la estructura del ensamblaje principalmente en el interior de los P se vio explicado por cambios en el porcentaje de troncos caídos y altura sobre el suelo (dbRDA, Fig. 9).

Finalmente, el árbol de regresión y clasificación (LINKTREE) permitió separar algunos de los ensamblajes de anuros que habitaron el Bs-t a partir de la distancia a cuerpos de agua (más de 542 m) y otros a partir de cambios muy sutiles en la temperatura y porcentaje de cobertura herbácea. Mientras que el porcentaje de hojarasca, altura sobre el suelo (m) y porcentaje de troncos caídos, permitió diferenciar algunos de los ensamblajes de anuros en P (Fig. 10).

DISCUSIÓN

Diversidad de anuros en la región de estudio

Para el área de estudio se encontraron un total de 15 especies de anuros, las cuales corresponden al 14% de las especies reportadas para la región Caribe colombiana (Vargas-Salinas et al., 2019) y entre 71% y 83% de las especies registradas para el departamento de La Guajira (Blanco-Torres et al., 2013; Acuña-Vargas, 2016). Los estimadores de riqueza del presente estudio predijeron entre dos y doce especies adicionales esperadas en el inventario si se incrementa el esfuerzo de muestreo en campo (usando la misma técnica). Lo anterior puede ser debido a que algunas especies son crípticas con su entorno lo cual dificulta su detectabilidad durante el muestreo visual a lo largo de transectos y por la estacionalidad en la reproducción de algunas especies.

El ensamblaje de anuros presentó una mayor proporción de especies en las familias Hylidae (*Boana pugnax*, *B. xerophilla*, *D.*

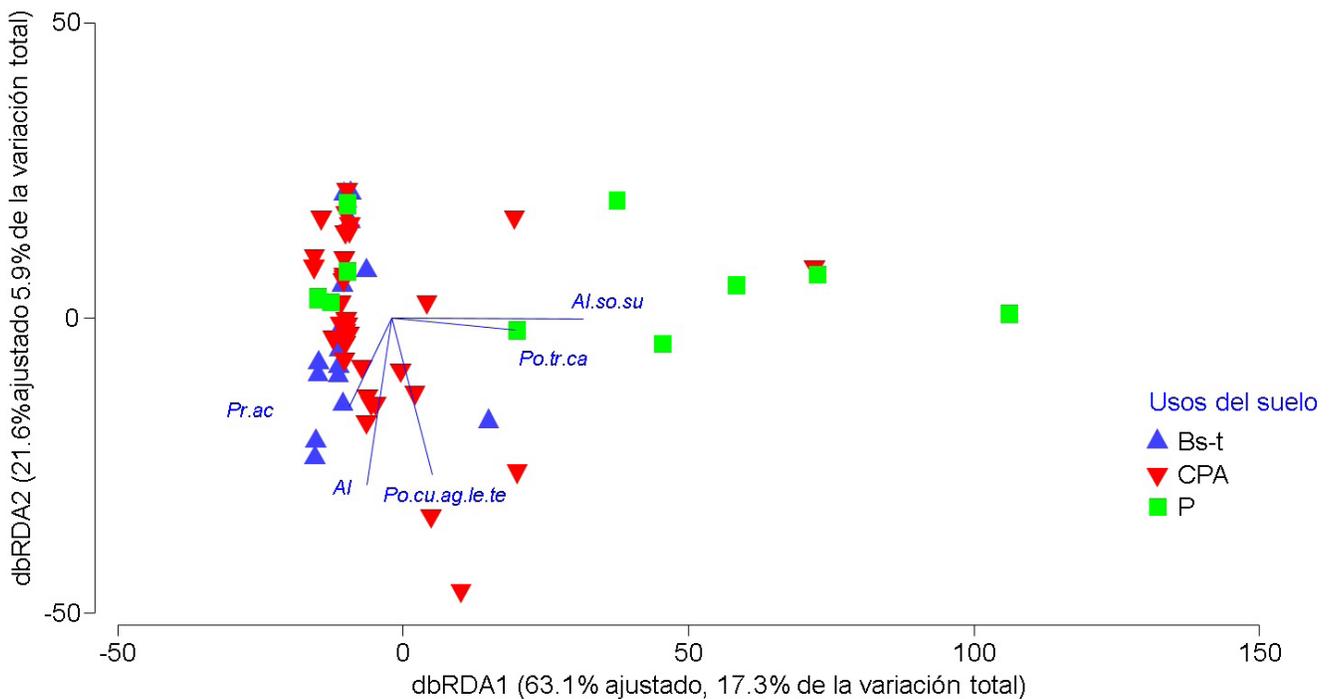


Figure 9. Distance-based redundancy analysis (dbRDA; McArdle & Anderson, 2001). Blue triangle = Bs-t, Red inverted triangle = CPA, Green square= P. Variables: Al.So.Su = Height above ground, Po.tr.ca = Percentage of fallen trunk, Pr.Cu.Ag.Le.Te = Presence of temporary lentic water body, Pr. Ac = Accumulated precipitation, Al = Altitude.

Figura 9. Análisis de redundancias basado en distancias (subrutina dbRDA McArdle & Anderson, 2001). Triángulo azul = Bs-t, triángulo invertido rojo = CPA, cuadrado verde = P. Variables: Al.so.su = Altura sobre el suelo, Po.tr.ca= Porcentaje de tronco caído, Pr.cu.ag.le.te = porcentaje de cuerpo de agua lentic temporal, Pr.ac = Precipitación acumulada, Al= Altitud.

microcephalus, *Scarthyla vigilans* y *Scinax cf. ruber*) y Leptodactylidae (*Leptodactylus fragilis*, *L. fuscus*, *L. insularum*, *L. poecilochilus*), de las cuales *L. fuscus* y *Engystomops pustulosus* presentaron las mayores abundancias. Nuestros resultados coinciden con diferentes estudios donde las especies que presentan mayores abundancias son generalistas de hábitat (Blanco-Torres et al., 2013; Paternina-H et al., 2013; Bernal-González et al., 2014; Acuña-Vargas et al., 2016).

Cambios de uso del suelo y ensamblajes de anuros

A partir de los primeros pulsos de deforestación, las coberturas boscosas remanentes experimentan efectos de borde abruptos, los cuales se ven reflejados inicialmente en cambios abióticos

(Murcia 1995), los cuales dependen del tipo de uso del suelo antropogénico adyacente (Ries et al., 2004). Una de las hipótesis del presente trabajo era que se esperaba un cambio gradual en las variables ambientales (topográficas, climáticas y de estructura vegetal) desde el interior del Bs-t hacia el interior del CPA y P. Los resultados no soportan la hipótesis y sugieren una alta dinámica espacio-temporal en los efectos de borde abióticos donde los gradientes ambientales en Bs-t se diferencian del P y CPA durante las primeras lluvias del año (Tabla 1; Fig. 2), pero durante la sequía el CPA incrementa su similitud en el valor de las variables ambientales con el Bs-t (Fig. 3). En este sentido, la transición entre la época de sequía y las primeras lluvias en el área de estudio puede estar determinando filtros ambientales que se ven reflejados en la dinámica espacio-temporal en la estructura

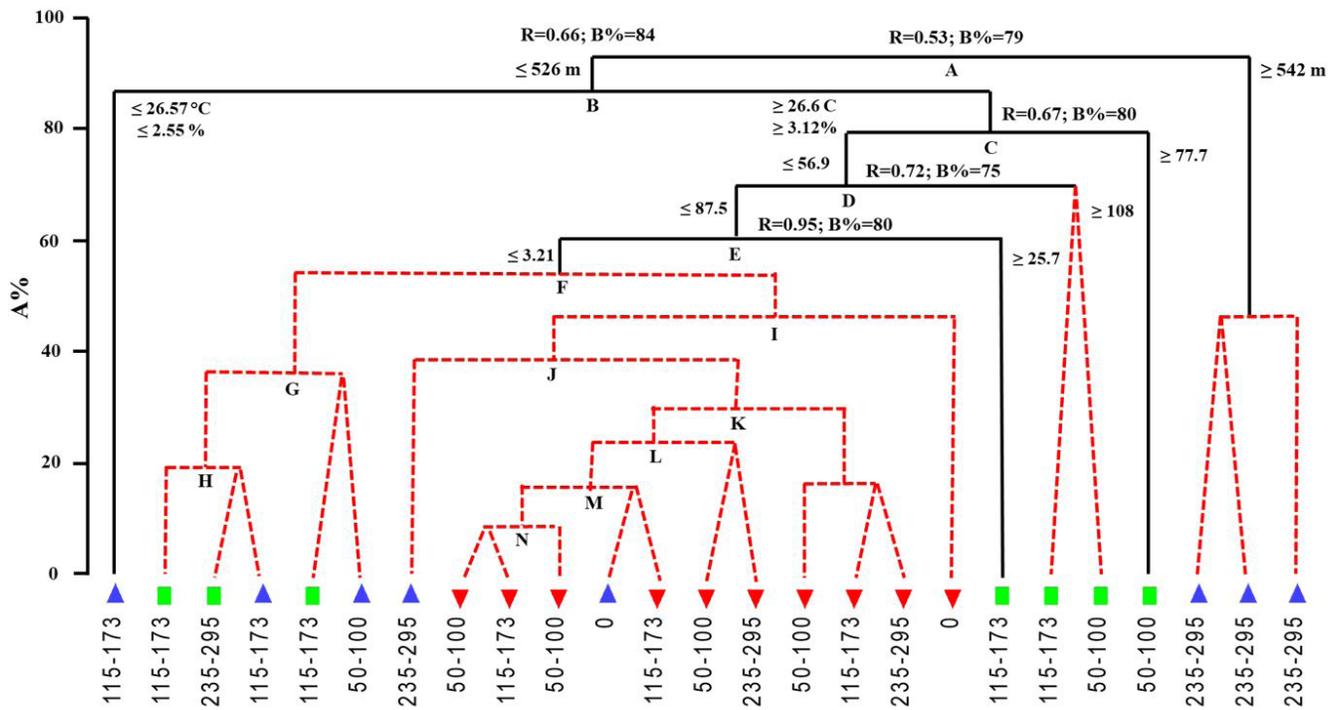


Figure 10. S Regression and classification tree revealing changes in the structure of the anuran assemblage (Bray-Curtis similarity) among 25 transects along the distance gradient between Bs-t, CPA, and P in the municipality of Dibulla (Department of La Guajira, Colombia). Node A division occurs due to changes in distance to water bodies. Division in B arises from changes in temperature and percentage of herbaceous cover. In C, division occurs due to changes in the percentage of litter. Division in D is due to changes in height above ground. Finally, division in E results from the percentage of fallen trunks on the ground. R = non-parametric measure of multivariate difference (or degree of separation) between transects; B% = absolute measure of the difference in binary division between groups. Blue triangle = Bs-t, red inverted triangle = CPA, oil palm plantation, green square = P.

Figura 10. Árbol de regresión y clasificación que evidencia cambios en la estructura del ensamblaje de anuros (similitud de Bray-Curtis) entre 25 transectos ubicados a lo largo del gradiente de distancia entre Bs-t, CPA y P en el municipio de Dibulla (Departamento de La Guajira, Colombia). La división en el nodo A se da por cambios en distancia a cuerpos de agua. La división en B se da por cambios en temperatura; porcentaje de cobertura herbácea. En C la división se da por cambios en el porcentaje de hojarasca. La división en D se da por cambios en altura sobre el suelo. Finalmente, la división en E se da por el porcentaje de troncos en el suelo. R = medida no paramétrica de diferencia multivariante (o grado de separación) entre transectos; B% = medida absoluta de la diferencia en la división binaria entre grupos. Triángulo azul = Bs-t, triángulo invertido rojo = CPA, plantación de palma de aceite, cuadrado verde = P.



y diversidad de los ensamblajes de anuros (Alvarez-Grzybowska et al., 2020), a pesar de que las especies que se distribuyen en el ecosistema de Bs-t presentan estrategias para reducir la pérdida de agua en ambientes deshidratantes (Urbina-Cardona et al., 2014).

Es importante resaltar la importancia que tienen los bosques nativos para amortiguar los extremos de temperatura en usos del suelo antropogénicos (del Pliego et al., 2016), reduciendo la exposición de los anfibios a condiciones estresantes de altas temperaturas y baja humedad (Scheffers et al., 2014; Watling & Braga, 2015). Cabe resaltar el papel que juega el CPA como refugio temporal para las especies durante la época de sequía, al presentar un gradiente ambiental similar al del Bs-t (Figs 2 y 3). Si bien las plantaciones forestales en monocultivo de especies exóticas tienen efectos negativos para los anfibios tropicales (López-Bedoya et al., 2022), en el presente estudio encontramos que el CPA puede ser refugio para muchas especies en la medida que se mantengan cuerpos de agua y se acumulen montículos de las ramas secas de las palmas cortadas.

La diferenciación en la estructuración del ensamblaje en épocas de sequía puede explicarse por la escasez de cuerpos de agua en P y Bs-t, los cuales se encuentran restringidos al manejo hídrico de las plantaciones (CPA). Es clave entonces mantener cuerpos de agua en los paisajes transformados de Bs-t, dada la alta dependencia de los anuros a niveles óptimos de humedad para garantizar su supervivencia y reproducción (Urbina-Cardona et al., 2014). Lo anterior coincide con los estudios realizados por Blanco-Torres & Bonilla-Gómez (2010), quienes al analizar la partición del recurso de microhábitats entre ensamblajes de Bufonidae y Leiuperidae encontraron que microhábitats permanentes y húmedos albergaron la mayor cantidad de especies e individuos en época seca, haciendo énfasis en que estos microhábitats pueden utilizarse como refugio ante condiciones de escasas hídrica.

Otro aspecto importante en esta estructuración del ensamblaje es la pérdida de heterogeneidad vegetal, como se ha reportado en el departamento del Cesar donde se registró una baja riqueza de anfibios en áreas con un alto grado de intervención antropogénica (Paternina-H et al., 2013). Asimismo, coincide con los estudios realizados por Bernal-González (2014) quien evidenció una respuesta diferencial de los ensamblajes de anfibios y reptiles a los cambios en los usos del suelo en el departamento del Cesar.

Los cambios en las variables ambientales no sólo se deben a la dinámica en la precipitación, también son el resultado de

la implementación de técnicas de remoción total o parcial de la cobertura vegetal original, a causa del incremento de las actividades agrícolas y pecuarias intensificadas en los trópicos en especial en el Bs-t, dada la fertilidad de los suelos (Murphy & Lugo, 1986; Etter et al., 2006, 2008). El remplazo de bosques nativos por potreros da como resultado una menor complejidad estructural de la vegetación, restringiendo la disponibilidad de microhábitat para la reproducción, búsqueda de alimento, refugio y ovoposición de los anfibios (Tocher et al., 2001; Urbina-Cardona & Londoño, 2003; Urbina-Cardona et al., 2006). Lo anterior se ve reflejado en la baja riqueza y abundancia de anuros registrados en P, debido a una homogenización vegetal del uso del suelo. Es por ello, por lo que los potreros afectan negativamente la abundancia y riqueza de anfibios en regiones templadas y tropicales por lo que se consideran hábitats de baja calidad a nivel global (López-Bedoya et al., 2022). Lo anterior concuerda con lo reportado por Burdano Yandi et al. (2016) en el Valle del Magdalena (Colombia), quienes registraron una baja riqueza de anfibios en zonas con intervención minera en comparación con áreas boscosas y sistema silvopastoril, recalando la importancia de la heterogeneidad vegetal como un factor importante que favorece la disponibilidad de microhábitats para las especies de anfibios.

En contraste, Román-Palacios et al., (2016) encontraron que la zona lacustre y de cantera presentaron una mayor diversidad de anuros en comparación con un área de bosque seco en el corregimiento de Guarinocito, en el departamento de Caldas, Colombia. Es importante resaltar que, aunque los bosques secos presenten una mayor complejidad estructural pueden presentar poca disponibilidad de microhábitat para los anuros en comparación con áreas intervenidas (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez, 2010), lo que a su vez puede estar influyendo en la estructuración del ensamblaje. Por otra parte, estudios recientes han demostrado que en los Andes, los potreros no son habitados por la mayoría de las especies de anfibios constituyéndose en barreras para su dispersión (Zabala-Forero & Urbina-Cardona, 2021; Galindo-Urbe et al., 2022).

Nuestros resultados reflejan un efecto de borde sobre los gradientes ambientales que depende del uso del suelo y la temporada climática (Tabla 1). En este sentido, el estudio de los efectos de borde es un componente fundamental para comprender cómo la estructura del paisaje influye en la calidad del hábitat para las especies (Ries et al., 2004). Diferentes estudios describen los impactos de los cambios en los usos del suelo y la creación de bordes en la estructuración del ensamblaje de la herpetofauna, haciendo hincapié en la respuesta diferencial de las especies ante los gradientes ambientales entre las

matrices antropogénicas, el borde e interior de bosques nativos remanentes (Urbina-Cardona et al., 2006; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Schneider-Maunoury et al., 2016; Pfeifer et al., 2017).

El presente estudio, refleja diferencias en la estructura de la anurofauna entre usos del suelo que son dinámicas en espacio (el rango de distancias al borde) y tiempo (época de sequía vs primeras lluvias del año) (Tabla 1). Sin embargo, se observaron especies comunes entre usos del suelo naturales y antropogénicos como es el caso de *B. pugnax*, *P. brachyops* y *R. humboldti* lo que refleja una amplia plasticidad y tolerancia de estas especies a ambientes altamente perturbados; mientras que *L. fragilis*, *L. insularum*, y *P. pusilla* fueron exclusivas de CPA. Cabe resaltar que no se encontró ninguna especie exclusiva de Bs-t debido posiblemente a la migración de individuos entre este uso del suelo y el CPA adyacente, la cual provee disponibilidad de cuerpos de agua manejados por el ser humano durante todo el año.

Los cambios en la abundancia de *B. pugnax* se pueden relacionar con la altura sobre el suelo donde se registraron los individuos, coincidiendo con los reportes de Medina-Rangel et al. (2011) sobre el microhábitat de esta especie, la cual se encontró asociada a ramas de árboles, arbustos y troncos caídos entre los 0.36-250 m. Para *R. humboldti* estos cambios responden al porcentaje de cobertura herbácea presente en CPA, la cual se caracterizó por presentar los valores más altos, sumado a la presencia de cuerpos de agua y vegetación arbórea, hábitats característicos de la especie. Las variaciones en las abundancias de *D. microcephalus*, *E. pustulosus*, *L. fuscus*, *L. insularum*, *L. poecilochilus*, *P. pusilla* y *S. vigilans*, responden a sus preferencias de hábitats que varían desde suelos desnudos, charcas temporales, vegetación arbórea, bordes de pantanos y áreas con presencia de roca (Medina Rangel et al., 2011).

Otro aspecto importante es el modo reproductivo presentado por las especies pertenecientes a la familia Leptodactylidae, las cuales están asociados a cuerpos de agua expuestos, con nidos de espuma para la protección de las larvas contra la desecación y la depredación (Crump, 2015). En este sentido, la conversión de los bosques a cultivos o potreros puede ser el principal responsable del reemplazo de especies de anuros de bosque por aquellas que están bien adaptadas a hábitats perturbados (da Cunha Bitar et al., 2015), como se evidencia en nuestros resultados. Este proceso es un claro ejemplo de los efectos de propagación de especies causados por los efectos de borde y matriz (spillover effect; Ries et al., 2004) y de la complementación/suplementación de hábitat que algunas especies nativas logran hacer en paisajes

transformados (Tschardt et al., 2012). Haciendo hincapié en que la respuesta de la herpetofauna a cambios en los gradientes ambientales y estructurales, no necesariamente es reflejada en la riqueza y abundancias de las especies, si no en la estructura y composición de los ensamblajes (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008), dejando en evidencia una amplia gama de tolerancias eco-fisiológicas dentro del conjunto de especies (Urbina-Cardona et al., 2014).

Efecto de borde sobre los ensamblajes de anfibios en diferentes usos del suelo

El CPA presentó en el borde con el Bs-t el 87% de las especies de anuros del estudio con un 20% de la abundancia total, mientras que en su interior presentó el 46% de las especies y el 29% los individuos registrados. Esto resalta la importancia que tienen los ecotonos entre la vegetación antropogénica y nativa para la conservación de los anfibios a nivel del paisaje (Roach et al., 2020). Hansen et al. (2019) encontraron una mayor abundancia de ranas en plantaciones lineales en comparación con los remanentes de bosque.

Es importante tener en cuenta que las especies de anuros en el Bs-t están expuestas a altas variaciones climáticas que pueden condicionar la coexistencia de estas especies principalmente en época seca (como se observa en CPA en sequía), caracterizada por una disminución en la disponibilidad de microhábitats óptimos y cuerpos de agua para la supervivencia (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez, 2010; Simon et al., 2015). En la medida en que el CPA presente una complejidad estructural similar a la de un bosque nativo, y tenga un uso más amigable con la biodiversidad (e.g., bajo uso de agroquímicos, acumulación de montículos de hojas de palma y disponibilidad de agua durante todo el año), podría albergar una alta riqueza y abundancia de especies de anfibios. Lo anterior teniendo en cuenta que la presencia de cuerpos de agua permanentes y temporales es de gran importancia para la reproducción y ciclos de vida de los anfibios (Semlitsch, 2002; Becker et al., 2010; Camacho-Rozo & Urbina-Cardona, 2021), lo que puede complementar la presencia de microhábitat, alimento y sitios de refugio durante las temporadas de sequía (Hecnar & MCluskey, 1996; Hazell et al., 2001). Cabe resaltar que al igual que en otros estudios el CPA estuvo dominado por especies consideradas generalistas de hábitat y tolerantes a las perturbaciones antropogénicas (Sheridan, 2009).

Por el contrario, los usos del suelo de Bs-t y P se caracterizaron por presentar una menor riqueza y abundancia de especies, variando la estructura del ensamblaje entre temporadas (sequía vs primeras lluvias) (Tabla 1). La baja riqueza registrada en Bs-t

discrepa de diferentes investigaciones que registraron una mayor riqueza de anuros en bosques nativos en comparación con sistemas productivos y zonas mineras (Blanco-Torres et al., 2013; Burbano et al., 2016). Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009) describieron una alta riqueza de anuros asociados a bosques nativos de tierras bajas y cultivos, con diferencias en la estructura a nivel del ensamblaje.

Nuestros resultados evidencian diferencias significativas en la riqueza y diversidad de la anurofauna entre usos del suelo nativos y antropogénicos, coincidiendo con Ferrante et al. (2017) quienes encontraron variación en los anuros a través de las distancias al borde y entre los tipos de matriz circundante. Asimismo, coinciden con el argumento de que los efectos de borde afectan la diversidad de anuros dado por cambios en variables ambientales (Urbina-Cardona et al., 2006; Schneider-Maunoury et al., 2016; Pfeifer et al., 2017). Nuestros hallazgos al igual que otras investigaciones revelaron el impacto del efecto de borde y su diferenciación entre temporadas climáticas (Schlaepfer & Gavin, 2001; Lehtinen et al., 2003; Urbina-Cardona et al., 2006). Por lo cual sugerimos que a la hora de analizar el efecto de borde se tenga en cuenta la temporada climática, para una mejor comprensión de como ésta influye en la estructuración del ensamblaje a partir de cambios en las variables ambientales, teniendo en cuenta la alta sensibilidad de estos organismos a cambios de temperatura y humedad, como su dependencia a cuerpos de agua dado por sus ciclos de vida y actividades reproductivas (Semlitsch, 2002; Becker et al., 2010; Pulsford et al., 2017). También es importante resaltar que no se muestreó en su totalidad la temporada de lluvias, lo anterior puede aumentar aún más la variación entre temporadas climáticas y disminuirla espacialmente entre los usos de suelo.

Es necesario hacer hincapié en que el Bs-t se caracterizó por presentar las mayores distancias a cuerpos de agua (525 m). En este sentido, nuestros resultados reafirman los hallazgos de Almeida-Gomes & Rocha (2015) y Becker et al. (2010) quienes encontraron que los fragmentos de bosques con mayores distancias a los cuerpos de agua, presentaban menor abundancia de especies de anuros con modos reproductivos asociados a cuerpos de agua en comparación con bosques conectados con estos hábitats claves para la reproducción.

La presente investigación plantea que al existir conectividad entre el Bs-t y el CPA algunas especies de anfibios tienden a dispersarse en época de sequía hacia los cuerpos de agua permanentes en el CPA. En ese sentido, un elemento del paisaje crucial para la conservación de los anfibios de Bs-t son los cuerpos de agua permanente, por el requerimiento que tienen

las especies de microhábitat húmedos dadas sus características eco-fisiológicas como la permeabilidad de su piel y su alta sensibilidad a la temperatura y la humedad ambiental (Urbina-Cardona et al., 2014) y sus ciclos de vida complejos (Semlitsch, 2002; Becker et al., 2010; Pulsford et al., 2017).

Implicaciones para la conservación de los anfibios desde los potreros y la plantación de palma de aceite

El presente estudio evidencia que ligeros cambios en la temperatura del 0.03 °C (entre ≤ 26.57 y $\geq 26.6^\circ\text{C}$) y en el porcentaje de cobertura herbácea del 0.57% (entre ≤ 2.55 y $\geq 3.12\%$) pueden provocar cambios abruptos en la estructuración del ensamblaje de anuros, y a su vez se reafirma la importancia de la distancia a cuerpos de agua y el porcentaje de hojarasca como variables predictoras de la estructura en los ensamblajes de anuros. Cortés-Gómez et al. (2013) describieron que cambios del 2% en la cobertura del dosel de los árboles en una selva húmeda del Pacífico colombiano genera nuevas condiciones ambientales que a su vez influyen en la estructura del ensamblaje de anuros entre bosques secundarios y bosques maduros. Asimismo, Bernal-González (2014) describieron la distancia a los cuerpos de agua, la humedad relativa y la cobertura de arbórea como las variables que mejor explicaron los cambios en el ensamblaje de anuros. Para algunas selvas neotropicales se han resaltado a la cobertura de dosel, profundidad de hojarasca, temperatura y humedad relativa como variables importantes que influyen en la diversidad y estructura de ensamblajes de anfibios y reptiles (Urbina-Cardona et al., 2006, Cortés-Gómez et al., 2013). En este sentido, es necesario el incremento de la cobertura de hojarasca y los troncos caídos en el suelo que se complemente con la cobertura herbácea en los potreros para incrementar la heterogeneidad vegetal y aumente la disponibilidad de microhábitats para los anuros.

Sin embargo, es necesario resaltar la importancia del CPA el cual cuenta con elementos del área de estudio como la presencia permanente de cuerpos de agua y montículos de hojarasca que pueden proporcionar hábitats de reproducción y refugio para las especies de anuros, en especial durante la época de sequía. Estos elementos en el paisaje pueden contribuir al mantenimiento de la biodiversidad de anuros en el área de estudio (Edirisinghe & Bambaradeniya, 2006; Maltchik et al., 2011). Estudios como el de Scriven et al. (2018) adjudican la expansión de las plantaciones de palma de aceite, como una de las principales causantes de la disminución de biodiversidad en zonas tropicales, como resultado de la pérdida y fragmentación de hábitat (Fitzherbert, et al., 2008; Gallmetzer & Schulze, 2015; López-Bedoya et al., 2022).

A pesar de registrar en nuestra área de estudio una mayor riqueza y abundancia de especies de anuros en CPA, al igual que lo reportado por Gilroy et al. (2014), nuestros hallazgos concuerdan con la idea de que estas especies en su mayoría son generalistas de hábitat tolerantes a las perturbaciones y de poca preocupación por la conservación (Gillespie et al., 2012; Faruk et al., 2013; Gilroy et al., 2014; Scriven et al., 2018). De igual manera Danielsen et al. (2009) describen los efectos del establecimiento de plantaciones de palma de aceite, reflejados en una disminución de las especies forestales (especialistas de hábitat) y el establecimiento de especies no forestales (generalistas de hábitat) con amplios rangos de distribución, que pueden habitar en zonas con diferentes grados de perturbación antrópica. Estos impactos en la riqueza y abundancia de especies se han registrado previamente para grupos biológicos como escarabajos (López-Bedoya et al., 2021) y herpetofauna (López-Bedoya et al., 2022), en los cuales se ha observado una disminución de las especies de importancia para la conservación (exclusivas del interior de bosques nativos) y un aumento de especies generalistas de hábitat, las cuales presentan una alta dominancia en las plantaciones forestales compuestas por monocultivos de especies exóticas.

Las plantaciones de palma de aceite están dominadas por especies generalistas de hábitat, lo que evidencia que las transiciones hacia sistemas agrícolas de gran escala, genera una homogenización en el uso del suelo con cambios en variables ambientales y estructurales de la vegetación y reducen la disponibilidad de microhábitat óptimos para especies forestales, con requerimientos de hábitats restringidos (Fitzherbert et al., 2008; Gillespie et al., 2012; Faruk et al., 2013). Gallmetzer & Schulze (2005) al evaluar el impacto de la alteración forestal en los ensamblajes de herpetofauna, encontraron una menor riqueza de especies en plantaciones aceiteras en comparación con áreas de bosque nativo (ecotono borde-interior), sumado a diferencias significativas en la estructura de ensamblajes de especies, relacionados principalmente con cambios en la cobertura del dosel, densidad de sotobosque, así como en el porcentaje de hojarasca y madera muerta. Para finalizar, estudios como el de Gillespie et al. (2012) y Faruk et al. (2013) describen una abundancia de especies similar entre plantaciones forestales y áreas de bosque nativos, pero con cambios en la estructura y composición de anuros.

Nuestro estudio proporciona evidencia de los efectos de la transformación de boques nativos hacia usos en plantaciones de palma de aceite y potreros para ganadería y la influencia de los efectos de borde en la estructuración de los ensamblajes de anuros. Estos cambios están dados por variables como distancias

a cuerpos de agua, temperatura, y porcentaje de cobertura herbácea, coincidiendo con lo reportado por Bernal-González et al. (2014) quienes describieron la humedad relativa, cobertura de dosel y distancias a cuerpos de agua como las variables que mejor explicaron los cambios en el ensamblaje de anuros a través de los elementos del paisaje. Es necesario analizar la influencia de los cambios espaciales y temporales en la estructuración de ensamblajes de anuros, teniendo en cuenta el rango de distancia al borde para evidenciar el efecto de los gradientes ambientales, mediados por los efectos de borde, sobre los anfibios. Por ello es crucial medir diferentes variables como la cobertura del dosel al ser determinante en la estructura de ensamblajes de anuros en la región de estudio dada la protección que genera ante factores deshidratantes como el viento y la alta radiación solar.

Las plantaciones forestales pueden ser una oportunidad para complementar la conservación de los anfibios pero sólo si se implementan, en extensiones pequeñas (menores a 85 ha), sobre potreros en desuso, manteniendo a largo plazo (por más de 26 años) gran variedad de especies forestales (plantaciones mixtas que incluyan especies nativas), y permitiendo el crecimiento de especies en el estrato arbustivo; este manejo incrementa la complejidad en la estructura del sotobosque y la capa de hojarasca en el suelo, lo que aumenta la diversidad de artrópodos presa y los sitios para oviposición (López-Bedoya et al., 2022). En ese sentido, si las plantaciones forestales se implementan, bajo las buenas prácticas descritas anteriormente, y adyacentes a los bosques nativos remanentes pueden ser una herramienta para incrementar la conectividad de las poblaciones de algunas especies de anfibios en paisajes fragmentados y reducir la degradación en sus hábitats ocasionada por los efectos de borde.

CONCLUSIONES

Las acciones de manejo de hábitat para la conservación de la anurofauna en el municipio de Dibulla (Departamento de La Guajira, Colombia), deben de ir enfocadas al incremento de la cobertura de hojarasca y de troncos caídos en el suelo de los potreros que permitan el incremento de la heterogeneidad en los gradientes ambientales, aumentando así la disponibilidad de microhábitats adecuados para la dispersión de los anuros en paisajes transformados. Es necesario garantizar la presencia de cuerpos de agua, como se evidencia en la plantación de palma africana, los cuales son de gran importancia para los anuros dado por sus requerimientos ecofisiológicos y modos reproductivos. Se requiere un control de las actividades agrícolas y ganaderas, con el fin de minimizar los impactos negativos en el ecosistema de bosque seco tropical, teniendo en cuenta que pequeños cambios en la temperatura, cobertura herbácea y de hojarasca

pueden generar cambios considerables en la estructuración de los ensamblajes de anuros.

Agradecimientos.- La presente investigación fue parte de la tesis de Estefanía Del Carmen Silvera Chimá en el programa de Maestría en Conservación y Uso de Biodiversidad de la Pontificia Universidad Javeriana. El proyecto contó con el “Permiso marco de recolección de especímenes de especies silvestres de la diversidad biológica para investigación con fines no comercial”, según la Resolución 0546 del 29 de mayo de 2014 otorgado por Ministerio del Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible; ANLA a la Pontificia Universidad Javeriana.

LITERATURA CITADA

- Acuña-Vargas, J.C. 2016. Anfibios y Reptiles asociados a cinco coberturas de la tierra, municipio de Dibulla, La Guajira, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 32:133-146.
- Almeida-Gomes, M. & C.F. Rocha. 2015. Habitat loss reduces the diversity of frog reproductive modes in an Atlantic forest fragmented landscape. *Biotropica* 47:113-118.
- Alvarez-Grzybowska, E., N. Urbina-Cardona, F. Córdova-Tapia & A. García. 2020. Amphibian communities in two contrasting ecosystems: functional diversity and environmental filters. *Biodiversity and Conservation* 29:2457-2485.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Anderson, M. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Primer-E Limited.
- Becker, C.G., C.R. Fonseca, C.F. Haddad, & P.I. Prado. 2010. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology* 24:287-294.
- Bernal-González, V.A. 2014. Respuesta de los ensambles de anfibios y reptiles a los cambios en la cobertura del suelo, en localidades del departamento del Cesar-Colombia. Tesis de maestría UNAL <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/>.
- Bianchi, S., C. Cahalan, S. Hale & J.M. Gibbons. 2017. Rapid assessment of forest canopy and light regime using smartphone hemispherical photography. *Ecology and Evolution* 7:10556-10566.
- Blanco-Torres, A. & M.A. Bonilla Gómez. 2010. Partición de microhábitats entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con bosque seco tropical de la región Caribe-Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15:47-60.
- Blanco-Torres, A., L. Báez, E. Patiño-Flores & J.M. Renjifo. 2013. Herpetofauna del valle medio del río Ranchería, La Guajira, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical* 3:113-122.
- Burbano Yandi, C.E., M.A. Gómez Díaz, A. Gómez Figueroa, D.A. Velásquez Trujillo & W. Bolívar García. 2016. Ensamblaje de anfibios presentes en un bosque seco y en sistemas productivos, Valle Medio del Magdalena, Victoria y La Dorada, Caldas, Colombia. *Revista de Ciencias* 20:81-93.
- Cáceres-Andrade, S.P. & J.N. Urbina-Cardona. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31:175-194.
- Camacho-Rozo, C.P. & N. Urbina-Cardona. 2021. Tadpoles inhabiting natural and anthropogenic temporary water bodies: which are the environmental factors that affect the diversity of the assemblages? *Frontiers in Environmental Science* 9:667448.
- 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.
- Chao, A., C.H. Chiu & L. Jost. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45:297-324.
- Clarke, K.R., P.J. Somerfield & R.N. Gorley. 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366:56-69.
- Clarke, K. & R. Gorley. 2015. Getting started with PRIMER v7. PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory.
- Cortés-Gómez, A.M., F. Castro-Herrera & J.N. Urbina-Cardona. 2013. Small changes in vegetation structure create great changes in amphibian ensembles in the Colombian Pacific rainforest. *Tropical Conservation Science* 6:749-769.
- Crump M.L. & N.Y. Scott. 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92. En Heyer, R., M.A. Donnelly, M. Foster & R. Mcdiarmid (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution, USA.



- Crump, M.L. 2015. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology* 49:1-16.
- da Cunha Bitar, Y.O., L. Juen, L.C. Pinheiro & M.C.D. Santos-Costa. 2015. Anuran beta diversity in a mosaic anthropogenic landscape in transitional Amazon. *Journal of Herpetology* 49:75-82.
- Danielsen, F., H. Beukema, N.D. Burgess, F. Parish, C.A. Brühl, P.F. Donald & E.B. Fitzherbert. 2009. Biofuel plantations on forested lands: double jeopardy for biodiversity and climate. *Conservation Biology* 23:348-358.
- del Pliego, P.G., B.R. Scheffers, E.W. Basham, P. Woodcock, C. Wheeler, J.J. Gilroy & D.P. Edwards. 2016. Thermally buffered microhabitats recovery in tropical secondary forests following land abandonment. *Biological Conservation* 201:385-395.
- Dodd, C.K. (Ed.). 2010. *Amphibian Ecology and Conservation: a Handbook of Techniques*. Oxford University Press.
- Driscoll, D.A., S.C. Banks, P.S. Barton, D.B. Lindenmayer & A.L. Smith. 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 28:605-613.
- Edirisinghe, J.P. & C.N. Bambaradeniya. 2006. Rice fields: an ecosystem rich in biodiversity. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* 34:57-59.
- Etter, A., C. McAlpine, S. Phinn, D. Pullar & H. Possingham. 2006. Characterizing a tropical deforestation wave: a dynamic spatial analysis of a deforestation hotspot in the Colombian Amazon. *Global Change Biology* 12:1409-1420.
- 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.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Faruk, A., D. Belabut, N. Ahmad, R.J. Knell. & T.W. Garner. 2013. Effects of oil-palm plantations on diversity of tropical anurans. *Conservation Biology* 27:615-624.
- Ferrante, L., F.B. Baccaro, E.B. Ferreira, M.F.D.O. Sampaio, T. Santos, R.C. Justino & A. Angulo. 2017. The matrix effect: how agricultural matrices shape forest fragment structure and amphibian composition. *Journal of Biogeography* 44:1911-1922.
- Fitzherbert, E.B., M.J. Struebig, A. Morel, F. Danielsen, C.A. Brühl, P.F. Donald & B. Phalan. 2008. How will oil palm expansion affect biodiversity?. *Trends in Ecology & Evolution* 23:538-545.
- Galindo-Urbe, D.M., J.M. Hoyos-Hoyos, P. Isaacs-Cubides, N. Corral-Gómez. & N. Urbina-Cardona. 2022. Classification and sensitivity of taxonomic and functional diversity indices of anurans in the Andean coffee cultural landscape. *Ecological Indicators* 136:108650.
- Gallmetzer, N & C.H. Schulze. 2015. Impact of oil palm agriculture on understory amphibians and reptiles: a Mesoamerican perspective. *Global Ecology and Conservation* 4:95-109.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, Jr.RO. Bierregaard., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H.L. Vasconcelos & S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Gillespie, G.R., E. Ahmad, B. Elahan, A. Evans, M. Ancrenaz, B. Goossens & M.P. Scroggie. 2012. Conservation of amphibians in Borneo: relative value of secondary tropical forest and non-forest habitats. *Biological Conservation* 152:136-144.
- Gilroy, J.J., P. Woodcock, F.A. Edwards, C. Wheeler, C.A. Medina Uribe, T. Haugaasen & D.P. Edwards. 2014. Optimizing carbon storage and biodiversity protection in tropical agricultural landscapes. *Global Change Biology* 20:2162-2172.
- Hansen, N.A., B.C. Scheele, D.A. Driscoll & D.B. Lindenmayer. 2019. Amphibians in agricultural landscapes: the habitat value of crop areas, linear plantings and remnant woodland patches. *Animal Conservation* 22:72-82.
- Hazell, D., R. Cunningham, D. Lindenmayer, B. Mackey & W. Osborne. 2001. Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution. *Biological Conservation* 102:155-169.
- Hecnar, S.J. & R.T. McCloskey. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77:2091-2097.
- Laurance, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer & E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Legendre, P. & M.J. Anderson. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69:1-24.

- Lehtinen, R.M., J.B. Ramanamanjato & J.G. Raveloarison. 2003. Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity & Conservation* 12:1357-1370.
- López-Bedoya, P.A., T. Magura, F.A. Edwards, D.P. Edwards, J.M. Rey-Benayas, G.L. Lövei & J.A. Noriega. 2021. What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis. *Insect Conservation and Diversity* 14:736-747.
- López-Bedoya, P.A., Cardona-Galvis, J.N. Urbina-Cardona, F.A. Edwards & D.P. Edwards. 2022. Impacts of pastures and forestry plantations on herpetofauna: a global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 59:3038-3048.
- Magurran, A.E. & B.J. McGill. 2010. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.
- Maltchik, L., A.S. Rolon, C. Stenert, I.F. Machado & O. Rocha. 2011. Can rice field channels contribute to biodiversity conservation in Southern Brazilian wetlands? *Revista de Biología Tropical* 59:1895-1914.
- Medina-Rangel, G.F., G. Cárdenas-Arévalo & O.V. Castaño-Mora. 2011. *Anfibios y Reptiles de los Alrededores del Complejo Cenagoso de Zapatosa, Departamento del Cesar, Colombia*. Colombia Diversidad Biótica. Publicación Especial, 1. Grupo de Biodiversidad y Conservación, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-CORPOCESAR, Bogotá. D.C., Colombia.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & 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..
- Nori, J., P. Lemes, N. Urbina-Cardona, D. Baldo, J. Lescano & R. Loyola. 2015. Amphibian conservation, land-use changes and protected areas: a global overview. *Biological Conservation* 191:367-374.
- Paternina-H, A., J.E. Carvajal-Cogollo, G. Medina-Rangel & J.O. Rangel-Ch. 2013. *Anfibios de las Ciénagas del Departamento del Cesar*. Colombia: Diversidad Biótica XIII. Complejo cenagoso de Zapatosa y ciénagas del sur del Cesar. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, 499-509.
- Pfeifer, M., V. Lefebvre, C.A. Peres, C. Banks-Leite, O.R. Wearn, C.J. Marsh & R.M. Ewers. 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187-191.
- Pulsford, S.A., D.B. Lindenmayer & D.A. Driscoll. 2017. Reptiles and frogs conform to multiple conceptual landscape models in an agricultural landscape. *Diversity and Distributions* 23:1408-1422.
- Ries, L., Jr. 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.
- Roach, N.S., N. Urbina-Cardona & T.E. Lacher Jr. 2020. Land cover drives amphibian diversity across steep elevational gradients in an isolated neotropical mountain range: implications for community conservation. *Global Ecology and Conservation* 22:e00968.
- Román-Palacios, C., S. Fernández-Garzón, M. Hernández, J. Ishida-Castañeda, J.J. Gallo-Franco, W. Bolívar-García & A. Giraldo. 2016. Uso de microhábitat por anuros en un fragmento de bosque seco intervenido del Magdalena Medio, Guarinocito, Caldas. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 20:181-196.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Kalacska, M. Quesada, J.C. Calvo-Alvarado, J.M. Nassar & J.P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- Santos-Barrera, G. & J.N. Urbina-Cardona. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:679-687.
- Scheffers, B.R., D.P. Edwards, A. Diesmos, S.E. Williams & T.A. Evans. 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology* 20:495-503.
- Schlaepfer, M.A. & T.A. Gavin. 2001. Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 15:1079-1090.
- Schneider-Maunoury, L., V. Lefebvre, R.M. Ewers, G.F. Medina-Rangel, C.A. Peres, E. Somarriba & M. Pfeifer 2016. Abundance signals of amphibians and reptiles indicate strong edge effects in Neotropical fragmented forest landscapes. *Biological Conservation* 200:207-215.
- Scriven, S.A., G.R. Gillespie, S. Laimun, & B. Goossens. 2018. Edge effects of oil palm plantations on tropical anuran communities in Borneo. *Biological Conservation* 220:37-49.



- Semlitsch, R.D. 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conservation Biology* 16:619-629.
- Sheridan, J.A. 2009. Reproductive variation corresponding to breeding season length in three tropical frog species. *Journal of Tropical Ecology* 25:583-592.
- Simon, M.N., P.L. Ribeiro & C.A. Navas 2015. Upper thermal tolerance plasticity in tropical amphibian species from contrasting habitats: implications for warming impact prediction. *Journal of Thermal Biology* 48:36-44.
- Stroud, J.T., M.R. Bush, M.C. Ladd, R.J. Nowicki, A.A. Shantz & J. Sweatman. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution* 5:4757-4765.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz & M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.
- Tocher, M.D., Gascon, Claude & J. Meyer. 2001. Community composition and breeding success of Amazonian frogs in continuous forest and matrix habitat aquatic sites. Pp. 235-247. En Bierregaard, R.O., C. Gascon, T.E. Lovejoy & Mesquita, R. (Eds.), *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest*. Yale University Press.
- Tscharntke, T., J.M. Tylianakis, T.A. Rand, R.K. Didham, L. Fahrig, P. Batáry & C. Westphal. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews* 87:661-685.
- 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 Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27:105-114.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture edge interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.
- Urbina-Cardona, J.N., C.A. Navas, I. González, M.J. Gómez-Martínez, J. Llano-Mejía, G.F. Medina-Rangel & A. Blanco. 2014. Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Pp. 163-189. En Pizano, C. & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia: Biodiversidad Asociada al Bosque Seco*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia.
- Urbina-Cardona, J.N., E.A. Bernal, N. Giraldo-Echeverry & A. Echeverry-Alcendra. 2015. El monitoreo de herpetofauna en los procesos de restauración ecológica: indicadores y métodos. Pp. 134-147. En Aguilar-Garavito M. & W. Ramírez (Eds.), *Monitoreo a Procesos de Restauración Ecológica, Aplicado a Ecosistemas Terrestres*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia..
- Vargas-Salinas, F., J.A. Muñoz-Avila & M.E. Morales-Puentes (Eds.). 2019. *Biología de los Anfibios y Reptiles en el Bosque Seco Tropical del Norte de Colombia*. Tunja: Editorial UPTC.
- Watling, J.I. & L. Braga. 2015. Desiccation resistance explains amphibian distributions in a fragmented tropical forest landscape. *Landscape Ecology* 30:1449-1459.
- Zabala-Forero, F. & N. Urbina-Cardona. 2021. Respuestas de la diversidad taxonómica y funcional a la transformación del paisaje: relación de los ensamblajes de anfibios con cambios en el uso y cobertura del suelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92:e923443.

