Dendrobates truncatus

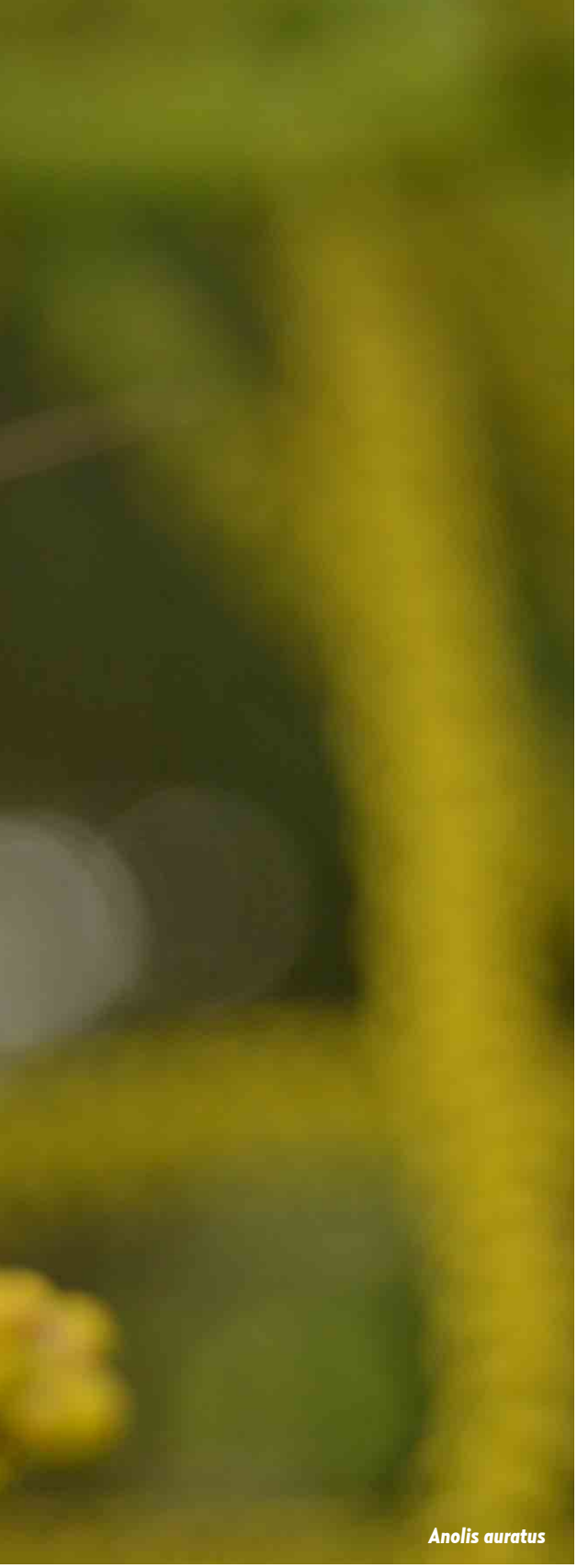
CAPÍTULO VIII
BIOGEOGRAFÍA Y FILOGEOGRAFÍA:
DOS HERRAMIENTAS PARA ENTENDER EL ORIGEN DE LA DIVERSIDAD DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

Pseudoboa neuwiedii

CARLOS. E. GUARNIZO
Departamento de Ciencias Biológicas,
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
Email: cguarnizo@uniandes.edu.co

JUAN M. DAZA
Grupo Herpetológico de Antioquia,
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia.
Email: juanm.daza@udea.edu.co

NELSY R. PINTO-SÁNCHEZ
Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas,
Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá, Colombia.
Email: nelsy.pinto@unimilitar.edu.co



Anolis auratus

RESUMEN

El bosque seco tropical (bs-T) en Colombia es un ecosistema relativamente reciente y está asociado a eventos geológicos relacionados al levantamiento de los Andes. Las características áridas del bosque seco lo hacen muy interesante en términos del origen y diversificación de su biota, particularmente en el caso de los anfibios y reptiles. Estos vertebrados, al ser ectotermos, presentan grandes retos en términos de su sobrevivencia y reproducción en ambientes xéricos. En este capítulo proponemos la biogeografía y la filogeografía como herramientas muy útiles para contestar preguntas relacionadas con los procesos de origen y diversificación de la herpetofauna que hoy en día habita el bs-T en Colombia. Proponemos casos de especial interés para estudios futuros, y a la vez, hacemos recomendaciones a estudiantes y profesionales que quieran utilizar herramientas biogeográficas y/o filogeográficas para estudiar este ecosistema. La biogeografía, y en especial la filogeografía son líneas de investigación que han venido siendo utilizadas cada vez más en Colombia; sin embargo, aún no son utilizadas lo suficiente con relación a la megadiversidad que existe en el país. El bs-T es el ecosistema más amenazado en el país y necesita ser conocido desde diferentes perspectivas, aspecto primordial si el objetivo a largo plazo es conservarlo.

Palabras clave: Anfibios, Biogeografía, Bosque seco, Colombia, Cordillera de los Andes, Dispersión, Diversificación, Filogeografía, Herpetofauna, Reptiles, Sombra de Lluvia.

INTRODUCCIÓN

Colombia y sus 114 millones de hectáreas poseen una diversidad en herpetofauna por unidad de área mucho mayor que la encontrada en otros países neotropicales (Acosta-Galvis 2000, Amphibia Web 2018). A pesar de que múltiples estudios han propuesto hipótesis que tratan de explicar las causas de esta megadiversidad (Lynch et al. 1997; Lynch 1999; Willmott et al. 2001; Doan 2003; Kattan et al. 2004; Guarnizo et al. 2009; Smith et al. 2014; Prieto-Torres et al. 2018) en realidad se tiene muy poca información, no solamente de los mecanismos que la promueven, sino también de cuanta diversidad en realidad existe en el país. Una estrategia para comprender la compleja diversidad herpetológica del territorio colombiano es estudiar por separado grandes regiones con características ambientales similares (biomas), de tal manera que se facilite su entendimiento. Este capítulo compila la poca información existente sobre cómo procesos biogeográficos y filogeográficos explican la diversidad de anfibios y reptiles en uno de los biomas en Colombia menos conocidos y a la vez más amenazados, el bosque seco tropical (bs-T). Además, se contrasta el bs-T con biomas adyacentes, y se proveen ideas de estudios en biogeografía y filogeografía que puedan resolver interrogantes acerca de qué especies se encuentran en el bs-T en Colombia y cómo llegaron allí. Las características áridas de este tipo de bioma contrastan con la mayoría de ecosistemas del país, convirtiéndose en un laboratorio único para el estudio de procesos ecológicos, fisiológicos, y evolutivos.

Thecadactylus rapicauda

TOPOGRAFÍA, CLIMA Y BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

Tal vez uno de los eventos históricos más importantes que moldeó la topografía, el clima actual de Colombia, y a la vez facilitó la diversificación de anfibios y reptiles, fue la formación de las tres cordilleras de los Andes que atraviesan el país de sur a norte. Los Andes en Colombia se formaron como consecuencia del hundimiento (o subducción) de la placa de Nazca bajo la placa Sudamericana, lo que a largo plazo permitió que el territorio donde hoy se encuentra Colombia pasara de ser una gran planicie a una región con una topografía muy heterogénea. Todavía no es claro cuándo se empezaron a formar los Andes en Colombia. Datos geológicos sugieren que las Cordilleras Occidental y Central se empezaron a formar primero, al parecer durante el Cretácico tardío-Paleoceno (hace 100-60 millones de años), mientras que la Cordillera Oriental se empezó a formar más recientemente, hace 5 millones de años, durante el Plioceno-Holoceno (Gregory-Wodzicki 2000). Algunos estudios basados en paleobotánica (mediante el estudio de fósiles de polen) sugieren que la Cordillera Oriental de Colombia no había alcanzado todavía el 40% de su altura actual durante el Mioceno medio-Plioceno temprano (15-5 millones de años), y que la tasa de elevación aumentó rápidamente hasta alcanzar su elevación actual hace aproximadamente 2 millones de años (Van Der Hammen et al. 1973).

El levantamiento de los Andes en Colombia cambió drásticamente la estructura del territorio colombiano, promoviendo la formación de nuevos ríos, nuevos pisos térmicos, gradientes en temperatura, precipitación, humedad y presión parcial de oxígeno. A la vez, estos factores abióticos promovieron cambios en los factores bióticos, como la cobertura vegetal, la composición de comunidades bióticas, e interacciones entre especies como competencia y los mecanismos de selección (Hoorn 1993; Antonelli et al. 2009; Hoorn et al. 2010; Hooghiemstra et al. 2016). Es decir, la elevación de esta larga cadena montañosa (los Andes) tuvo como consecuencia la formación de una gran diversidad de ambientes en tierras altas, y a la vez aisló otra gran cantidad de

Oxyrhopus petolarius

ambientes de tierras bajas. Por consiguiente, para entender la diversidad herpetológica en el territorio colombiano es necesario entender la historia topográfica y climática del país.

La elevación de los Andes no solamente alteró la topografía del territorio colombiano, también alteró dramáticamente el clima. Un ejemplo son los vientos Alisios que vienen desde el Atlántico y la Amazonía como consecuencia del fenómeno de "celdas de Hadley" (Wang 2005). Este fenómeno consiste en que la radiación solar cerca al Ecuador calienta el aire, disminuye su densidad, y después de una serie de pasos, causa una circulación atmosférica hacia los trópicos que termina en la formación de corrientes atmosféricas como los vientos Alisios (Poveda et al. 2011). Si los Andes no existieran, esta corriente pasaría sin interrupción desde el oriente del país hasta el occidente en el océano Pacífico; sin embargo, como los Andes están allí, al llegar estas corrientes cálidas cargadas de humedad al lado oriental de la Cordillera Oriental (barlovento) se ven forzadas a subir desde el piedemonte llanero hasta las cimas más altas, lo que disminuye la temperatura de la corriente de aire. Esta disminución en la temperatura favorece la condensación del agua promoviendo la formación de nubes y de mucha precipitación. Esto explica en gran medida por que la vertiente oriental de la Cordillera Oriental es húmeda. En el valle del Magdalena (sotavento); sin embargo, el aire llega con poca humedad ya que ha perdido mucha agua en la vertiente oriental, disminuyendo la precipitación y favoreciendo la formación de zonas áridas, efecto conocido como sombra de lluvia (Hartley 2003). Este proceso ocurre de manera similar en la Cordillera Central y las áreas áridas del Valle del río Cauca, al igual que la Sierra Nevada de Santa Marta y el Caribe Colombiano. Estas áreas áridas de tierras bajas se caracterizan por una alta estacionalidad en lluvias y altos niveles de estrés hídrico, y en el pasado, fueron colonizadas por el bs-T. Si los Andes y otras formaciones montañosas no se hubieran formado en Colombia, el bs-T tal vez no existiría en nuestro territorio.

El bs-T en Colombia se caracteriza climáticamente por coberturas boscosas tropicales con 250-1600 milímetros de precipitación anual y con presencia de estación seca de al menos 4 a 6 meses/año, la temperatura media anual es mayor a 25ºC, registrando 38 ºC como máximo de temperatura (Gentry 1995; Mayaux et al. 2005). El bs-T se encuentra en zonas relativamente planas con suelos caracterizados por fertilidad intermedia, pH moderado y escaza pérdida de nutrientes por lixiviación (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). Además, las comunidades vegetales presentan una altura mayor a 6 metros, y presentan adaptaciones morfológicas como espinas, aguijones, y son caducifolias o semicaducifolias (González-M et al. 2014).

El bs-T en Colombia alcanzaba una gran extensión antes que las actividades humanas lo redujeran drásticamente. Algunos estudios sugieren que el bs-T cubría un área aproximada de 88.000 Km^2 (Etter 1993). Es decir, durante el pleistoceno existía una conectividad entre las regiones del bs-T del Caribe y México en el norte, y hacía el sur con el bs-T de Ecuador, Brasil y Bolivia (Pizano & García 2014). En la actualidad, sin embargo, el área del bs-T en Colombia solo cubre un área cercana a 1.200 km^2, por lo tanto, se ha perdido aproximadamente 98.5% del área original de bs-T en el país (Etter 1993). Pero, si se tiene en cuenta el bs-T natural y el transformado, actualmente existe el 8% del ecosistema original y considerando únicamente los bs-T naturales, queda 3% del ecosistema (García et

Polychrus* gr. *marmoratus

Sibon nebulatus

al. 2014). Para cualquiera de los cálculos este es un panorama alarmante.

Si el bs-T está tan amenazado y es tan diferente a los otros biomas colombianos, entonces con el fin de encontrar soluciones para su conservación debemos entender el origen y mantenimiento de su diversidad. Así, surgen las preguntas: ¿Cómo la herpetofauna logró colonizarlo?, ¿Cómo llegaron las especies?, ¿Desde dónde?, ¿Qué características ecofisiológicas eran necesarias para lograr colonizar estos lugares con altos niveles de estrés hídrico?, ¿Tuvieron los reptiles ventajas en su colonización con respecto a los anfibios? A pesar que no se tiene información específica para las adaptaciones de anfibios y reptiles del bs-T en Colombia, estudios en otras regiones biogeográficas sugieren posibles soluciones a estas preguntas. Por ejemplo, se hipotetiza que variables como la temperatura y humedad son fundamentales en determinar la distribución de los anfibios (Lillywhite & Navas 2006), mientras que los reptiles estarían afectados primordialmente por la temperatura (Navas 1996).

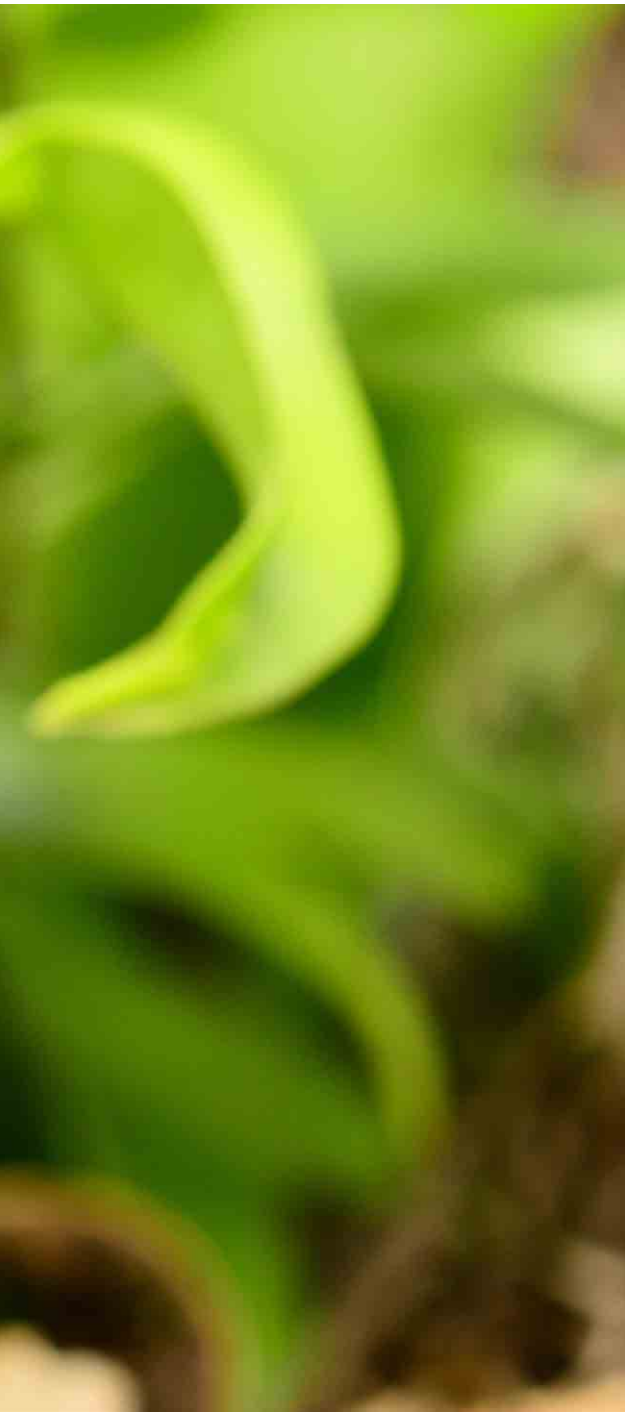
Varios estudios sugieren que los anfibios en zonas áridas de desiertos y sabanas estacionales como el Cerrado en Brasil, mantienen el balance hídrico mediante innovaciones evolutivas como la absorción de agua mediante parches pélvicos compuestos de dermis altamente vascularizada, los cuales se encuentran ubicados en la parte ventral, particularmente en el vientre y los muslos (Roth 1973; Ridell et al. 2017). Otra característica para el control hídrico es la producción de lípidos y mucus (reportadas en hílidos), posiblemente secretados por glándulas granulares dermales, los cuales son esparcidos extra-epidérmicamente (Barbeau & Lillywhite 2005). Además, algunas especies de la familia Hylidae e Hyperoliidae (Withers et al. 1982) reducen la cantidad de urea en la sangre

convirtiendo su desecho nitrogenado en ácido úrico, permitiéndoles ahorrar agua corporal (McClanahan et al. 1994). Otros anfibios que incluyen a la familia Eleutherodactylidae (Pough et al. 1983) controlan la pérdida de agua comportamentalmente evitando horas de actividad a altas temperaturas o, evitando exponerse a condiciones secas, también estivando durante la estación seca, o permaneciendo cerca de refugios húmedos (McClanahan et al. 1994). Especies de anfibios que de alguna manera ya hubieran evolucionado algunas de estas estrategias (i.e. especies adaptadas a condiciones áridas) tendrían una ventaja colonizando el bs-T en Colombia. Por consiguiente, una hipótesis a probar es que la mayoría de los anfibios endémicos de bs-T en Colombia tienen especies cercanamente relacionadas en otros bosques áridos en Sur América, como es el Cerrado en Brasil, la costa Pacífica Peruana y/o los bosques secos en Centro América.

Aunque se espera que los reptiles, por no tener piel semipermeable, se encuentren menos restringidos a utilizar el bs-T, existen especies en Colombia que solo se han observado en hábitat xerofíticos incluyendo el bosque seco. Algunos ejemplos podrían ser las serpientes *Crotalus durissus* y *Coluber mentovarius* y los lagartos *Ameiva bifrontata* y *Anolis gaigei*. Otras especies como *Leptodeira annulata*, *Phimophis guianensis* y *Porthidium lansbergii*, se pueden encontrar tanto en bosques secos como en bosques semihúmedos y húmedos de la cuenca del río Magdalena. Es claro que, aunque menos sensibles a la humedad en comparación con los anfibios, existen adaptaciones fisiológicas en los reptiles que les permite habitar ecosistemas donde la temperatura y el estrés hídrico son factores fundamentales que determinan aspectos tan importantes tales como la disponibilidad de presas y la termorregulación, entre otros (Angilletta 2009).

DIVERSIDAD ALFA Y BETA DEL BOSQUE SECO TROPICAL

Gonatodes albogularis



La diversidad de herpetofauna del bs-T en Colombia no es tan alta como en otros biomas vecinos. Cuando se habla de diversidad, es necesario aclarar si se refiere a diversidad alfa o beta, especialmente en el territorio colombiano, donde ambas métricas pueden significar procesos muy diferentes. La diversidad alfa se refiere al número de especies que se encuentran en un lugar específico (Sepkoski 1988). La diversidad beta describe el recambio de especies entre regiones, es decir, mide las diferencias entre las especies presentes en sitios diferentes, por lo tanto, este tipo de diversidad aumenta entre sitios con especies endémicas, y disminuye con especies generalistas compartidas entre sitios (Novotny et al. 2007). En Colombia, en general, las tierras bajas caracterizadas por temperaturas altas y lluvias frecuentes poseen altos niveles de diversidad alfa (Rangel 2005). Los bosques húmedos de la Amazonía y del Chocó biogeográfico son tal vez las zonas con mayor diversidad alfa en el país, encontrándose muchas especies en cada parche de bosque, en comparación con otras regiones como los Andes, en donde el número de especies en cada parche de bosque es en promedio menor (Melo et al. 2009). El bioma de los Andes, se caracteriza por poseer altos niveles de diversidad beta, mucho mayor que en los bosques húmedos de tierras bajas (McKnight et al. 2007).

En términos de diversidad alfa, un estudio en el bs-T de la región de Córdoba (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008) encontró que los fragmentos de bosque seco se asemejan a islas en términos de su diversidad alfa, es decir, aquellos fragmentos de bosque más grandes albergan más especies de reptiles que fragmentos de bosque relativamente pequeños. Por el contrario, la abundancia de dichos reptiles no se ve afectada por el tamaño del fragmento de bosque. Este mismo estudio indica que no hay diferencias significativas en la composición de reptiles entre fragmentos de diferente o similar área, sugiriendo que los diferentes fragmentos estarían compuestos por especies similares generalistas que tolerarían disturbios antropogénicos.

Dendropsophus microcephalus

Un ejemplo de alta diversidad beta son las ranas del género *Pristimantis*, el género de vertebrados con más especies en el planeta (Mendoza et al. 2015). Estas ranas se han diversificado tremendamente en las zonas montañosas de los Andes colombianos, a tal punto que ciertas especies se encuentran a un lado de la montaña o valle, pero no al otro; es decir, poseen rangos de distribución muy reducidos lo que resulta en altos grados de endemicidad (Kieswetter & Schneider 2013). Por el contrario, existen géneros de especies de tierras bajas como *Boana*, que se caracterizan por poseer rangos de distribución muy amplios, incluso, muchas de sus especies se distribuyen en toda la Amazonía, Orinoquía, y/o valles del Magdalena, Cauca, y región Caribe (Köhler et al. 2010). Por consiguiente, la diversidad beta de estos biomas por lo general es baja, mientras que la diversidad alfa es alta en cada localidad, con muchas especies de distribución amplia cohabitando un mismo lugar (Kattan et al. 2004).

El bs-T en Colombia es muy interesante desde el punto de vista de la diversidad alfa y beta, debido a dos razones que no son excluyentes entre sí. Primero, a pesar de estar primordialmente en tierras bajas, presenta condiciones ambientales extremas que lo diferencian de otros biomas localizados a altitudes similares. Segundo, el bs-T en Colombia no está conectado físicamente entre sí, sino que está fragmentado por montañas, bosques húmedos, llanuras, sabanas, zonas agrícolas y zonas urbanas (Armbrecht & Ulloa-Chacón 1999). Al ser tan secos y estar aislados entre sí, los diferentes bs-T en el país podrían favorecer el aislamiento evolutivo entre poblaciones y la formación de especies endémicas para cada uno de ellos; es decir, estos bosques podrían, por un lado, presentar alta diversidad beta, emulando lo que ocurre en ambientes de zonas montañosas, mientras que, por otro lado, podrían presentar especies generalistas de amplia distribución y compartidas entre regiones (alta diversidad alfa), emulando lo que ocurre en otras tierras bajas como las sabanas y los bosques húmedos. Estas hipótesis no han sido evaluadas aún, y por supuesto, están libres de ser exploradas en futuras investigaciones.

DIVERSIDAD DE ANFIBIOS Y REPTILES EN LOS BOSQUES SECOS DE COLOMBIA

Los bs-T del país parecen contener una fracción modesta de los anfibios presentes en el territorio nacional y muchos reptiles representan elementos de amplia distribución. Aunque el endemismo en bosques secos no es tan alto como en los Andes o la Sierra Nevada de Santa Marta, los bosques secos, particularmente los del Caribe de Colombia, presentan elementos únicos no encontrados en otras provincias biogeográficas del país (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de anfibios y reptiles únicos de bs-T de Colombia.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Anura	Ceratophryidae	*Ceratophrys calcarata*
	Leptodactylidae	*Pseudopaludicola pusilla*
		Pleurodema brachyops
Squamata	Teiidae	*Ameiva bifrontata*
		Ameiva praesignis
	Colubridae	*Coluber mentovarius*
		Thamnodynastes spp.
		Phimophis guianensis
	Elapidae	*Micrurus dissoleucus*
	Viperidae	*Crotalus durissus*

Determinar la fauna propia de un ecosistema es una tarea difícil porque se encuentran elementos tanto únicos a él como especies de amplio espectro ecológico. Esto sucede con los bs-T de Colombia que se encuentran en tierras bajas y tienen elementos de amplia distribución geográfica y ecológica. La gran mayoría de anfibios y reptiles que habitan los bs-T de Colombia también habitan otros ecosistemas aledaños, en particular, las regiones bajas del Magdalena medio y el Chocó. Así, muchas especies de hílidos y leptodactílidos, que hacen gran parte de la diversidad de los bosques secos, también se pueden encontrar en ecosistemas como el bosque húmedo tropical del Magdalena medio y el piedemonte de la Sierra Nevada de Santa Marta. Asimismo, los

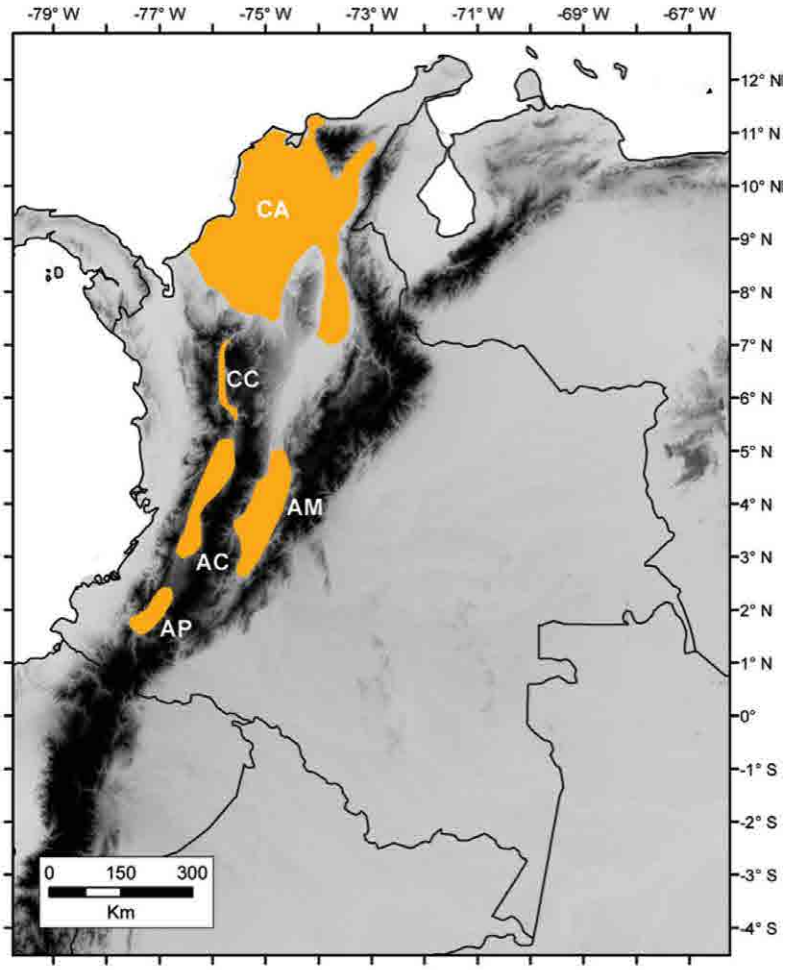
bosques secos del alto río Cauca y alto Magdalena tienen elementos andinos (Lynch et al. 1997).

Entre los anfibios de bs-T, los dos linajes más diversos son las familias Hylidae y Leptodactylidae (Urbina-Cardona et al. 2014). Esto se podría explicar en parte por las particularidades de sus modos reproductivos. Hylidae, un linaje altamente diverso a nivel mundial y presente en un amplio espectro ecológico, contiene especies que explotan muy bien charcas temporales y su reproducción está muy ligada a la temporada de lluvias. Por otro lado, los leptodactílidos hacen nidos de espuma permitiendo el desarrollo de los embriones en sitios con alta radiación lumínica y evapotranspiración (Hissa et al. 2008; Fleming et al. 2009). Los reptiles de bs-T, en comparación, están dominados por serpientes de las familias Colubridae y Dipsadidae y por lagartos de la familia Teiidae y Dactyloidae (Cárdenas-Arévalo et al. 2010; Medina-Rangel 2011; Carvajal-Cogollo et al. 2012).

El conocimiento sobre la diversidad y distribución de los anfibios y reptiles de bs-T en Colombia se encuentra fragmentado. La atención se ha centrado en caracterizar la fauna de anfibios y principalmente se han enfocado los esfuerzos en la costa Caribe. Como consecuencia, nuestro conocimiento sobre la diversidad de reptiles y otros enclaves secos como los localizados en el alto río Patía, departamento del Cauca, el enclave seco del río Dagua en el Valle, el cañón del río Cauca en Antioquia, son casi inexistentes. Adicionalmente, determinar las especies que son propias de bosque seco es una tarea difícil dado que muchas especies, como ya se ha dicho, tienen distribuciones que abarcan otros tipos de ecosistemas.

Aun no existe un listado completo de las especies de anfibios y reptiles de bs-T de Colombia. A la fecha, el trabajo más completo ha sido realizado por Urbina-Cardona et al. (2014) donde evaluaron la diversidad de anfibios en bs-T de Colombia. Este estudio muestra que la mayor diversidad se encuentra en la región Caribe y particularmente en el sur de Bolívar, localidad que cuenta con cerca de 29 especies. Aunque dichos autores reportan un total de 82 especies en bs-T de Colombia, este número se debe mirar con cautela debido a que su método fue el sobrelapamiento de áreas de bosque seco (que están bien definidas) con los polígonos de distribución de la IUCN (que son aproximaciones en algunos casos muy imprecisas de la distribución de las especies). Como consecuencia, se incluyen algunas especies que es improbable encontrarlas en bs-T, por ejemplo, los anuros *Sachatamia punctulata*, *Espadarana prosoblepon* y *Gastrotheca nicefori*. No obstante, la lista proveída es bastante acertada y se puede deducir que muchos elementos que se encuentran en los bosques secos son generalmente especies de amplia distribución en tierras bajas.

Dado el desconocimiento que se tiene sobre algunos enclaves secos, establecer la relación de las comunidades entre bs-T a lo largo del país, es una tarea a futuro y por ahora solo podemos inferirlo basado en ecosistemas contiguos. Por ejemplo, en los bs-T del río Patía y el río Dagua se espera encontrar una comunidad de anfibios y reptiles con componentes de la cordillera Occidental y de las tierras bajas del Chocó Biogeográfico. Dado su aislamiento, es posible encontrar elementos endémicos a ecosistemas de bosque seco. En contraste, en la costa Caribe, donde se han realizado la mayoría de inventarios herpetológicos, elementos propios como *Pleurodema brachyops*, *Ameiva bifrontata*, *Crotalus durissus* y *Coluber mentovarius* solo se encuentran en ecosistemas secos aunque algunas de ellas también se encuentra en ecosistemas más xéricos como los del norte del Cesar y la península de la Guajira. Aunque no existen inventarios de especies para cada una de las regiones de bosque seco, podemos comenzar haciendo predicciones de las relaciones de herpetofauna entre las diferentes regiones utilizando la cercanía geográfica y la afinidad biogeográfica. Así, se espera que el bs-T en el norte de Colombia comparta más especies con los bosques secos del alto Magdalena, y ellos con la cuenca del río Cauca, Patía y Dagua (Fig. 1).



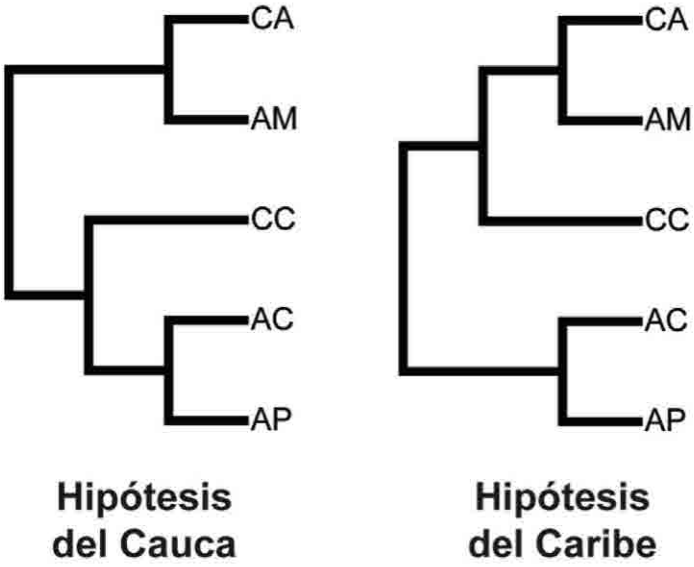


Figura 1. Hipótesis de las relaciones de las áreas de bs-T en Colombia. Se presenta la hipótesis del Cauca, y la hipótesis del Caribe. Las áreas de bs-T se presentan en amarillo y los diagramas cluster corresponden a análisis de similitud. Las abreviaciones corresponden a Caribe (CA), Cañón del Cauca (CC), Alto Cauca (AC), Alto Patía (AP) y Alto Magdalena (AM).

Phrynonax poecilonotus

LA FILOGEOGRAFÍA COMO HERRAMIENTA PARA ENTENDER LA DIVERSIDAD DE HERPETOFAUNA EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DE COLOMBIA A ESCALAS DE TIEMPO CORTAS

La filogeografía fue desarrollada por John Avise a finales de los años 80 (Avise 2000) cuando los análisis de ADN mitocondrial entre poblaciones y la técnica de PCR empezaron a ser bastante comunes. Básicamente, la filogeografía aplica conceptos de filogenética y genética de poblaciones en la biogeografía clásica. Los primeros estudios permitieron dilucidar cómo la geografía, en forma de montañas, valles, y ríos, juega un papel muy importante explicando la estructura genealógica dentro de las especies. Posteriormente, fueron desarrolladas nuevas técnicas dentro y fuera de la filogeografía que han permitido aumentar el poder explicativo de las variantes genéticas sobre un espacio geográfico. Por ejemplo, se desarrollaron técnicas que permiten estimar el tiempo de divergencia entre linajes, otras que permiten la estimación de nichos y su conservatismo o divergencia entre especies relacionadas y otras incluso permiten un estudio geográfico a nivel más detallado como lo es la genética de paisaje. Estas técnicas en conjunto permiten incluso mapear caracteres geográficos sobre filogenias y hacer inferencias sobre adaptación y demás procesos evolutivos.

La diversidad de una región se define básicamente por tres procesos: la especiación, la extinción, y la dispersión (Wiens & Donoghue 2004). Es por esto, que para entender la diversidad de anfibios y reptiles u otro grupo biológico de interés del bs-T en Colombia, es necesario entender si el bosque seco promueve o no la formación de nuevas especies, si promueve su extinción, cuáles son las regiones geográficas que han permitido el movimiento hacia o desde el bosque seco. Como ha sido mencionado anteriormente, desafortunadamente no se conoce casi nada en Colombia acerca de cómo estos tres procesos definen la diversidad del bs-T. La filogeografía es una herramienta que cada vez se está utilizando más en el país y que permite estudiar estos tres procesos mediante el análisis geográfico de variantes genéticas. Es decir, la filogeografía tiene el potencial de permitirnos identificar los principales factores que definen la diversidad y el origen del bs-T en Colombia.

Para estudiar los procesos y mecanismos recientes que explican la diversidad de anfibios y reptiles del bs-T en Colombia, es necesario primero saber

Elachistocleis pearsei

qué especies habitan en él (i.e. identificar los patrones de diversidad). Históricamente, la forma para determinar qué especies se encuentran en una región en el país era hacer un muestreo de especímenes para después ser identificados por un(a) taxónomo(a) experimentado(a) usando características diferenciables de la morfología externa. Esta estrategia funciona muy bien en aquellos casos en donde las especies son diferenciables fenotípicamente; sin embargo, en algunos casos las especies cercanas son indiferenciables incluso por los taxónomos más experimentados. Estas especies son llamadas "crípticas" y han sido ignoradas en los listados de especies en Colombia, precisamente porque no han sido identificadas en el pasado, a pesar de que tienen un rol en sus ecosistemas y contribuyen a la complejidad y riqueza de sus regiones. Es fundamental conocer las especies que componen el bs-T en Colombia (incluidas las crípticas) para poder identificar los patrones de diversidad que caracterizan este tipo de ecosistema y los procesos causantes de su diversidad.

La filogeografía es útil no solamente para identificar los procesos que promueven la diversificación del bs-T, como fue mencionado anteriormente, sino también para detectar potenciales especies crípticas, ya que, al analizar material genético, permite identificar individuos particularmente divergentes en términos genéticos que podrían haber sido mal identificados en campo o en el laboratorio según su morfología externa. La filogeografía, de esta manera, permite identificar patrones de diversidad y de cómo estos pueden estar asociados a características específicas del paisaje, como valles, picos de montaña, desiertos, o regiones muy húmedas.

Los estudios de filogeografía en Colombia en anfibios y reptiles son muy recientes, y estos se han enfocado principalmente en la región Andina (Guarnizo et al. 2009; García-R et al. 2012; Guarnizo & Cannatella 2014; Guarnizo et al. 2015; Muñoz-Ortiz et al. 2015). En el bs-T, por lo menos en Colombia, aún no existen estudios filogeográficos con anfibios y reptiles; Sin embargo, sí existen estudios en áreas geográficas de alguna manera relacionadas con bs-T (Tabla 2), los cuales proveen ciertos patrones que aún faltan por corroborar. Por ejemplo, 1) algunas especies de bosque seco de Colombia estarían relacionadas con especies de bosque seco de otras latitudes, 2) algunas especies de anfibios y reptiles del bosque seco en Colombia no estarían genéticamente estructuradas por barreras geográficas o aislamiento por distancia, y 3) el bs-T en Colombia actuaría como barrera geográfica para algunas especies que no son de bosque seco (Tabla 2).

Tabla 2. Hipótesis sobre diversificación de especies en Colombia, haciendo énfasis en las áreas involucradas con la presencia de bs-T.

ESPECIES	MECANISMOS DE DIVERSIFICACIÓN	FUENTE
Anfibios		
Craugastoridae *Pristimantis* spp Leptodactylidae *Pseudopaludicola* spp	Alopatría es la fuerza generadora de las especies distribuidas en tierras bajas como es el caso de *Pseudopaludicola*.	Lynch et al. 1997
Craugastoridae *Craugastor fitzingeri* *C. crassidigitus* *C. talamancae*	Biomas de bosque seco actúan como barreras a las especies que son de distribución de bosque húmedo.	Crawford et al. 2007
Reptiles		
Scincidae *Mabuya*	Dentro de *Mabuya* se observan dos patrones. Por un lado, clados cercanamente relacionados que están distribuidos en bosque seco (territorios insulares y Centro América); por otro lado, poblaciones distribuidas en bosque seco y húmedo (Región Caribe y Región Chocó; Fig. 2).	Pinto-Sánchez et al. 2015
Viperidae Complejo *Crotalus durissus*	Las poblaciones de *Crotalus durissus* del norte del Amazonas y el sur del Amazonas están relacionadas, posiblemente debido a un corredor trans-amazónico en el Pleistoceno.	Quijada-Mascareñas et al. 2007

Boana boans

A continuación se profundizará en los patrones encontrados en algunos de los pocos estudios realizados en bs-T hasta el momento. Un ejemplo del primer patrón incluye especies de lagartos del género *Mabuya* distribuidas en bosque seco de la Isla de Providencia, Caribe de Colombia (*M. pergravis*). Esta especie se encuentra cercanamente relacionada con *M. unimarginata* que se encuentra distribuida en el bosque seco de Centro América (Pinto-Sánchez et al. 2015; Fig. 2). Otro ejemplo es el complejo *Crotalus durissus*, un grupo de serpientes de cascabel que habita bosque seco del norte de Sur América incluida Colombia. Este linaje se encuentra cercanamente relacionado con un linaje que habita ambientes xéricos en los bosques secos de Brasil que reciben el mismo nombre (Quijada-Mascareñas et al. 2007; Fig. 3). Se postula que las poblaciones de *C. durissus* que habitan el norte de Sur América y Brasil estuvieron conectadas mediante un corredor de bosque seco en el Pleistoceno (hace 2.6-0.01 millones de años) que atraviesa todo el Amazonas (Quijada-Mascareñas et al. 2007). Estos dos ejemplos sugieren, entonces, que algunos reptiles de bosque seco, por lo menos en *Mabuya pergravis*, y *Crotalus durissus*, estarían más cercanamente relacionados con especies de bosque seco de otros países que con regiones húmedas en Colombia. Para anfibios se esperaría un patrón similar como ocurre con el género *Pleurodema* (Faivovich et al. 2012).

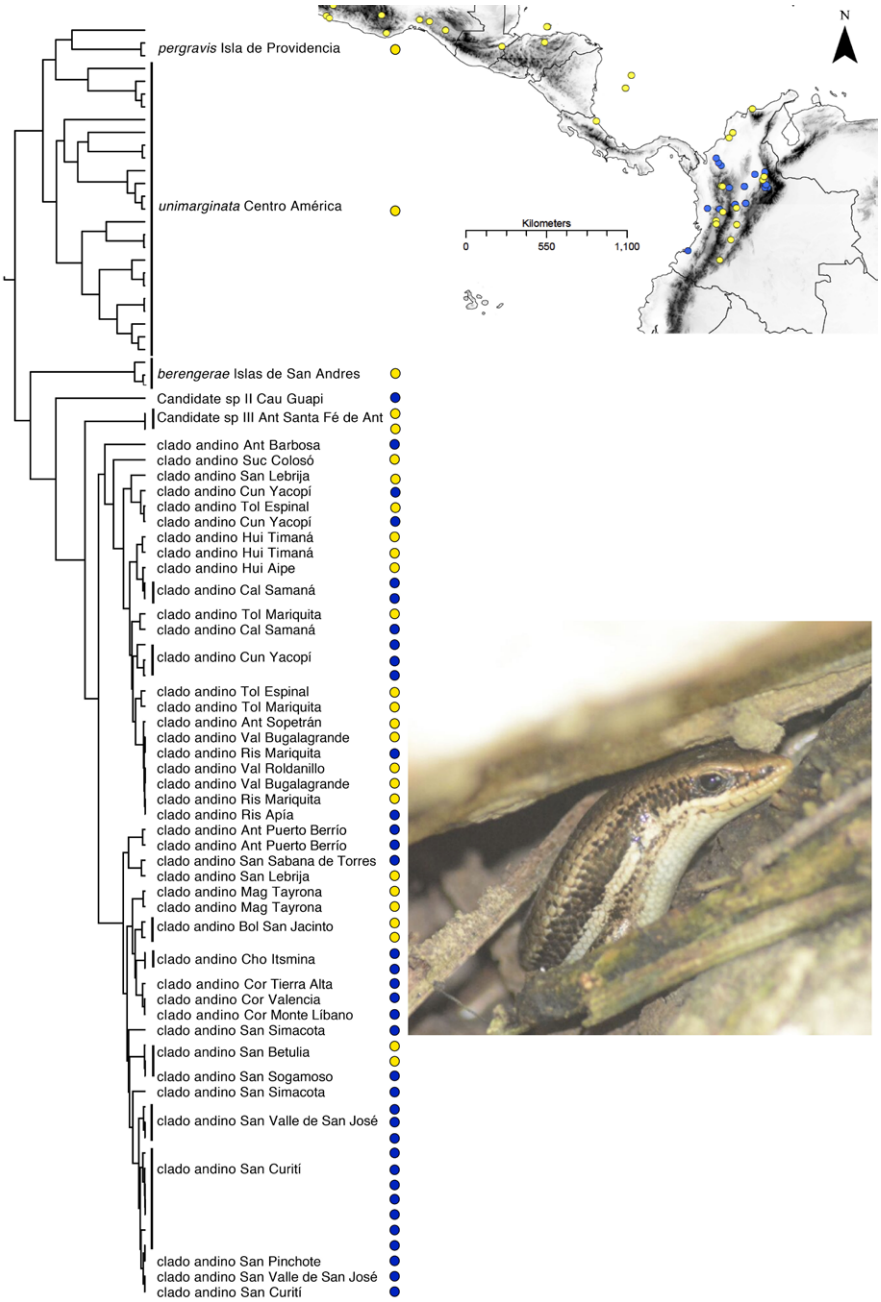


Figura 2. Árbol filogenético de las poblaciones colombianas de *Mabuya* modificado a partir de la figura 3 en Pinto-Sánchez et al. (2015). Árbol obtenido a partir de un análisis bayesiano. Al lado de los terminales de la filogenia y en el mapa se presentan en color amarillo localidades de bs-T y en azul de bosque no seco. Las siglas presentadas en los nombres de los terminales de la filogenia corresponden a los nombres de los departamentos de Colombia (Ant: Antioquia, Bol: Bolívar, Cal: Caldas, Cau: Cauca, Cho: Chocó, Cor: Córdoba, Cun: Cundinamarca, Hui: Huila, Mag: Magadalena, Ris: Risaralda, San: Santander, Suc: Sucre, Tol: Tolima, Val: Valle del Cauca). La foto corresponde a poblaciones del clado andino de *Mabuya* colectadas en puerto Salgar, departamento de Cundinamarca. Foto tomada por Miller Castañeda.

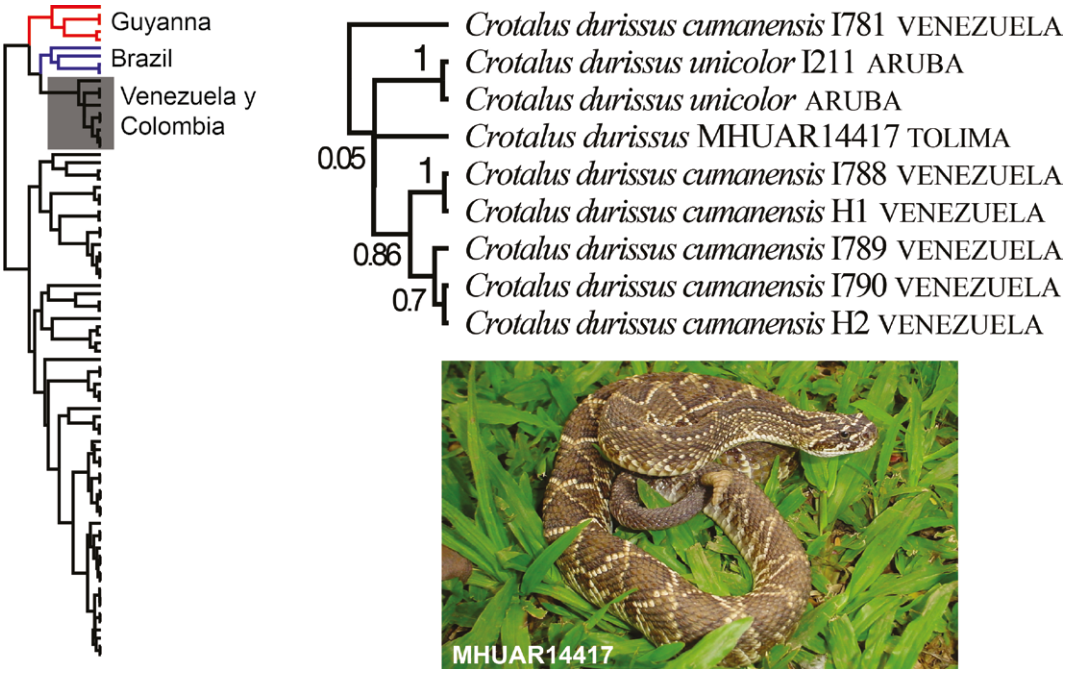


Figura 3. Árbol filogenético utilizando un fragmento del gen citocromo-b, de la especie *Crotalus durissus* a lo largo de toda su distribución geográfica. A la izquierda se muestra el árbol completo de la especie donde se resaltan los clados hermanos a las poblaciones de Colombia y Venezuela. A la derecha se muestran las relaciones haplotípicas entre los individuos de Venezuela y el ejemplar colombiano proveniente del Departamento de Tolima. Figura realizada con los datos de Quijada-Mascareñas et al. (2007) y una secuencia proveniente del municipio de Honda, departamento de Tolima, Colombia (Museo de Herpetología Universidad de Antioquia, MHUAR-14417) brindada por Juan M. Daza.

Una excepción al patrón mencionado anteriormente parece darse con la especie de rana venenosa *Dendrobates truncatus*. Esta especie, parece ser la única especie del género que habita los bosques secos, a diferencia de las otras cuatro especies que se distribuyen exclusivamente en el bosque húmedo tropical (*D. auratus*, *D. leucomelas*, *D. nubeculosus*, *D. tinctorius*). *Dendrobates truncatus* podría haberse adaptado a condiciones secas al llegar al bosque seco, a diferencia de la mayoría de especies que habitan el bs-T en Colombia. Un estudio preliminar muestra que, al menos genéticamente, las poblaciones de *D. truncatus* de bosques húmedos no se diferencian de las poblaciones de los bosques secos del país lo que sugiere un constante flujo genético entre poblaciones de esta especie distribuidas en estos dos tipos de ecosistema (Cuartas-Villa 2015; Fig. 4). La tolerancia a ambientes secos observada en *D. truncatus* no se observa en la mayoría de especies de dendrobátidos, que por lo general, habitan ambientes más húmedos. Estudios futuros de *D. truncatus* representan una excelente oportunidad para entender cómo ancestros de regiones húmedas colonizaron ambientes secos y que hipótesis evolutivas/fisiológicas explicarían mejor esta transición.

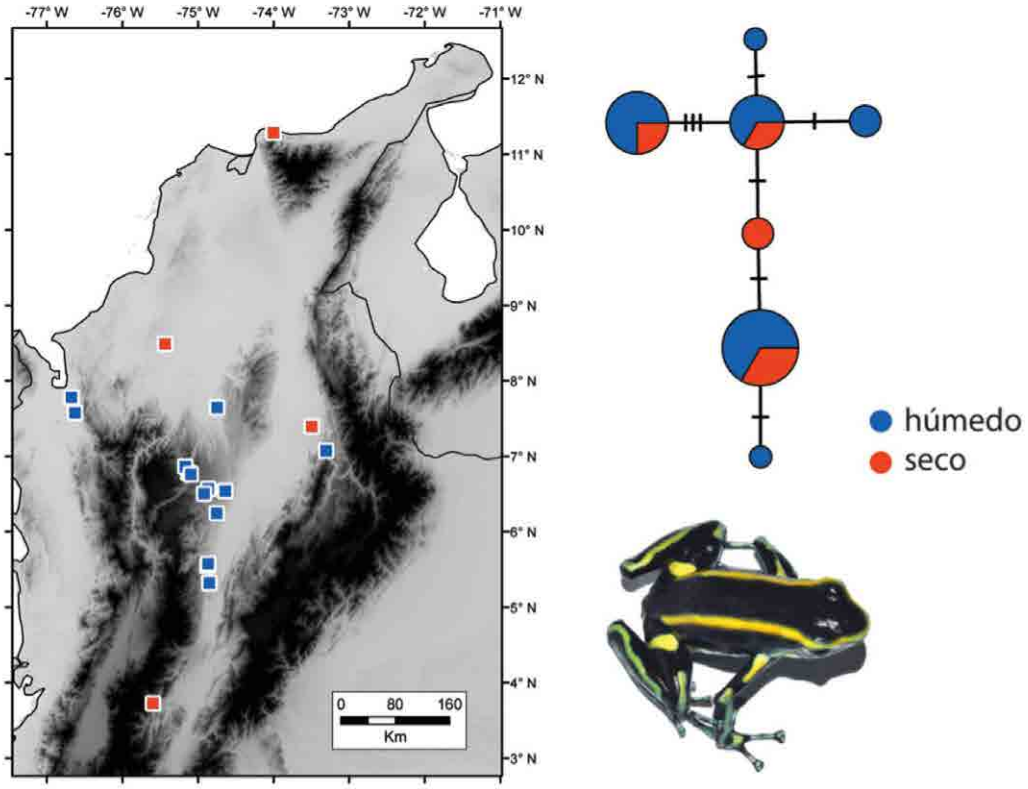


Figura 4. Variabilidad genética basada en un fragmento de 675 pb de la región COI en la especie *Dendrobates truncatus* a lo largo de su distribución geográfica. Las localidades en el mapa están coloreadas de acuerdo a su ubicación en ecosistemas húmedos y secos. Adaptado de Cuartas-Villa (2015) con su autorización.

Con base en lo anterior, nos podemos plantear las siguientes preguntas: ¿De dónde vienen la mayoría de anfibios y reptiles que colonizaron el bs-T en Colombia?, ¿De bosque húmedo?, ¿De bosque seco? Todavía es prematuro poder responder estas preguntas. Hay muy pocos estudios publicados al respecto y es necesario estudiar la biogeografía histórica de muchas más especies. Se podría especular, que la adaptación de anfibios y reptiles a zonas áridas con fuerte estacionalidad ambiental podría ser un proceso difícil y, por lo tanto, ha evolucionado muy pocas veces en el pasado. Si este proceso evolutivo fuera frecuente, esperaríamos encontrar una multitud de especies de bosque seco con especies hermanas de bosque húmedo tropical o bosques montanos en la región Andina. Algunos estudios sugieren que durante los ciclos de glaciación del Pleistoceno, donde las temperaturas eran bajas y la humedad relativamente baja, hubo una expansión de los ecosistemas secos en Sur América (Werneck et al. 2011), lo que posiblemente aumentó la conectividad entre diferentes regiones con bosques secos previamente aislados, y habría podido favorecer la colonización por parte de algunas especies de nuevas regiones (e.g. valle del Magdalena en Colombia) desde regiones distantes como el Cerrado en Brasil.

Un aspecto importante a tener en cuenta es que el bs-T en Colombia se encuentra en una región con fuertes contrastes ambientales. Por ejemplo, el norte y el sur del valle del Magdalena se caracterizan por ser muy secos, mientras que el Magdalena medio presenta alta precipitación, es decir, el Magdalena medio podría comportarse como una barrera ambiental al flujo genético para especies de bosque seco que están adaptadas a condiciones de sequía. De la misma manera, los valles del Magdalena y Cauca están atravesados por los ríos del mismo nombre. Estos dos ríos son muy caudalosos y a largo plazo

podrían estar actuando como barrera geográfica para ciertas especies con habilidades de dispersión reducidas, es decir, el bosque seco se encuentra en tierras bajas, pero esto no significa que por la ausencia de zonas montañosas no se encuentren potenciales barreras al movimiento de individuos y correspondiente flujo genético entre poblaciones.

El primer patrón discutido anteriormente, entonces, habla sobre las posibles rutas de colonización del bs-T en Colombia desde otras latitudes. El segundo patrón observado en los estudios hechos hasta el momento en bosque seco es que, a pesar de la existencia de potenciales barreras al flujo genético en forma de gradientes ambientales y ríos, no se presenta estructuración genética entre las pocas poblaciones de anfibios y reptiles estudiadas en Colombia, es decir, no hay evidencia de que el gradiente de humedad que diferencia el Magdalena medio del norte y sur del Magdalena, o la presencia de los ríos Magdalena y Cauca reduzcan el flujo genético entre poblaciones. Por ejemplo, en el trabajo mencionado anteriormente con lagartos del género *Mabuya* (Pinto-Sánchez et al. 2015), se observa que las poblaciones que se encuentran ubicadas a lo largo del alto, medio y bajo Magdalena se agrupan todas en el mismo "clado andino", sugiriendo que aparentemente los cambios en precipitación a lo largo del valle del Magdalena no son generadores de divergencia genética entre poblaciones (Fig. 2). Un patrón similar se encuentra en la rana venenosa *Dendrobates truncatus* (Cuartas-Villa 2015), en donde no se encuentra estructura genética entre poblaciones de alto, medio, y bajo Magdalena. Esta falta de estructura genética a lo largo de gradientes ambientales y ríos también ha sido encontrada en otros vertebrados en Colombia con mayores habilidades de dispersión que los anfibios y reptiles. Por ejemplo, Sandoval-H. et al. (2017), encontró que en cuatro especies de aves que habitan el valle del Magdalena no se encuentran estructuradas ni por el gradiente en precipitación, ni por la presencia del río Magdalena. Link et al. (2015) encontraron un patrón similar para el mono araña *Ateles hybridus*, esta especie no presenta diferencias genéticas entre poblaciones a ambos lados del río Magdalena.

¿Por qué no se observa estructura genética en estos vertebrados que habitan los bs-T en Colombia? De nuevo, hay muy pocos estudios publicados al respecto y es prematuro el poder responder esta pregunta; sin embargo, a manera de especulación cabe la posibilidad que los gradientes ambientales a lo largo de los valles interandinos no han tenido una estabilidad temporal suficiente para aislar poblaciones el tiempo suficiente para generar diferencias genéticas entre poblaciones. Es decir, es posible que los patrones de humedad en esta región hayan sido bastante dinámicos y lo que hoy es un Magdalena medio húmedo pudo ser más árido en el pasado reciente, permitiendo la conectividad entre el alto y bajo Magdalena. Además, como fue mencionado anteriormente, el bosque seco en Colombia está en las tierras bajas, y estas se caracterizan por poseer una alta diversidad alfa y especies generalistas. Es posible que al ser generalistas, las especies del bs-T tengan amplias habilidades de dispersión entre fragmentos de bosque y por lo tanto, estarían raramente aisladas. A la vez, es posible que la fuerte estacionalidad de lluvias permita de alguna manera conectividad entre regiones adyacentes de manera sincrónica; sin embargo, es fundamental estudiar muchas otras especies para determinar qué tan generales son estos patrones y evitar hacer generalizaciones que resulten falsas.

Porthidium lansbergii

El último patrón observado es que el bs-T al parecer actúa como barrera ambiental para especies de ambientes húmedos. Esta observación es muy interesante, ya que a pesar que las especies que habitan el bosque seco no presentan estructura genética entre poblaciones, el bs-T si estaría promoviendo divergencia genética en especies que son de otro tipo de ecosistemas, es decir, especies que no soportan una fuerte estacionalidad y aridez. Es decir, el bs-T en Colombia, que se formó como efecto secundario de la elevación de los Andes, podría estar promoviendo la diversidad en el país al actuar como un fuerte filtro ambiental. Por ejemplo, en un estudio realizado con especies de ranas del género *Craugastor* se encontró que el bosque seco actúa como barrera a la distribución de las especies de bosque húmedo (Crawford et al. 2007). Específicamente, la especie *C. fitzingeri* sobrevive al bosque seco pero ligada a cuerpos de agua, mientras que *C. crassidigitus y C. talamancae* se encuentran ausentes en este tipo de bosque. A la vez, Muñoz-Ortiz et al. (2015) encontraron que las especies del género *Rheobates* (al menos las dos especies reconocidas en la actualidad) han estado separadas por el Valle del río Magdalena por más de 10 millones de años. Dichos autores sugieren que esto se podría deber a que especies de este género no se han podido adaptar a las condiciones estacionales de bosque seco características del Valle del río Magdalena, y por lo tanto, las poblaciones de las Cordilleras Oriental y Central han permanecido aisladas por mucho tiempo.

IDEAS PARA EL ESTUDIO DE LA BIOGEOGRAFÍA Y FILOGEOGRAFÍA DE ANFIBIOS Y REPTILES DEL BOSQUE SECO EN COLOMBIA

Dada la escasez de estudios de biogeografía y filogeografía con anfibios y reptiles de bs-T en Colombia, es fundamental realizar estudios comparativos con muchas más especies de este tipo de ecosistema y de zonas adyacentes, para así obtener un mejor panorama de los patrones y de los procesos que explican esos patrones. Existen muchas áreas de estudio que todavía no han sido exploradas y cuyos resultados serían de gran interés. Por ejemplo, ¿Qué caracteriza a las especies que se encuentran tanto en bosque seco como en zonas más húmedas? ¿Por qué estas especies pueden estar en ambos hábitats mientras otras no lo pueden hacer? ¿Qué proporción de las especies de anfibios y reptiles en Colombia se han formado como consecuencia del bosque seco actuando como barrera ambiental que promueve alopatría? ¿Qué tan frecuente ha sido la evolución de adaptaciones al bosque seco en Colombia? ¿Qué tan frecuente han evolucionado adaptaciones desde bosque seco a bosques más húmedos? ¿Por qué las especies de anfibios y reptiles de bosque seco estudiadas hasta la actualidad no presentan evidencia de estructura genética entre poblaciones separadas por gradientes ecológicos o barreras físicas como ríos?

Aunque aun no existen hipótesis sobre las relaciones entre los diferentes bosques secos, aquí planteamos dos posibles escenarios de relaciones históricas entre las diferentes áreas de bs-T en Colombia y que pueden ser puestos a prueba con datos filogeográficos de linajes codistribuidos (Fig. 1). La proposición de estas dos hipótesis se basa en la similaridad de la herpetofauna encontrada entre áreas disyuntas de bosques secos y en factores mencionados anteriormente como barreras ambientales y geográficas. Las dos hipótesis tienen en común la estrecha relación del Caribe con el alto Magdalena. Estas dos regiones se encuentran separadas por el bosque húmedo tropical del Magdalena medio. Algunas especies que apoyan esta relación son las serpientes *C. durissus*, *Porthidium lansbergii* y la rana arbórea *Boana pugnax*. Estas especies no se encuentran registradas para los bosques secos del Cauca y Patía y es posible que durante los periodos glaciares (aproximadamente 2 millones de años), todo el valle del Magdalena fuera de formación seca y su fauna fuera continua desde la región Caribe hasta el alto Magdalena. De otro lado, los bosques secos del Cauca presentan un mayor aislamiento dado posiblemente por el estrecho localizado en la parte norte del departamento de Antioquia. Los pequeños fragmentos de bosque seco que se encuentran en el norte de la cuenca del Cauca tienen representantes relacionados tanto al Alto Cauca como a la región Caribe. Este solapamiento en diversidad plantea una oportunidad para poner a prueba, utilizando datos genéticos, las afinidades históricas entre la costa Caribe y la cuenca del Cauca y determinar así, la ubicación del principal quiebre filogeográfico que generó los ensambles en ambos valles interandinos.

Estas preguntas podrían ser contestadas formulando diferentes hipótesis y mediante métodos de

Scinax rostratus

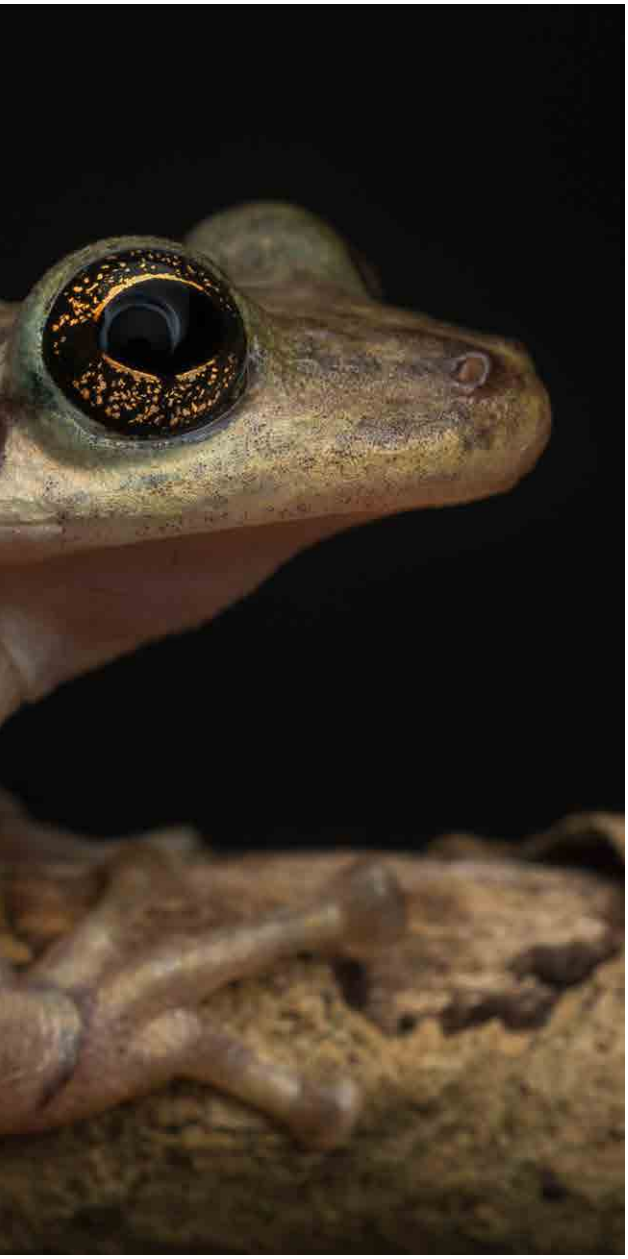
muestreo cuidadosamente diseñados. Es importante reconocer el hecho que realizar filogeografía en Colombia es costoso en términos de los materiales e insumos de laboratorio necesarios para trabajar con ADN. Aunque cada día estos costos disminuyen, en la actualidad también es posible realizar estudios de filogeografía de alta calidad sin tener que invertir altas sumas de dinero, solo basta con un computador y acceso a internet. Hoy en día, la comunidad científica produce más datos de los que puede analizar, por lo tanto, las bases de datos que alojan secuencias y datos de distribución de las especies son una fuente muy útil de información que está siendo subutilizada (bases de datos como GenBank, GBIF, VertNet, y SiB Colombia). Obviamente, es necesario curar con cuidado la información que proveen estas bases de datos antes de generar conclusiones, ya que así como hay información muy útil, también hay ruido que debe ser filtrado (e.g. problemas taxonómicos, impresición de los datos). El incremento en los estudios de filogeografía en Colombia es evidente y en poco tiempo seguramente conoceremos nuevos patrones que permitirán un mejor entendimiento del origen de la gran diversidad en nuestro país.

Rhinella horribilis

CONCLUSIÓN

El bs-T posee características que lo hacen único y altamente amenazado. Es nuestra responsabilidad estudiar de una manera rigurosa y a la vez acelerada, la diversidad del bs-T antes que, como consecuencia de las actividades humanas, perdamos este ecosistema y algunas de las especies que allí habitan. Los pocos estudios en biogeografía y filogeografía con anfibios y reptiles en Colombia son congruentes y muestran ciertos patrones generalizados, como lo es la carencia de estructura genética entre poblaciones, y el posible rol del bosque seco como barrera ambiental para especies que son de ambientes húmedos. Uno de los objetivos de este capítulo fue mostrar aspectos que faltan por profundizar en la biogeografía histórica y filogeografía de anfibios y reptiles, y de cómo este ecosistema nos da una oportunidad única para entender cómo ha promovido la diversificación en otras regiones geográficas y ecosistemas del norte de Colombia y Sur América en general.

Scinax ruber



REFERENCIAS

Acosta-Galvis, A.R. (2000): Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. Biota Colombiana 1: 289–319.

Angilletta, M.J. (2009): Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.

Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C., Sanmartín, I. (2009): Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. Proccedings of the Natural Academic of Science 106: 9749–9754.

AmphibiaWeb (2018): https://amphibiaweb.org. University of California, Berkeley, CA, USA. Accessed 20 Dec 2018.

Armbrecht, I., Ulloa-Chacón, P. (1999): Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. Biotropica 31: 646–653.

Avise, J.C. (2000): Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, Massachusetts.

Barbeau, T.R., Lillywhite, H.B. (2005): Body wiping behaviors associated with cutaneous lipids in hylid tree frogs of Florida. Journal of Experimental Biology 208: 2147–2156.

Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V., Carvajal-Cogollo, J.E. (2010): Comunidad de reptiles en humedales y áreas aledañas del departamento de Córdoba. Págs. 361-380. En: Rangel-Ch, O.J. (Ed). Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Carvajal-Cogollo, J.E., Urbina-Cardona, J.N. (2008): Patrones de diversidad y composición de

reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. Tropical Conservation Science 1: 397–416.

Carvajal-Cogollo, J.E., Cárdenas-Arévalo, G., Castaño-Mora, O.V. (2012): Reptiles de la región Caribe de Colombia. Págs. 791-812. En: Rangel-Ch, O.J. (Ed). Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Crawford, A.J., Bermingham, E., Carolina, P.S., Polanía, C. (2007): The role of tropical dry forest as a long-term barrier to dispersal: a comparative phylogeographical analysis of dry forest tolerant and intolerant frogs. Molecular Ecology 16: 4789–4807.

Cuartas-Villa, S. (2015): Body shape not color in aposematic frogs: environment and isolation by distance leads to phenotypic divergence in a dendrobatid frog. Tesis de Pregrado, Universidad de Antioquia, Medellín.

Doan, T.M. (2003): A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the Llizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). Journal of Biogeography 30: 361–374.

Etter, A. (1993): Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Págs. 43-61. En: Anónimo (Ed). Nuestra Diversidad Biótica. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar, Bogotá.

Faivovich, J., Ferraro, D.P., Basso, N.G., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T., Wheeler, W.C., Lavilla, E.O. (2012): A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. Cladistics 28: 460–482.

Fleming, R.I., Mackenzie, C.D., Cooper, A., Kennedy, M.W. (2009): Foam nest components of the túngara frog: a cocktail of proteins conferring physical and biological resilience. Proceedings of the Royal Society of London B 276: 1787–1795.

García-R, J.C., Crawford, A.J., Mendoza, Á.M., Ospina, O., Cardenas, H., Castro, F. (2012): Comparative phylogeography of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) in the southern Andes of Colombia. PLoS ONE 7: 1–9.

García, H., Germán, C., Isaacs, P., Etter, A. (2014): Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de Bosque Seco Tropical en Colombia: insumos para su gestión. Págs. 228-251. En: Pizano, C., García, H. (Eds). El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.

Gentry, A. (1995): Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Págs. 146-194. En: Bullock, S., Mooney, H., Medina, E. (Eds). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge.

González-M, R., Isaacs, P., García, H., Pizano, C. (2014): Memoria Técnica para la Verificación en Campo del Mapa de Bosque Seco Tropical en Colombia. Escala 1:100.000. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Bogotá.

Gregory-Wodzicki, K.M. (2000): Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. Geological Society of America Bulletin 112: 1091–1105.

Guarnizo, C.E., Cannatella, D.C. (2014): Geographic determinants of gene flow in two sister species of tropical Andean frogs. Journal of Heredity 105: 216–225.

Guarnizo, C.E., Amézquita, A., Bermingham, E. (2009): The relative roles of vicariance versus elevational gradients in the genetic differentiation of the high Andean tree frog, *Dendropsophus labialis*. Molecular Phylogenetics and Evolution 50: 84–92.

Guarnizo, C.E., Paz, A., Muñoz-Ortiz, A., Flechas, S. V, Méndez-Narváez, J., Crawford, A.J. (2015): DNA barcoding survey of anurans across the eastern cordillera of Colombia and the impact of the Andes on cryptic diversity. PLoS ONE 10: 1–20.

Hartley, A. (2003): Andean uplift and climate change. Journal of the Geological Society 160: 7–10.

Hissa, D.C., Vasconcelos, I.M., Carvalho, A.F.U.,

Nogueira, V.L.R., Cascon, P., Antunes, A.S.L., de Macedo, G.R., Melo, V.M.M. (2008): Novel surfactant proteins are involved in the structure and stability of foam nests from the frog *Leptodactylus vastus*. Journal of Experimental Biology 211: 2707–2711.

Hooghiemstra, H., Wijninga, V.M., Cleef, A.M. (2016): The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. Annals of the Missouri Botanical Garden 93: 297–324.

Hoorn, C. (1993): Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 105: 267–309.

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010): Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science 330: 927–931.

Kattan, G.H., Franco, P., Rojas, V., Morales, G. (2004): Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. Journal of Biogeography 31: 1829–1839.

Kieswetter, C.M., Schneider, C.J. (2013): Phylogeography in the northern Andes: Complex history and cryptic diversity in a cloud forest frog, *Pristimantis w-nigrum* (Craugastoridae). Molecular Phylogenetics and Evolution 69: 417–429.

Köhler, J., Koscinski, D., Padial, J.M., Chaparro, J.C., Handford, P., Lougheed, S.C., De la Riva, I. (2010): Systematics of Andean gladiator frogs of the *Hypsiboas pulchellus* species group (Anura, Hylidae). Zoologica Scripta 39: 572–590.

Lillywhite, H.B., Navas, C.A. (2006): Animals, energy, and water in extreme environments: perspectives from Ithala 2004. Physiological and Biochemical Zoology 79: 265–73.

Link, A., Valencia, L.M., Céspedes, L.N., Duque, L.D., Cadena, C.D., Di Fiore, A. (2015): Phylogeography of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*): testing the riverine barrier hypothesis. International Journal of Primatology 36: 530–547.

Lynch, J.D. (1999): Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 23: 143–159.

Lynch, J.D., Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C. (1997): Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 21: 237–248.

Mayaux, P., Holmgren, P., Achard, F., Eva, H., Stibig, H.-J., Branthomme, A. (2005): Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. Phylosophical Transactions of the Royal Society B 360: 373–384.

McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1994): Frogs and toads in deserts. The Scientific American 270: 82–88.

McKnight, M.W., White, P.S., McDonald, R.I., Lamoreux, J.F., Sechrest, W., Ridgely, R.S., Stuart, S.N. (2007): Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. Plos Biology 5: 2424–2432.

Medina-Rangel, G.F. (2011): Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. Revista de Biología Tropical 59: 935–968.

Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. (2009): Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. Ecography 32: 226–236.

Mendoza, Á.M., Ospina, O.E., Cárdenas-Henao, H., García-R, J.C. (2015): A likelihood inference of historical biogeography in the world's most diverse terrestrial vertebrate genus: Diversification of direct-developing frogs (Craugastoridae: *Pristimantis*) across the Neotropics. Molecular Phylogenetic

and Evolution 85: 50–58.
Muñoz-Ortiz, A., Velásquez-Álvarez, Á.A., Guarnizo, C.E., Crawford, A.J. (2015): Of peaks and valleys: testing the roles of orogeny and habitat heterogeneity in driving allopatry in mid-elevation frogs (Aromobatidae: *Rheobates*) of the northern Andes. Journal of Biogeography 42: 193–205.
Navas, C.A. (1996): Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. Oecologia 108: 617–626.
Novotny, V., Miller, S.E., Hulcr, J., Drew, R.A.I., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G.P., Darrow, K., Stewart, A.J.A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M., Weiblen, G.D. (2007): Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. Nature 448: 692–695.
Pinto-Sánchez, N.R., Calderón-Espinosa, M.L., Miralles, A., Crawford, A.J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2015): Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* Fitzinger (Squamata : Scincidae) with emphasis on Colombian populations. Molecular Phylogenetics and Evolution 93: 188–211.
Pizano, C., García, H. (2014): El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010): Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. Biological Conservation 143: 144–155.
Pough, F.H., Taigen, T.L., Stewart, M.M., Brussard, P.F. (1983): Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. Ecology 64: 244–252.
Poveda, G., Álvarez, D.M., Rueda, Ó.A. (2011): Hydro-climatic variability over the Andes of Colombia associated with ENSO: A review of climatic processes and their impact on one of the earth's most important biodiversity hotspots. Climate Dynamics 36: 2233–2249.
Prieto-Torres, D.A., Cuervo, A.M., Bonaccorso, E. (2018): On geographic barriers and Pleistocene glaciations: tracing the diversification of the Russet-crowned warbler (*Myiothlypis coronata*) along the Andes. PLoS ONE 13: 1–15.
Quijada-Mascareñas, J.A., Ferguson, J.E., Pook, C.E., Salomão, M.D.G., Thorpe, R.S., Wüster, W. (2007): Phylogeographic patterns of trans-Amazonian vicariants and Amazonian biogeography: the Neotropical rattlesnake (*Crotalus durissus* complex) as an example. Journal of Biogeography 34: 1296–1312.
Rangel, J.O. (2005): La biodiversidad de Colombia. Palimpsestvs 5: 292–304.
Ridell, E.A., Apanovitch, E.K., Odom, J.P., Sears, M.W. (2017): Physical calculations of resistance to water loss improve predictions of species range models. Ecological Monographs 87: 21–33.
Roth, J.J. (1973): Vascular supply to the ventral pelvic region of anurans as related to water balance. Journal of Morphology 140: 443–460.
Sandoval-H, J., Gómez, J.P., Cadena, C.D. (2017): Is the largest river valley west of the Andes a driver of diversification in Neotropical lowland birds? The Auk 134: 168–180.
Sepkoski, J.J. (1988): Alpha, beta, or gamma: where does all the diversity go? Paleobiology 14: 221–234.
Smith, B.T., McCormack, J.E., Cuervo, A.M., Hickerson, M.J., Aleixo, A., Cadena, C.D., Pérez-Emán, J., Burney, C.W., Xie, X., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Derryberry, E.P., Prejean, J., Fields, S., Brumfield, R.T. (2014): The drivers of tropical speciation. Nature 515: 406–409.
Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco-Torres, A. (2014): Determinantes de la distribución de los Anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: Herramientas para su conservación. Págs. 163-189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
Van Der Hammen, T, Werner, J.H., Van Dommelen,

H. (1973): Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: A study of the pliocene and lower quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. Review of Paleobotany and Palynology 16: 1–122.

Wang, C. (2005): ENSO, Atlantic climate variability, and the Walker and Hadley circulation. Págs. 173–202. En: Diaz, H.F., Bradley, R.S. (Eds). The Hadley Circulation: Present, Past and Future. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites, J.W. (2011): Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. Global Ecology and Biogeography 20: 272–288.

Wiens, J.J., Donoghue, M.J. (2004): Historical biogeography, ecology and species richness. Trends in Ecology and Evolution 19: 639–644.

Willmott, K.R., Hall, J.P., Lamas, G. (2001): Systematics of *Hypanartia* (Lepidoptera : Nymphalidae : Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. Systematic Entomology 26: 369–399.

Withers, P.C., Hillman, S.S., Drewes, R.C., Sokol, O.M. (1982): Water loss and nitrogen excretion in sharp-nosed reed frogs (*Hyperolius nasutus*: Anura, Hyperoliidae). Journal of Experimental Biology 97: 335–343.