



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**ENSAMBLES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN
CACAOTALES DE SOMBRA EN LA SELVA LACANDONA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARTÍN DE JESÚS CERVANTES LÓPEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**ENSAMBLES DE ANFIBIOS Y REPTILES EN
CACAOTALES DE SOMBRA EN LA SELVA LACANDONA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARTÍN DE JESÚS CERVANTES LÓPEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO 2017

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 14 de noviembre de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** al alumno **CERVANTES LÓPEZ MARTÍN DE JESÚS**, con número de cuenta **515015634**, con la tesis titulada, **"Ensamblajes de anfibios y réptiles en cacaotales de sombra en la Selva Lacandona"**, bajo la dirección de la **Dra. Ellen Andresen**, Tutor principal.

Presidente: Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal: Dr. Eduardo Mendoza Ramírez
Secretario: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Suplente: Dr. Rodrigo Macip Ríos
Suplente: Dra. Julieta Benítez Malvido

Sin otro particular, quedo de usted.



ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 05 de enero de 2017

M. del Coro Arizmendi

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad brindada para mi formación académica y crecimiento profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca (658855) otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al proyecto SEP-CONACyT 2010-152884 por el apoyo económico otorgado para el financiamiento del proyecto.

A mi tutora principal la Dra. Ellen Andresen y a los miembros del comité tutorial, Dr. Víctor Arroyo Rodríguez y el Dr. Víctor Hugo Reynoso por toda la dirección, dedicación, paciencia y apoyo otorgado a lo largo del desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco infinitamente a todo el personal de secretaría, académicos y trabajadores, del IIES y del Posgrado en Ciencias Biológicas, por su invaluable ayuda en los trámites de posgrado que llevé a cabo durante la maestría.

A mi tutora principal la Dra. Ellen Andresen, te agradezco infinitamente por toda la dedicación y compromiso que tuviste conmigo a lo largo de estos dos años de trabajo. Eres una gran inspiración para mí y agradezco enormemente toda la paciencia y apoyo que me brindaste.

A los miembros del jurado de examen de grado: Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Rodrigo Macip Ríos, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. Eduardo Mendoza Ramírez.

A mi amigo y mentor Omar Hernández Ordóñez por ser el principal culpable del gran cariño que tengo hacia la Selva Lacandona y toda su biodiversidad presente, así como también, por el amor que le tengo a mis anfibios y reptiles.

A mis queridos amigos y ex-compañeros de laboratorio Diego Zárate y Carolina Santos por todo la ayuda y ánimos que me brindaron para entrar a la Maestría.

Al Dr. Ernesto Vega y Dr. Francisco Mora por todo su enorme apoyo en los análisis de los datos del proyecto.

Al Dr. Diego Pérez, Dr. Ernesto Vega, Dr. Guillermo Ibarra, Dr. Héctor Arita, Dr. Víctor Arroyo, Dra. Inara Leal, Dra. Eliana Cazetta Dr. Marcelo Tabarelli, Dr. Felipe Melo, Dr. Romeo Saldaña, Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, Dra. Mariana Álvarez, Dr. Peter Feinsinger y Dra. Yraliz Ventosa, por los cursos y conocimientos compartidos en estos dos años de maestría.

A mis más queridos amigos y compañeros del posgrado, Gabriela, Sac Bel, Laura, Luz, Mayra, Brenda Tutti, Judith, Ornella, Carmen, Lina, Mónica, Estefanía, Azucena, Kátia, Alana, Mayra Cordero, Julissa, Luis Alfonso, David, Carlos, Antonio, Daniel, Leonardo, Alejandro, Marco y demás amigos y compañeros, con los cuales tuve la dicha compartir maravillosas experiencias y aventuras.

A Rafa Lombera y Ana González Di Pierro por todo el apoyo en campo y por todas esas risas compartidas en el Arca.

Al maravilloso ejido de Playón de la Gloria y a los dueños de las parcelas de cacao por toda la confianza depositada en mí para la realización de este trabajo.

Y finalmente quiero agradecer a mi querida familia de Playón, Dany, Bety, Gabriel, David, Álvaro, Lucy, Loyda, Jesús, Don Chilo y su esposa, Tino y su esposa e hijos, por todos esos bellos momentos que pasamos juntos y por todo el apoyo y los ánimos brindados.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mis abuelos, padres, hermanos, tíos, primos y sobrinos quienes han sido un gran apoyo por todo este tiempo dedicado en cada una de las páginas de este escrito.

A mis amigos y amigas de toda la vida que siempre me levantaron los ánimos para seguir adelante.

Y finalmente a toda la diversidad de especies presentes en la Selva Lacandona, especialmente a mis queridos anfibios y reptiles.



ÍNDICE

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS	v
RESUMEN.....	I
ABSTRACT	II
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	4
2.1 General	4
2.2 Particulares	4
3. ANTECEDENTES.....	5
3.1 Importancia de los agroecosistemas bajo sombra para la conservación de la biodiversidad tropical.....	5
3.2 Anfibios y reptiles en agroecosistemas bajo sombra.....	7
4. MÉTODOS	9
4.1 Sitio de estudio.....	9
4.2 Diseño del estudio	10
4.3 Muestreo de anfibios y reptiles	11
4.4 Características del hábitat.....	11
4.5 Análisis de datos.....	13
5. RESULTADOS.....	18
5.1 Estructura y composición de los ensambles de anfibios y reptiles del cacao y bosque	18
5.2 Relaciones de las características ambientales del cacao y del bosque con los ensambles de anfibios y reptiles	25
5.3 Permeabilidad de los cacaotales bajo sombra	28
6. DISCUSIÓN	37
6.1 Ensambls de anfibios y reptiles en cacao vs. bosque.....	37
6.2 Características ambientales, del cacao y del bosque, relacionadas con los ensambles de anfibios y reptiles	39
6.3 Los cacaotales como matriz permeable para los anfibios y reptiles.....	41
6.4 Implicaciones para la conservación y consideraciones futuras	42
7. CONCLUSIONES	44
8. LITERATURA CITADA.....	46
9. ANEXOS.....	58

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Cobertura de la muestra estimada para cada una de las parcelas del cacao y del bosque usadas para los objetivos 1 y 2. Con un asterisco se destacan las parcelas donde se obtuvieron coberturas menores al 70% y que fueron excluidas de los análisis para las comparaciones de las diversidades verdaderas del orden 1 y 2 entre tipos de vegetación.	15
Tabla 2. Lista de especies y sus abundancias totales para anfibios y reptiles registrados en el sotobosque (0–2 m de altura) en 12 parcelas (25 x 25 m) de cacao bajo sombra y 12 parcelas de bosque. Cada parcela tuvo un esfuerzo de muestreo de 2 x 90 minutos de búsqueda x 3 personas. La última columna incluye los códigos, letras para anfibios y números para reptiles, con los cuales se identifica a las especies en la Figura 3. Con asteriscos se destacan las especies que fueron exclusivas de cacao (*) y bosque (**).	18
Tabla 3. Valores de los vectores propios ('eigen - vectores') de los tres primeros componentes principales del análisis de componentes principales (ACP) para el cacaotal y el bosque. Los valores subrayados indican las variables ambientales que tuvieron mayores efectos sobre los componentes.	27
Tabla 4. Especies de anfibios y reptiles, y sus abundancias totales en el cacao a diferentes distancias del bosque (50, 100, 150 y 200 m; 6 parcelas por distancia) y en el bosque (6 parcelas). La última columna incluye los códigos (letras en el caso de anfibios y números en el caso de reptiles) con los cuales se representan a las especies en la Figura 8.	28
Tabla 5. Similitud de los ensambles de anfibios y reptiles registrados en bosque y en cacao a cuatro diferentes distancias (200 m, 150 m, 100 m, 50 m) del bosque. Se usó el índice de Sørensen calculado con los datos de las abundancias de las especies, así como con datos de incidencia (presencia/ausencia) de las especies.	35
Figura 1. Mapa del sitio de estudio mostrando su localización en el estado de Chiapas, en el sureste de México (izquierda) y la ubicación de los dos tipos de cobertura vegetal estudiados (derecha): cacao bajo sombra (área dentro del polígono delimitado con una línea blanca) y bosque tropical (área al sur del polígono). Los cuadrados blancos corresponden a las parcelas establecidas para el registro de anfibios y reptiles.	9
Figura 2. Curvas de rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) registrados en cacao bajo sombra (línea negra) y el bosque (línea gris). Las áreas gris claro y gris oscuro representan los intervalos de confianza de 95%.	21
Figura 3. Curvas de rango abundancia de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) en cacao bajo sombra (curvas con círculos) y bosque (curvas con cuadrados). Las letras y los números indican un código que identifica a cada especie (ver nombres completos en la Tabla 2).	22
Figura 4. Diagrama de ordenaciones NMDS de las parcelas de cacao (círculos blancos) y del bosque (negros), en función de la abundancia (A y C) e incidencia (B y D) de los ensambles de anfibios (A y B) y reptiles (C y D). Las elipses se muestran para indicar la ordenación que mostró una agrupación significativa de las parcelas de los tipos de vegetación con una prueba de MANOVA.	23

Figura 5. Valores promedio, por parcela, para la abundancia (A y E), y las métricas de diversidad verdadera 0D (B, F), 1D (C, G), y 2D (D, H), de los ensambles de anfibios (A–D) y reptiles (E–H) en cacao bajo sombra y bosque. Las diferencias significativas entre hábitat están indicadas por letras diferentes sobre las barras respectivas. Las barras representan ± 1 error estándar; $n = 12$ parcelas. 24

Figura 6. Diagramas de cajas y bigotes de las variables ambientales cuantificadas en 12 parcelas del cacao (gris oscuro) y 12 parcelas del bosque (gris claro). La caja está delimitada por el tercer y primer cuartil, y la barra horizontal en medio es la mediana. Los ejes o bigotes representan los valores máximos y mínimos. Las letras diferentes sobre las barras indican las diferencias significativas con base en los GLM. 26

Figura 7. Curvas de rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas punteadas) de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) en el cacao a diferentes distancias (50 m, 100 m, 150 m y 200 m) del borde del bosque, y en el bosque. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza de 95%. 31

Figura 8. Curvas de rango abundancia de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) registrados en bosque, y en cacao a diferentes distancias del bosque. Las letras y los números indican el código asignado a cada una de las especies (ver nombres completos en la Tabla 4)..... 32

Figura 9. Ordenaciones NMDS de las parcelas de cacao establecidas a diferentes distancias del borde del bosque maduro adyacente (50, 100, 150, 200 m) y las parcelas del bosque maduro, en función de la abundancia (A y C) e incidencia de las especies (B y D) de anfibios (A y B) y reptiles (C y D). Las curvas cerradas resaltan la separación de las seis parcelas del bosque en el espacio bidimensional en las ordenaciones que mostraron una agrupación significativa con una prueba de MANOVA..... 34

Figura 10. Número promedio de individuos (A y B) y de especies (C y D) por parcela, para los ensambles de anfibios (A y C) y reptiles (B y D), en el bosque, y en el cacao a 4 distancias del bosque (200 m, 150 m, 100 m, 50 m). Las barras de error representan ± 1 error estándar; $n = 6$ parcelas..... 36

Anexo 1. Valores promedios de las características ambientales medidas en las 12 parcelas (P1-P12) de bosque maduro y en 12 parcelas de cacao bajo sombra. Significado de las abreviaturas: PROHJ = profundidad de hojarasca (cm); COBHJ = cobertura de hojarasca (%); ALTMAX = altura máxima del dosel (m); DHERB = densidad de hierbas (ind./9 m²); DARBUS = Densidad de arbustos (ind./9 m²); INLUZ = intensidad de la luz (lux); PRHUMM = presencia de humus; DTRONCOS = densidad de troncos y lianas en el suelo (ind./225m²); DARB = densidad de árboles (ind./225m²); PRACUA = presencia de cuerpos de agua; DISTARR = distancia al arroyo más cercano (m). 58

Anexo 2. Relación de la estructura de los ensambles de anfibios y reptiles (Abundancia, 0D , 1D , 2D) con los “scores” de los primeros tres componentes principales del cacao y bosque. Se muestran los grados de libertad y el valor de significancia: $p \leq 0.05^*$, $p \leq 0.0001^{***}$ 60

Anexo 3. Correlaciones simples (Spearman) y su valor de significancia entre las variables ambientales y la abundancia de anfibios en el cacao. 61

RESUMEN

La fragmentación y degradación de los bosques tropicales ocasionados por las actividades humanas han provocado graves pérdidas de biodiversidad, particularmente en grupos altamente sensibles a las perturbaciones, como los anfibios y reptiles. Actualmente, se reconoce que la conservación de la biodiversidad tropical, no solo depende de los fragmentos de bosque remanente, sino también de otros elementos dentro del paisaje. Por ejemplo, los agroecosistemas en los que se inserta un cultivo de interés bajo la sombra de los árboles nativos son reconocidos por su alto valor para la conservación de numerosas especies. En el presente estudio se evaluó la importancia de cacaotales bajo sombra con manejo rústico como hábitat para los ensambles de anfibios y reptiles, y como potencial elemento conector en un paisaje antropogénico del sur de México. Se compararon la estructura y composición de los ensambles en los cacaotales *vs.* bosque. Se determinó cuáles de las características de ambos tipos de vegetación presentaron mayor relación con la estructura de los ensambles herpetofaunísticos. Finalmente, se compararon los ensambles del cacaotal a diferentes distancias del bosque (200 m, 150 m, 100 m, 50 m y bosque), para, de esta manera, determinar si el agroecosistema puede constituir una matriz permeable en el paisaje. La riqueza y composición de especies no variaron entre tipos de vegetación. El cacaotal tuvo un mayor número de individuos de anfibios y reptiles y mayores valores para dos índices de diversidad de reptiles, en comparación al bosque. Entre las variables ambientales medidas, la cobertura y profundidad de hojarasca, la presencia de humus, la altura máxima del dosel y la densidad de herbáceas presentaron una relación positiva con la abundancia de anfibios en el cacaotal. Finalmente, la abundancia de ambas taxa aumentó conforme la distancia del borde del bosque hacia el interior del cacaotal. Sin embargo, hubo diferencias a nivel de la composición de especies entre las parcelas del bosque y las parcelas más lejanas del cacaotal. Los datos obtenidos sugieren que el cacao rústico es un hábitat adecuado para la conservación de los ensambles de anfibios y reptiles en la región de estudio, y que puede considerarse, para algunas de las especies, como una matriz permeable que podría favorecer la conectividad entre remanentes de bosque a nivel del paisaje.

ABSTRACT

Fragmentation and degradation of tropical forests due to human activities have caused great losses of biodiversity, particularly in groups of organisms that are highly sensitive to disturbance, such as amphibians and reptiles. It is recognized that the conservation of tropical biodiversity not only depends on forest remnants, but also on other landscape elements. For example, agroecosystems in which the crop of interest is grown under the shade of a native-tree canopy are known for their high value for the conservation of numerous species. The present study assessed the importance of shade cocoa plantations under rustic management as habitat for the assemblages of amphibians and reptiles, and as a potential connecting element in an anthropogenic landscape of southern Mexico. The structure and composition of the assemblages were compared between rustic cocoa *vs.* forest. It was assessed which of the characteristics of both types of vegetation had a close relationship with the structure of the assemblages. Finally, the assemblages in cocoa plantations were compared in forest and at different distances from the forest (200 m, 150 m, 100 m, 50 m) to determine whether this agroecosystem could be a permeable landscape matrix. Species richness, density and composition did not vary between vegetation types. Cocoa plantations had a greater number of individuals of both taxa, and greater values of two diversity indices for reptiles, compared to the forest. Among the environmental variables measured, litter cover and depth, presence of humus, maximum canopy height and density of herbs, had a positive relationship with the abundance of amphibians in the cocoa plantations. The abundances of both taxa increased with increasing distance from the edge of the forest into the cocoa plantation interior. However, there were differences in terms of species composition between the forest plots and those in the cocoa plantation that were more distant from the forest. The results obtained suggest that the rustic cocoa plantations studied are suitable habitat for the conservation of amphibians and reptiles in the study region, and that, for some species, these plantations may be considered a permeable landscape matrix that may favor connectivity between forest remnants.

1. INTRODUCCIÓN

La deforestación y el cambio de uso de suelo, causados principalmente por actividades agropecuarias (Achard *et al.* 2014), han provocado un alto impacto sobre la biodiversidad en los bosques tropicales a nivel mundial (Wright & Muller-Landau 2006, Malhi *et al.* 2014). La pérdida, fragmentación y degradación del ecosistema natural modifican el paisaje original, generando mosaicos que consisten de parches de vegetación en distintos estados de conservación, rodeados de diversos tipos de cobertura de origen antrópico (Fahrig *et al.* 2011, Didham *et al.* 2012). Estos cambios provocan, entre otros efectos, el aislamiento de las poblaciones y la alteración de los procesos ecológicos y ecosistémicos necesarios para el mantenimiento de diversos grupos de organismos a largo plazo (Wright & Muller-Landau 2006, Blandón *et al.* 2016, Brudvig *et al.* 2015, Carrara *et al.* 2015). Para disminuir el grave impacto de las perturbaciones antropogénicas sobre los organismos es necesario estudiar los factores que afectan la presencia, abundancia y diversidad de diferentes taxa a escalas espaciales relevantes, es decir, aquellas en la que los efectos son más evidentes para un grupo de organismos en particular (Wiens *et al.* 1993, Farina 2011).

Algunos taxa tienen características ecológicas, fisiológicas y/o de comportamiento que los hacen más sensibles a alteraciones bióticas y abióticas de su hábitat a escala local (Williams *et al.* 2002, Castaño-Villa *et al.* 2014, Cusack *et al.* 2015, Jorge *et al.* 2016). Los anfibios y los reptiles son un buen ejemplo de ello (Young *et al.* 2004, Böhm *et al.* 2013, Almeida-Gomes *et al.* 2016, Jorge *et al.* 2016). La sensibilidad de estos grupos a los cambios locales en su hábitat se debe principalmente a sus características ecofisiológicas, su baja capacidad de dispersión y su alta filopatría (Cushman 2006). Diversas investigaciones han encontrado que algunas de las características locales del hábitat, que se relacionan con la presencia/ausencia de estos taxa incluyen el tamaño de los parches del hábitat (Riemann *et al.* 2015 Almeida-Gomes *et al.* 2016, Russildi *et al.* 2016), la estructura de la vegetación (Wanger *et al.* 2010, Trimble & van Aarde 2014, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015), la presencia de cuerpos de agua (Vallan 2000, Suazo-Ortuño *et al.* 2011, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015, Mosher & Bateman 2016) y una alta variedad de microhábitat (Gillespie *et al.* 2012, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015).

Con el aumento de la deforestación y otras perturbaciones en los bosques tropicales (e.g. tala selectiva, defaunación, contaminación), la conservación de los grupos más sensibles a estas alteraciones, como los anfibios y reptiles, dependerá no sólo de la protección de los parches de bosque remanente (e.g. Riemann *et al.* 2015), sino también de la calidad ecológica de la matriz antropogénica que los rodea. En este sentido, numerosos estudios han demostrado la importancia de algunos tipos de agroecosistemas para la conservación de la biodiversidad a nivel paisaje, al constituir matrices ecológicamente “amigables” que permitan la persistencia y/o movilidad de muchos taxa (Altieri 1999, Moguel & Toledo 1999, García *et al.* 2006, Borkhataria *et al.* 2012). Entre los agroecosistemas con mayor valor ecológico figuran aquellos en los que el cultivo de interés crece bajo un dosel de árboles nativos, como puede ocurrir con el café y el cacao de sombra (Altieri 1999, Perfecto & Vandermeer 2008). Estos tipos de agroecosistemas poseen una vegetación estructuralmente compleja (Mogel & Toledo 1999, Rice & Greenberg 2000) que proporciona condiciones microclimáticas adecuadas y una amplia disponibilidad de recursos, favoreciendo el mantenimiento de diversos grupos de organismos en los paisajes antropogénicos (Altieri 1999, Pineda *et al.* 2005, Borkhataria *et al.* 2012, Cassano *et al.* 2012, Teixeira *et al.* 2015).

Si bien existe un número creciente de estudios enfocados en evaluar el valor ecológico de este tipo de agroecosistemas como hábitat para diversos grupos animales, todavía son relativamente pocos los trabajos que se han realizado para anfibios y reptiles (ver Palacios *et al.* 2013). Además, la respuesta de los anfibios y reptiles a las características de los agroecosistemas parece ser variable y en algunos casos contrastante (Gamage *et al.* 2008, Borkhataria *et al.* 2012, Palacios *et al.* 2013, Gallmetzer & Schulze 2015). Estas diferencias no solo ocurren entre taxa, sino también para el mismo taxón entre distintos estudios. Por ejemplo, algunas investigaciones reportan mayor densidad de especies en bosque que en plantaciones de cacao bajo sombra (Lieberman 1986, Heinen 1992), mientras otras reportan lo contrario (Whitfield *et al.* 2007). Además, se conoce muy poco acerca de cuáles son las características bióticas y abióticas a escala local, i.e. dentro de los agroecosistemas, que explican la presencia o abundancia de las diferentes especies, y las evidencias que existen no son concluyentes. Por ejemplo, la disminución en la abundancia de algunas especies de anuros arborícolas y terrestres se relaciona de manera directa con la

pérdida de cobertura del dosel en algunos agroecosistemas (Pineda & Halffter 2004), pero este mismo cambio en la vegetación puede promover un aumento en la abundancia de algunas especies de lagartijas (Macip-Ríos & Muñoz-Alonso 2008).

Los agroecosistemas no sólo son valiosos en términos del hábitat potencial que pueden ofrecer a muchas especies, sino también como elemento del paisaje que puede facilitar el movimiento de los individuos entre parches de bosque (Altieri 1999, Moguel & Toledo 1999). En este sentido, los agroecosistemas bajo sombra pueden constituir matrices relativamente permeables en paisajes antropogénicos, lo cual aumenta la probabilidad de recolonización de las especies y por tanto disminuye la probabilidad de extinción (Perfecto & Vandermeer 2008). Dado que los anfibios y los reptiles tienen baja movilidad, evaluar la permeabilidad potencial de este tipo de cultivos para estos taxa es particularmente valioso (Cline & Hunter 2016).

El principal objetivo de esta investigación fue evaluar la importancia que un agroecosistema de cacao bajo sombra tiene como hábitat para los ensambles de anfibios y reptiles, y como potencial elemento conector a nivel del paisaje en la Selva Lacandona, en el sur de México. En particular con esta investigación se pretendió responder las siguientes preguntas: (i) ¿Cómo varía la composición y estructura de los ensambles de anfibios y reptiles entre un cacaotal bajo sombra y un área adyacente de bosque conservado?; (ii) ¿Cuáles son las características ambientales locales, del cacaotal y del bosque, que se relacionan en mayor medida con la estructura de los ensambles de anfibios y reptiles?; (iii) ¿Existe evidencia de que los cacaotales bajo sombra, podrían ser considerados matrices permeables, en un paisaje antropogénico, para los ensambles de anfibios y reptiles?

2. OBJETIVOS

2.1 General

Evaluar la importancia de un agroecosistema de cacao bajo sombra con manejo rústico cómo hábitat para los ensambles de anfibios y reptiles, y como potencial elemento conector a nivel del paisaje.

2.2 Particulares

- a) Comparar la composición de especies y la estructura de los ensambles (índices de diversidad 0D , 1D , 2D y abundancias) de anfibios y reptiles en dos tipos de vegetación: cacaotal bajo sombra y bosque conservado.
- b) Determinar cuáles son las características ambientales de ambos tipos de vegetación (cacaotal y bosque), medidas a una escala espacial local, que se relacionan con la estructura de los ensambles de anfibios y reptiles.
- c) Determinar de manera indirecta si los cultivos de cacao bajo sombra pudieran constituir una matriz permeable para los ensambles de anfibios y reptiles en la zona de estudio.

3. ANTECEDENTES

3.1 Importancia de los agroecosistemas bajo sombra para la conservación de la biodiversidad tropical

Actualmente las actividades agropecuarias y forestales están provocando la pérdida de cobertura forestal en los bosques tropicales del mundo (Hansen *et al.* 2013, Achard *et al.* 2014, Newbold *et al.* 2015). Esta pérdida genera, frecuentemente, paisajes constituidos por un mosaico de tipos de vegetación antrópica y remanentes de vegetación natural (Perfecto & Armbrecht 2003, Didham *et al.* 2012). Esta modificación de los ecosistemas naturales ha provocado cambios fuertes en los componentes de la biodiversidad, especialmente en las comunidades de plantas y animales (Brook *et al.* 2003, Jantz *et al.* 2015, Barlow *et al.* 2016).

Dado que las actividades agropecuarias siguen extendiéndose en los paisajes tropicales (Achard *et al.* 2014), y lo seguirán haciendo, las propuestas para la conservación de la biodiversidad consideran que ésta no puede depender únicamente de las áreas naturales protegidas y de los remanentes de vegetación original (Moguel & Toledo 1999, Palacios *et al.* 2013). Bajo este contexto, desde hace más de una década se le ha dado mucho énfasis a un nuevo paradigma de la conservación, el cual se enfoca en el papel que pueden jugar ciertos agroecosistemas, como matrices ecológicamente amigables para la biodiversidad tropical en paisajes antropogénicos (Moguel & Toledo 1999, Vandermeer & Perfecto 2007, Perfecto & Vandermeer 2008).

Entre los agroecosistemas que pueden ser de alto valor para la conservación de la biodiversidad en paisajes tropicales antropogénicos, figuran aquellos cultivos que crecen bajo un dosel de árboles nativos (e.g. cacao y café bajo sombra). No obstante, no todas las plantaciones bajo sombra tienen la misma calidad ecológica para la biodiversidad. La calidad de estas matrices dependerá, en gran medida, de dos aspectos, que a su vez se relacionan: la intensidad de manejo del cultivo y la complejidad de la vegetación (Altieri 1999, Moguel & Toledo 1999, Bhagwat *et al.* 2008). Además, cuando estos agroecosistemas son abandonados, un tercer aspecto, la edad de abandono del cultivo también cobra gran importancia (Mang & Brodie 2015). Se ha visto que los cafetales y cacaotales pueden mostrar gran variación en su manejo y en las características de la

vegetación que mantienen, distinguiéndose varios tipos de sistemas: (i) sistemas tradicionales con baja intensidad de manejo y alta complejidad de la vegetación (e.g. cultivo rústico y policultivo tradicional), en los que el cultivo se inserta bajo la sombra del dosel de árboles nativos; (ii) sistemas con niveles de manejo y complejidad intermedios en cual la sombra es proporcionada por especies arbóreas de interés comercial (e.g. policultivo comercial); y, (iii) sistemas con alta intensidad de manejo y baja complejidad de la vegetación (e.g. monocultivos con o sin sombra; Moguel & Toledo 1999, Rice & Greenberg 2000).

Agroecosistemas en los que la intensidad de manejo es alta y la vegetación original ha sido fuertemente alterada muestran fuertes efectos negativos sobre la biodiversidad, en comparación con otros tipos de matrices antropogénicas (Altieri 1999, Perfecto & Vandermer 2008). Por otro lado, agroecosistemas bajo sombra con manejos tradicionales o rústicos, presentan muchas características similares al bosque y pueden servir como hábitat alternativo, permanente o temporal para una amplia variedad de especies (Moguel & Toledo 1999, Faria *et al.* 2007, Cassano *et al.* 2012, Zárate *et al.* 2014). Numerosos estudios han mostrado que en agroecosistemas de este tipo, la cobertura de un dosel diverso de especies nativas estabiliza las condiciones abióticas y proporciona un gran número de microambientes (e.g. hojarasca, troncos en descomposición) y recursos, favoreciendo la presencia de diversos grupos animales (e.g. hormigas, Perfecto & Armbrrecht 2003; escarabajos, Pineda *et al.* 2005, Santos 2015; anfibios, Pineda *et al.* 2005, Wanger *et al.* 2009, 2010, Díaz 2010, Murrieta-Galindo *et al.* 2013, Teixeira 2015; reptiles, Amo *et al.* 2007, Faria *et al.* 2007, Macip-Ríos & Muñoz Alonso 2008, Wanger *et al.* 2009, 2010; Díaz 2010, aves, Castaño-Villa *et al.* 2014; mamíferos, Gallina *et al.* 1996, Ramírez & Simonetti 2011, Cassano *et al.* 2012, Zárate *et al.* 2014). Estos estudios confirman que ciertas plantaciones bajo sombra pueden permitir la permanencia y/o el flujo de la biodiversidad en paisajes en los que la vegetación natural se encuentra fragmentada o incluso ausente.

3.2 Anfibios y reptiles en agroecosistemas bajo sombra.

Los anfibios y los reptiles son grupos de animales altamente sensibles a la modificación de su hábitat natural (Böhm *et al.* 2013, Catenazzi 2015, Tuberville *et al.* 2015). Entre otras amenazas, la pérdida de la cobertura forestal se relaciona directamente con un rápido declive de sus poblaciones en paisajes tropicales fragmentados (Alford & Richards 1999, Gibbons 2000, Gardner *et al.* 2007, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015). En este sentido, y al igual que para otros organismos, algunos agroecosistemas bajo sombra pueden ser un hábitat temporal y/o permanente para estos taxa, pero la información al respecto es relativamente escasa (Gardner *et al.* 2007, Palacios *et al.* 2013). Esta falta de información dificulta la toma de decisiones sobre acciones para la conservación de estos dos grupos de animales en paisajes antropogénicos (Palacios *et al.* 2013).

Aunque escasos, algunos estudios han intentado determinar cuáles son las características de los agroecosistemas que propician la presencia de anfibios y reptiles. En cafetales bajo sombra se ha observado que la inclusión de elementos del bosque primario, como plantas nativas, mayor cobertura del dosel y una alta complejidad en la estructura física de la vegetación generan condiciones microambientales favorables para la persistencia de ambos taxa (Macip-Ríos & Casas-Andreu 2008, González-Romero & Murrieta-Galindo 2008, Díaz 2010). Por ejemplo, Macip-Ríos y Muñoz-Alonso (2008) encontraron que la diversidad elevada de lagartijas en cafetales de sombra tradicionales estuvo relacionada con una alta cantidad de microhábitat disponibles. Asimismo, Murrieta-Galindo *et al.* (2013) observaron que la diversidad de anfibios en dos diferentes cultivos de café bajo sombra (policultivo tradicional y monocultivo semi-sombreado) se relacionó positivamente con la complejidad estructural de la vegetación y el área de las plantaciones.

De manera similar a los cafetales de sombra, en cacaotales de sombra también se ha visto que la complejidad de la vegetación está asociada con la alta diversidad de anfibios y reptiles (Wanger *et al.* 2010). Existe evidencia de que la heterogeneidad microambiental, y otro tipo de factores como la profundidad de hojarasca, afectan las abundancias y diversidades de los ensambles de anfibios y reptiles que habitan en el sotobosque de los cacaotales (Lieberman 1986, Heinen 1992, Wanger *et al.* 2009, 2010, Teixeira *et al.* 2015). Por ejemplo, Whitfield *et al.* (2007) reportaron que la densidad de anfibios y reptiles en bosques húmedos de Costa Rica había disminuido en un 75% en un período de 35 años, y

que este cambio estaba asociado a una disminución de la hojarasca ocasionada posiblemente por el cambio climático. No obstante, en ese mismo trabajo se reportó que los cacaotales bajo sombra presentaban un leve incremento en la herpetofauna del sotobosque, asociado a grandes acumulaciones de hojarasca en el agroecosistema. Asimismo, otros factores que han sido vistos como positivos para la fauna de los anfibios y reptiles que habita en los cacaotales bajo sombra, son la presencia de ramas y troncos caídos en el suelo, una alta densidad de arbustos (Wanger *et al.* 2009), la presencia de estanques temporales y permanentes, la abundancia de bromelias (Teixeira *et al.* 2015), la presencia de remanentes de bosque primario en el paisaje (Faria *et al.* 2007), y para en el caso de los cacaotales no activos, el tiempo de transcurrido desde el abandono de los mismos (Heinen *et al.* 1992).

Como se mencionó anteriormente, algunos agroecosistemas bajo sombra, además de ser hábitat adecuado para diversos taxa, también pueden ser considerados como una matriz relativamente permeable que facilite la dispersión de especies en un paisaje antropogénico (Altieri 1999, Moguel & Toledo 1999). Considerando las amenazas que el cambio de uso de suelo conlleva para la herpetofauna, es de suma importancia conocer más sobre la función que diversas matrices, pueden desempeñar como elementos conectores en los paisajes antropogénicos, y de esta manera disminuir la probabilidad de extinciones locales y regionales (Kurz *et al.* 2014, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015, Costa *et al.* 2016). Por ejemplo, algunos estudios con anfibios consideran que el grado de permeabilidad de un agroecosistema depende de su calidad ecológica para este grupo de animales, la cual está asociada positivamente con la variedad de microhábitat y/o la presencia de ciertas características indispensables (e.g. altos niveles de humedad para salamandras) que a su vez ayudan a mitigar los riesgos de mortalidad (Vos *et al.* 2007, Cosentino *et al.* 2011, Nowakowski *et al.* 2015, Cline & Hunter 2016).

4. MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la Selva Lacandona, en la zona antropogénica al este del río Lacantún y al sureste de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Chiapas, México). La vegetación primaria dominante es bosque tropical perennifolio (INE 2000, Rzedowski 2006). Se trabajó en un área de *ca.* 100 ha cubierta por cacaotales de sombra bajo manejo rústico y con baja intensidad de uso (ver abajo), y en el remanente de bosque tropical colindante, el cual tiene más de 2000 ha (Figura 1). El sitio de estudio se encuentra ubicado en el Ejido de Playón la Gloria (16°9'20''N, 90°53'50''O), en el Municipio de Marqués de Comillas. El clima es cálido húmedo con lluvias casi todo el año; la precipitación anual es de 2,500-3,500 mm y la temperatura media anual varía entre 24 y 26 °C (Estrada *et al.* 2008).

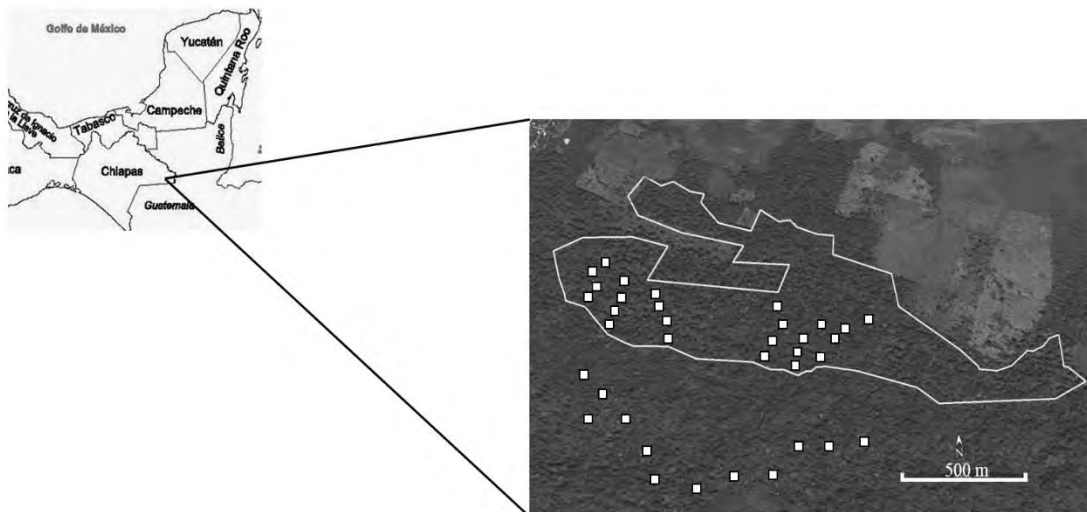


Figura 1. Mapa del sitio de estudio mostrando su localización en el estado de Chiapas, en el sureste de México (izquierda) y la ubicación de los dos tipos de cobertura vegetal estudiados (derecha): cacao bajo sombra (área dentro del polígono delimitado con una línea blanca) y bosque tropical (área al sur del polígono). Los cuadrados blancos corresponden a las parcelas establecidas para el registro de anfibios y reptiles.

La Selva Lacandona representa una de las zonas con más alta diversidad de vertebrados terrestres en Mesoamérica (INE 2000). Existen registradas un total de 112 especies de mamíferos (Medellín 1994), 345 especies de aves (González-García 1993), 89 especies de reptiles y 36 especies de anfibios (Hernández-Ordóñez *et al.* 2014). Sin embargo, desde la década de los 70's la deforestación anual ha aumentado debido al avance de la frontera agrícola y ganadera (De Jong *et al.* 2000, Carabias *et al.* 2012).

La introducción del cultivo de cacao en la región inició en la década de los 80's. Los pobladores sembraron y cultivaron las plantas de *Theobroma cacao* de manera tradicional bajo la sombra del dosel del bosque tropical. En el año 2005 llegó a la región una plaga del cacao, el hongo (*Moniliophthora forreri*) provocando una grave disminución en la producción y el consecuente abandono o tala de las plantaciones.

El área de cacao rústico en la que se trabajó está compuesta por 15 parcelas (cada una entre 4 y 7 ha) pertenecientes a diferentes dueños (Zárate *et al.* 2014, Santos 2015). En algunas de las parcelas, el cultivo se encuentra abandonado, mientras que en otras se lleva a cabo un manejo de baja intensidad, con aprovechamiento ocasional del cacao, madera, y otros productos forestales para el autoconsumo (Carabias *et al.* 2012, Zárate *et al.* 2014). El bosque conservado adyacente a la superficie de plantaciones de cacao constituye una reserva ejidal.

4.2 Diseño del estudio

Entre mayo y junio del 2015 se establecieron 36 parcelas de 25 x 25 m: 24 en el cacao y 12 en el bosque. Todas las parcelas del bosque y la mitad de las parcelas del cacao (12) se usaron para abordar los objetivos 1 y 2. Para abordar el objetivo 3 se usaron las 24 parcelas de cacao (6 por cada una de cuatro distancias con respecto al bosque) y 6 parcelas del bosque (ver abajo). Las parcelas ubicadas en el cacao fueron colocadas a lo largo de seis líneas aproximadamente perpendiculares al borde entre el cacaotal y el bosque (Figura 1). Las líneas estuvieron separadas entre sí por 100 m y en cada línea se colocaron cuatro parcelas separadas entre sí por 50 m. La primera parcela de cada la línea se ubicó a 50 m del borde con el bosque, la segunda a 100 m, la tercera a 150 m y la cuarta a 200 m. Las 12 parcelas del bosque fueron colocadas de manera aleatoria, pero manteniendo una separación de 100 m entre parcelas y una distancia ≥ 200 m del borde con el cacao.

4.3 Muestreo de anfibios y reptiles

En la temporada de lluvias, durante junio y julio del 2015, utilizando la técnica de registro por conteos visuales (Doan 2003, Hernández-Ordóñez *et al.* 2015) se registraron los anfibios y reptiles del sotobosque encontrados en cada una de las 36 parcelas. En cada parcela se establecieron tres transectos paralelos de 25 x 3 m (en dos bordes y en la parte central), en los cuales tres personas realizaron la búsqueda de individuos, desde el suelo y hasta una altura de 2 m. El tiempo de búsqueda de cada muestreo fue de 90 minutos por parcela, divididos equitativamente en un período diurno (llevado a cabo entre 09:00-12:00 hrs) y uno nocturno (entre 19:00-21:00 hrs), para cubrir de esta manera los horarios de mayor actividad de las especies (Jones 1986). Cada parcela fue muestreada en dos ocasiones dejando un intervalo de por lo menos 15 días entre ambos muestreos. Los datos de ambos muestreos se agruparon, de tal manera que para cada parcela se tuvo un esfuerzo de muestreo total de 180 minutos.

Para la identificación de los organismos se utilizaron guías de campo de anfibios y reptiles (Campbell 1999, Lee 2000). La taxonomía utilizada fue de acuerdo al Amphibian Data Base (Frost 2016) y el Reptile Data Base (Uetz & Hošek, 2015). Para evitar registrar un mismo individuo más de una vez, se usaron diferentes técnicas de marcaje de acuerdo a la biología de las diferentes especies. Para las lagartijas se colocó una marca sobre su dorso utilizando un marcador permanente (Mellor *et al.* 2004, Ferner & Plummer 2016). Para las serpientes, se removió una parte de las escamas ventrales con tijeras (por lo menos 5 anteriores a la escama anal; Brown & Parker 1976, Ferner & Plummer 2016). Para los anfibios se tomaron fotografías, y se usó el patrón de manchas del cuerpo para identificar individuos re-capturados (Bradfield 2004, Kenyon *et al.* 2009).

4.4 Características del hábitat

Con base en la literatura (e.g. Wanger *et al.* 2009, Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2015), así como experiencia propia y de otros herpetólogos, se escogieron 11 variables ambientales locales que pudieran ser importantes en determinar la estructura y composición de los ensambles de anfibios y reptiles tropicales. Estas características del hábitat se midieron en las 36 parcelas. Para algunas variables (1–6 en la lista de abajo) sus valores fueron registrados en cinco puntos de cada parcela (las cuatro esquinas y el centro),

obteniéndose posteriormente un valor promedio por variable, por parcela (Wanger *et al.* 2010). Otras variables (7–11) fueron cuantificadas mediante una sola medición por parcela. Las variables medidas se describen a continuación.

- 1) Profundidad de la hojarasca. Se registró este dato en un cuadro de 1 x 1 m, midiendo con una regla la distancia entre el suelo y la altura máxima de la capa de hojarasca.
- 2) Porcentaje de la cobertura de hojarasca. Se estimó utilizando un cuadro de madera de 1 x 1 m subdividido con una cuerda en cuatro cuadrantes. Para cada cuadrante se registró la presencia/ausencia de hojarasca; el valor del porcentaje de cobertura pudo tomar los siguientes valores: 0, 25, 50, 75 y 100%.
- 3) Altura máxima del dosel superior. Estimada de manera visual (siempre por la misma persona).
- 4) Densidad de herbáceas. En un cuadro de 3 x 3 m se contó el número de herbáceas. En casos de alta densidad de herbáceas, se utilizó un cuadrado de 1 x 1 m. Se estimó la densidad como número de individuos en 9 m².
- 5) Densidad de plantas arbustivas. Se estimó la densidad de plantas arbustivas de manera similar a las herbáceas.
- 6) Intensidad de luz. Se midió a nivel del sotobosque a una altura aproximada de 1.2 m, utilizando un fotómetro-luxómetro con salida analógica y función de respuesta lenta marca Extech. Las mediciones se hicieron en la hora crepuscular (18:00-18:15 hrs.), evitando la luz directa de los rayos de sol.
- 7) Presencia/ausencia de humus. En el centro del cuadrado de 1 x 1 m (ver arriba) se removió la hojarasca para determinar la presencia/ausencia de la capa de restos orgánicos en descomposición en el suelo (humus). Para cada parcela se calculó la frecuencia de cuadros de 1 x 1 m con presencia de humus
- 8) Densidad de troncos y lianas en el suelo. Se contaron, a lo largo de los tres transectos de 25 x 3 m usados para la búsqueda de anfibios y reptiles (ver arriba), todos troncos caídos y lianas en el suelo que tuvieran un diámetro ≥ 10 cm.
- 9) Densidad de árboles (individuos). Se contaron, a lo largo del recorrido de los tres transectos todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm.

10) Presencia de cuerpos de agua (e.g. charcas temporales). Se consideraron presentes cuando estuvieron dentro de las parcelas o a una distancia de hasta los 5 m más allá del borde de estas.

11) Distancia del punto central de la parcela al arroyo más cercano. Se midió usando un GPS Garmin 72 H.

Cabe señalar que también se midieron otras variables que posteriormente fueron excluidas de los análisis debido a la alta correlación que presentaban con otras variables y/o debido a la poca variación que presentaron en sus valores. Estas variables fueron: la presencia de distintos estratos arbustivos y del dosel, la temperatura del ambiente y la humedad.

4.5 Análisis de datos

Comparación de la estructura y composición de los ensambles de anfibios y reptiles del cacao vs. bosque

Para abordar este objetivo se usaron los datos de las 12 parcelas de bosque y se compararon con los datos obtenidos en 12 parcelas de las 24 establecidas en el cacao. Para esta comparación se usaron las parcelas del cacao que estuvieron a 100 m y a 200 m del borde del bosque; de esta manera, tanto en el bosque como en el cacao, la distancia mínima entre parcelas analizadas fue de aproximadamente 100 m. Los análisis se hicieron por separado para anfibios y reptiles.

Para describir visualmente la estructura y composición de los ensambles se construyeron gráficos de rango abundancia (Feinsinger 2003, Magurran 2004). Para comparar la riqueza de especies en los dos hábitat se hizo un análisis con curvas de rarefacción y extrapolación de las muestras, usando del programa iNEXT online (Chao & Hsieh 2016). Los intervalos de confianza al 95% se calcularon con base en el método de bootstrap con 60 repeticiones.

Para determinar si había diferencias en la estructura de los ensambles en cacaotal vs. bosque se analizaron las variables de respuesta número de individuos (abundancia) y tres medidas de diversidad verdadera (Jost 2006): número efectivo total de especies (0D), número efectivo de especies ‘comunes o típicas’ (1D) y número de efectivo de especies ‘dominantes ó muy abundantes’ (2D). Cada variable de respuesta se analizó mediante un

modelo linear generalizado en el programa estadístico JMP 8 (SAS Institute 2008), con un factor explicativo fijo y categórico (tipo de hábitat). Las métricas de diversidad verdadera fueron estimadas con el paquete ‘entropart’ (Marcon & Hérault 2015) en el programa R ver. 3.3.1 (R Core Team 2016). Previamente se calculó la cobertura de cada parcela con el paquete ‘entropart’ (Marcon & Hérault 2015) en el programa R ver. 3.3.1 (R Core Team 2016). Se excluyeron las parcelas que presentaron cobertura baja (< 70 %; Tabla 1).

Para evaluar diferencias en la composición de los ensambles se emplearon análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), usando la medida de distancia ecológica Bray-Curtis, y basados tanto en matrices de incidencia (presencia/ausencia) como de abundancia. Las significancias de las agrupaciones fueron determinadas mediante análisis de MANOVA siguiendo el criterio de Roy (Nadler & Johnstone 2011), seleccionando como variables dependientes los dos principales ejes del NMDS, y como variable independiente el tipo de hábitat. Los NMDS fueron realizados con la paquetería ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2016) del programa R y los MANOVA’s con el programa Data Desk ver. 6.1 (Velleman 1997).

Relaciones de las características del hábitat con los ensambles de anfibios y reptiles en cacao y bosque

Para abordar este objetivo se hicieron análisis separados para cada tipo de vegetación y para cada grupo animal, utilizando las parcelas del objetivo anterior (i.e. $n = 12$). En primer lugar, se hizo un análisis exploratorio mediante estadísticas descriptivas de cada una de las 11 características del hábitat medidas. Posteriormente, con el fin de reducir y sintetizar la dimensión de las variables ambientales en pocas variables compuestas o ejes, se llevaron a cabo análisis de componentes principales (ACP) con el paquete ‘vegan’ (Oksanen *et al.* 2016) del programa R. Para determinar la relación de las variables ambientales con las variables de estructura de los ensambles (abundancia, 0D , 1D , 2D), se calcularon modelos lineares generalizados, utilizando como variables explicativas los valores de los componentes principales.

Para interpretar más fácilmente los resultados de los GLM’s para las variables de respuesta que mostraron relación significativa con los componentes principales, se hicieron

correlaciones simples no paramétricas (Spearman) entre dichas variables y las variables ambientales.

Tabla 1. Cobertura de la muestra estimada para cada una de las parcelas del cacao y del bosque usadas para los objetivos 1 y 2. Con un asterisco se destacan las parcelas donde se obtuvieron coberturas menores al 70% y que fueron excluidas de los análisis para las comparaciones de las diversidades verdaderas del orden 1 y 2 entre tipos de vegetación.

Parcela	Anfibios ⁰ D	Cobertura (%)	Reptiles ⁰ D	Cobertura (%)
Cacao 1	6	83	4	95
Cacao 2	6	100	6	95
Cacao 3	8	98	9	81
Cacao 4	5	64*	7	92
Cacao 5	5	50*	7	96
Cacao 6	9	79	4	98
Cacao 7	7	88	8	93
Cacao 8	6	80	4	95
Cacao 9	6	96	5	97
Cacao 10	9	94	6	95
Cacao 11	6	97	8	88
Cacao 12	7	72	4	97
Bosque 1	0	0*	4	85
Bosque 2	9	43*	6	89
Bosque 3	5	97	9	87
Bosque 4	5	76	7	78
Bosque 5	7	88	7	95
Bosque 6	2	83	4	98
Bosque 7	6	87	8	94
Bosque 8	6	97	4	93
Bosque 9	5	86	5	91
Bosque 10	6	88	6	97
Bosque 11	5	96	8	83
Bosque 12	6	87	4	98

Permeabilidad del cacao para los ensambles de anfibios y reptiles

Debido a la baja movilidad de los taxa focales (Cushman 2006) es difícil medir la permeabilidad de la matriz directamente (i.e. cuantificando el movimiento de individuos) a corto plazo. En este estudio usamos como variables sustitutas de permeabilidad la abundancia (Joly *et al.* 2001), número de especies y composición de los ensambles de anfibios y reptiles en el cacaotal a diferentes distancias de la fuente de organismos, i.e. del bosque. Asumimos que, si el cacaotal es una matriz permeable las abundancias y riquezas de los ensambles no disminuirían a medida que aumente la distancia con respecto al bosque, y la composición de los ensambles tampoco cambiaría conforme aumente la distancia del bosque. El caso contrario ocurriría si el cacaotal fuera una matriz poco permeable. Para este objetivo, se utilizaron los datos de 6 parcelas en el bosque (a manera de punto de referencia ó distancia 0 m; se seleccionaron las 6 parcelas más cercanas al borde con el cacao y que presentarán registros de ambos taxa) y las 24 parcelas en el cacao en 4 distancias con respecto al borde del bosque (50, 100, 150 y 200 m), teniendo así seis repeticiones por distancia.

En primer lugar, se construyeron curvas de rarefacción con el programa iNEXT (Chao & Hsieh 2016) y curvas de rango abundancia (Feinsinger 2003, Magurran 2004) para las cuatro distancias en el cacao y para las parcelas del bosque. Para identificar las diferencias en la composición de las especies se hicieron ordenaciones mediante escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), usando como distancia ecológica el índice de Bray-Curtis, tanto para datos de incidencia como para datos de abundancia. Posteriormente para determinar las significancias de las agrupaciones, se calcularon MANOVA's siguiendo el criterio de Roy, usando como variables dependientes los dos principales ejes del NMDS, y como variable independiente el tipo de hábitat. Asimismo, en los tratamientos donde se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) se hicieron pruebas *a posteriori* con la prueba de diferencia mínima significativa (LSD) para identificar diferencias entre las parcelas del bosque con respecto a las parcelas de las cuatro diferentes distancias en el cacaotal.

Para determinar el grado de similitud entre las distancias se calculó con el programa Biodiversity Pro ver. 2 (McAleece *et al.* 1997), el índice de Sørensen (Magurran 2004), para datos de abundancia e incidencia. Los valores de estos índices oscilan entre 0, cuando

las composiciones de especies son completamente diferentes y 1, cuando son idénticas. Asimismo, se realizaron correlaciones entre los valores de los índices de similitud entre el cacao y bosque y la distancia con respecto al bosque.

Finalmente, para analizar el efecto de la distancia sobre la estructura de la comunidad, se analizaron dos variables de respuesta, abundancia y 0D , con modelos lineales generalizados y con la distancia respecto al bosque como variable explicativa continua.

5. RESULTADOS

5.1 Estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles del cacao y bosque

A partir de 12 parcelas muestreadas en el cacao bajo sombra y 12 en el bosque adyacente, se registraron 438 anfibios pertenecientes a 9 familias y 19 especies, así como 1,217 reptiles pertenecientes a 11 familias y 35 especies (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de especies y sus abundancias totales para anfibios y reptiles registrados en el sotobosque (0–2 m de altura) en 12 parcelas (25 x 25 m) de cacao bajo sombra y 12 parcelas de bosque. Cada parcela tuvo un esfuerzo de muestreo de 2 x 90 minutos de búsqueda x 3 personas. La última columna incluye los códigos, letras para anfibios y números para reptiles, con los cuales se identifica a las especies en la Figura 3. Con asteriscos se destacan las especies que fueron exclusivas de cacao (*) y bosque (**).

Clase Amphibia	Cacao	Bosque	Código
Orden Anura			
Familia Bufonidae			
<i>Incilius campbelli</i>	53	18	M
<i>Incilius macrocristatus</i> *	4	0	N
<i>Incilius valliceps</i>	13	14	O
<i>Rhinella horribilis</i>	2	7	S
Familia Centrolenidae			
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i> *	15	0	L
Familia Craugastoridae			
<i>Craugastor laticeps</i>	114	40	E
<i>Craugastor loki</i>	27	17	F
<i>Craugastor palenque</i>	7	4	G
<i>Craugastor psephosypharus</i> **	0	1	H
Familia Eleutherodactylidae			
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	6	17	J
Familia Hylidae			
<i>Smilisca baudinii</i>	7	6	U
<i>Tlalocohyla loquax</i> *	1	0	V
<i>Trachycephalus typhonius</i> **	0	3	W
Familia Microhylidae			
<i>Gastrophryne elegans</i>	5	1	K
Familia Phyllomedusidae			
<i>Agalychnis callidryas</i> **	0	1	A
Familia Ranidae			
<i>Lithobates maculatus</i> *	6	0	P
<i>Lithobates vaillanti</i>	3	1	Q

Tabla 2 (continuación)

Orden Urodela

Familia Plethodontidae

<i>Bolitoglossa mulleri</i>	3	2	C
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	29	11	D
Total de individuos de anfibios	295	143	
Total de especies de anfibios	16	15	

Clase Reptilia	Cacao	Bosque	Código
-----------------------	--------------	---------------	---------------

Orden Squamata

Suborden Lacertilia

Familia Corytophanidae

<i>Basiliscus vittatus</i>	1	1	8
<i>Corytophanes cristatus</i> **	0	4	17

Familia Dactyloidae

<i>Anolis biporcatus</i> **	0	1	2
<i>Anolis capito</i>	2	6	3
<i>Anolis lemurinus</i>	3	1	4
<i>Anolis pentaprion</i> **	0	1	5
<i>Anolis rodriguezii</i>	8	8	6
<i>Anolis uniformis</i>	550	474	7

Familia Eublepharidae

<i>Coleonyx elegans</i> **	0	6	13
----------------------------	---	---	-----------

Familia Scincidae

<i>Mesoscincus schwartzei</i>	1	1	23
<i>Plestiodon sumichrasti</i> *	1	0	28
<i>Scincella cherriei</i>	40	18	33

Familia Sphaerodactylidae

<i>Sphaerodactylus glaucus</i> *	2	0	35
----------------------------------	---	---	-----------

Familia Teiidae

<i>Holcosus festivus</i>	2	7	18
--------------------------	---	---	-----------

Familia Xantusiidae

<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	5	4	20
<i>Lepidophyma sp.</i> *	1	0	21

Suborden Ophidia

Familia Boidae

<i>Boa imperator</i> *	1	0	9
------------------------	---	---	----------

Familia Colubridae

<i>Amastridium sapperi</i>	1	1	1
<i>Clelia clelia</i> **	0	1	12
<i>Coniophanes bipunctatus</i> *	5	0	14
<i>Coniophanes fissidens</i>	5	1	15
<i>Coniophanes imperialis</i> **	0	4	16

Tabla 2 (continuación)

<i>Imantodes cenchoa</i>	2	6	19
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2	1	22
<i>Ninia diademata</i>	4	1	25
<i>Ninia sebae</i> **	0	2	26
<i>Oxybelis aeneus</i> **	0	1	27
<i>Pliocercus elapoides</i>	1	1	29
<i>Rhadinaea decorata</i>	3	1	31
<i>Scaphiodontophis annulatus</i> **	0	2	32
<i>Sibon dimidiatus</i> *	1	0	34
<i>Spilotes pullatus</i> *	1	0	36
Familia Elapidae			
<i>Micrurus diastema</i>	1	3	24
Familia Viperidae			
<i>Bothriechis schlegelii</i> *	1	0	10
<i>Porthidium nasutum</i>	8	8	30
Total de individuos de reptiles	652	565	
Total de especies de reptiles	26	27	

Las curvas de rarefacción mostraron que, para ambos taxa, la riqueza de especies fue similar en los dos tipos de vegetación. Sin embargo, para los anfibios se observó una asíntota más clara (Figura 2). En las curvas de rango abundancia se observó que, en general, los ensambles de anfibios fueron más equitativos que los ensambles de reptiles, en ambos tipos de hábitat (Figura 3). Al comparar cada taxa entre hábitat, no se observaron diferencias en las pendientes (Anexo 1). Las dos especies más abundantes, tanto de anfibios (*Craugastor laticeps* e *Incilius campbelli*) como reptiles (*Anolis uniformis* y *Scincella cherrieri*), fueron las mismas para ambos hábitat (Figura 3).

En el caso de los anfibios se registraron 4 especies exclusivas del cacao y 3 del bosque (Tabla 2). En los reptiles 7 especies fueron únicamente registradas en el cacao y 8 fueron exclusivas del bosque maduro (Tabla 2). Asimismo, algunas especies de anfibios (*Craugastor laticeps*, *Incilius campbelli*, *Craugastor loki*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Bolitoglossa rufescens*) y reptiles (*Anolis uniformis* y *Scincella cherrieri*) presentaron una abundancia absoluta mayor en los cacaotales que en el bosque. Por otro lado, solamente dos especies de anfibios (*Eleutherodactylus leprus* y *Rhinella horribilis*) mostraron cierta tendencia a ser más abundantes en bosque que en cacao (Tabla 2).

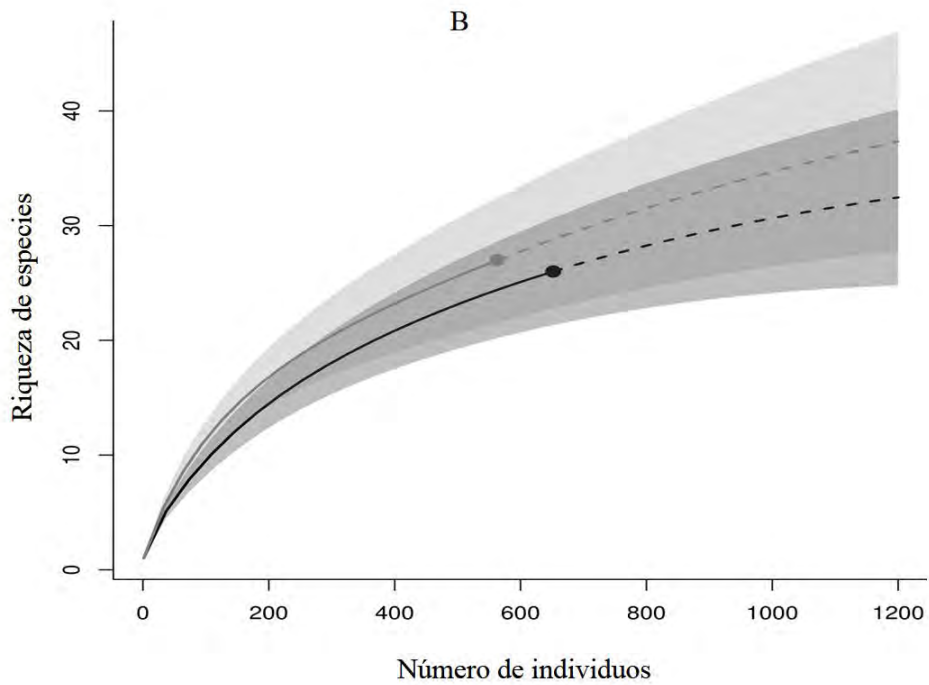
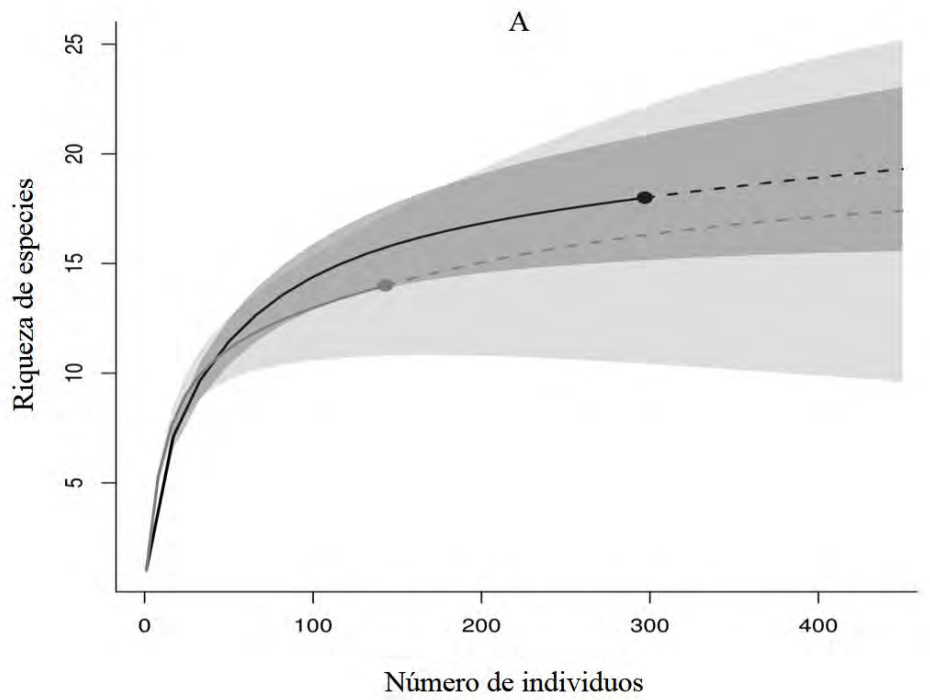


Figura 2. Curvas de rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) registrados en cacao bajo sombra (línea negra) y el bosque (línea gris). Las áreas gris claro y gris oscuro representan los intervalos de confianza de 95%.

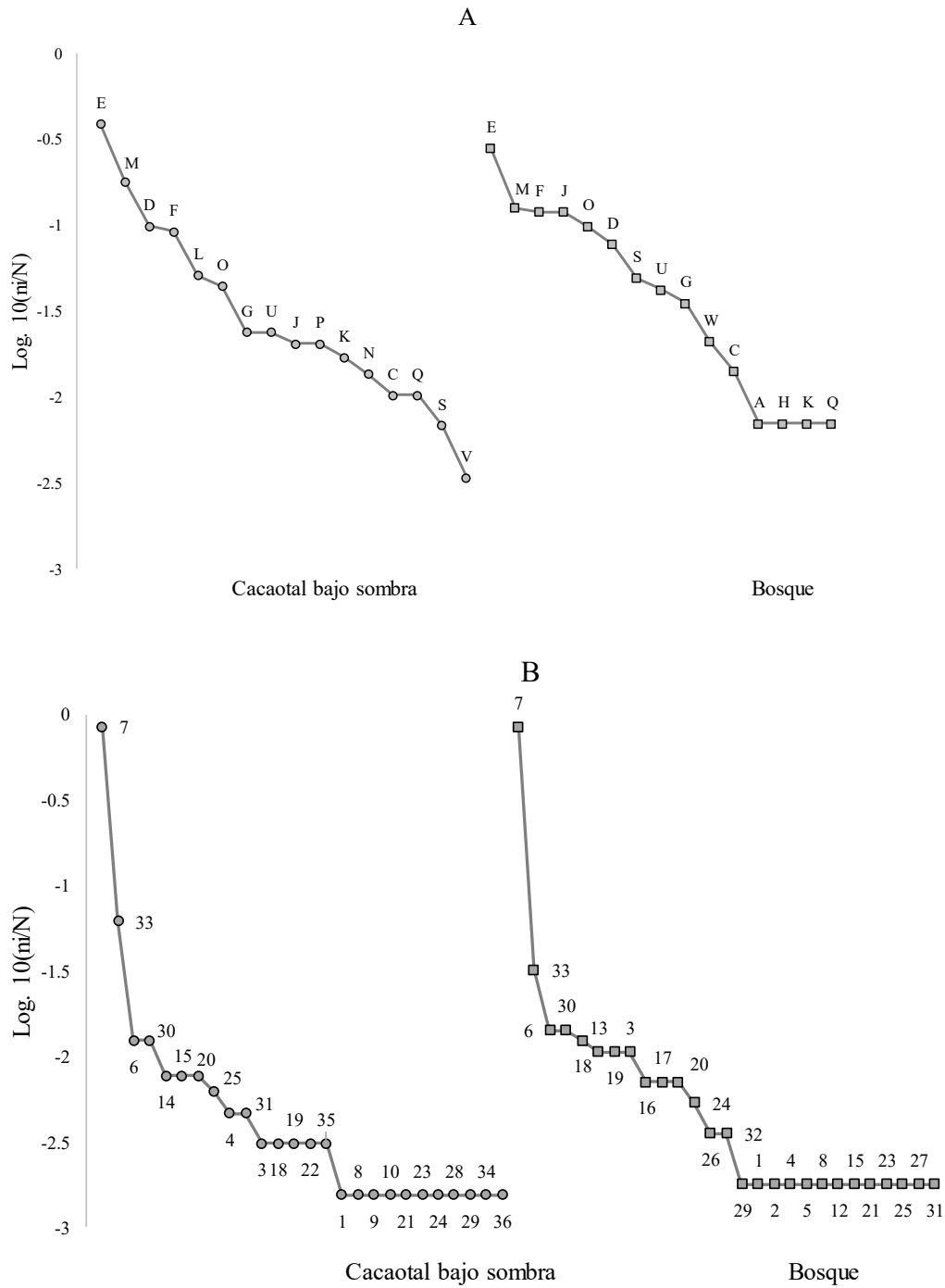


Figura 3. Curvas de rango abundancia de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) en cacao bajo sombra (curvas con círculos) y bosque (curvas con cuadrados). Las letras y los números indican un código que identifica a cada especie (ver nombres completos en la Tabla 2).

De acuerdo con los resultados obtenidos con el NMDS y un posterior análisis con un MANOVA se observó una agrupación significativa de las parcelas de cacao por un lado y las de bosque por el otro con base en las abundancias de los anfibios ($F = 4.16$, g.l. = 2, $p = 0.03$; Figura 4A), pero no con la incidencia ($F = 0.2$, g.l. = 2, $p = 0.8$; Figura 4B). Por otra parte, las parcelas no se agruparon con base en las abundancias ($F = 1.15$, g.l. = 2, $p = 0.33$; Figura 4C) o a la incidencia ($F = 3.16$, g.l. = 2, $p = 0.06$; Figura 4D) de los reptiles. Asimismo, los valores de *Stress* de los NMDS, tanto para anfibios como para reptiles tuvieron valores cercanos a 0.2, indicando que la ordenación fue pobre para todos los casos (Kruskal 1964).

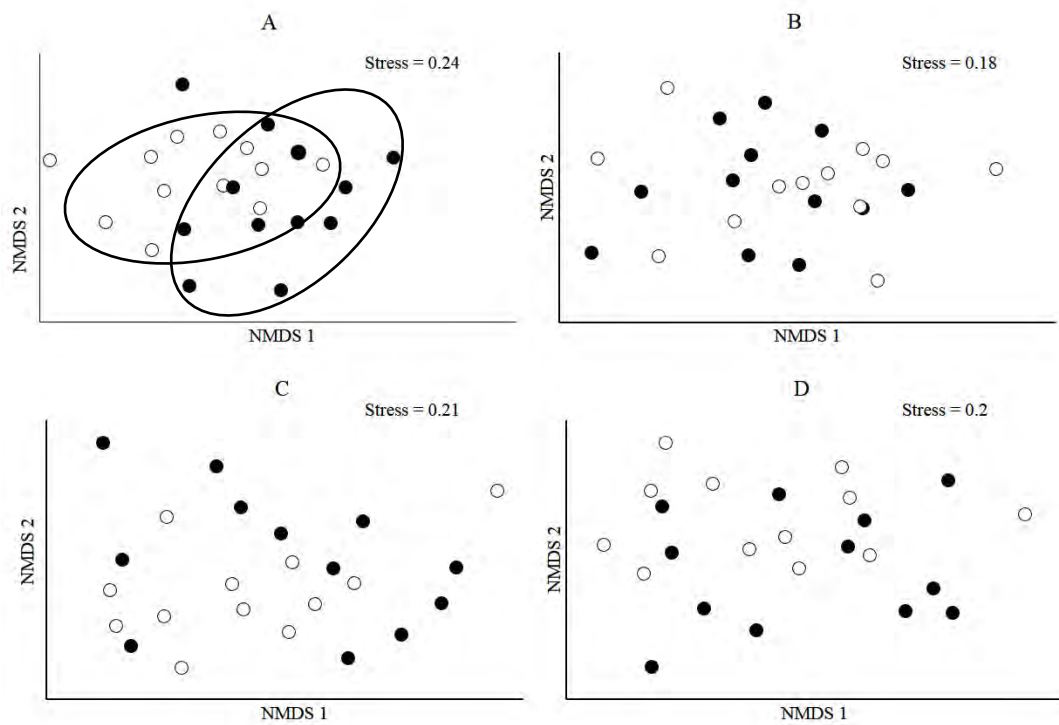


Figura 4. Diagrama de ordenaciones NMDS de las parcelas de cacao (círculos blancos) y del bosque (negros), en función de la abundancia (A y C) e incidencia (B y D) de los ensambles de anfibios (A y B) y reptiles (C y D). Las elipses se muestran para indicar la ordenación que mostró una agrupación significativa de las parcelas de los tipos de vegetación con una prueba de MANOVA.

Los modelos lineales generalizados mostraron que la abundancia promedio por parcela, en el caso de los anfibios, fue mayor en el cacaotal que en el bosque ($\chi^2 = 53.86$, g.l. = 1, $p < 0.0001$), pero ninguna de las métricas de diversidad verdadera fueron diferentes entre los dos hábitat (0D : $\chi^2 = 2.28$, g.l. = 1, $p = 0.13$; 1D : $\chi^2 = 2.09$, g.l. = 1, $p = 0.14$; 2D : $\chi^2 = 0.70$, g.l. = 1, $p = 0.40$; Figura 5). En el caso de los reptiles, la abundancia promedio también fue significativamente mayor en el cacao que en el bosque, y este mismo resultado se obtuvo para 1D y 2D , pero no para 0D (abundancia: $\chi^2 = 6.22$, g.l. = 1, $p = 0.01$; 0D : $\chi^2 = 0.10$, g.l. = 1, $p = 0.74$; 1D : $\chi^2 = 17.29$, g.l. = 1, $p < 0.0001$; 2D : $\chi^2 = 9.28$, g.l. = 1, $p = 0.002$; Figura 5).

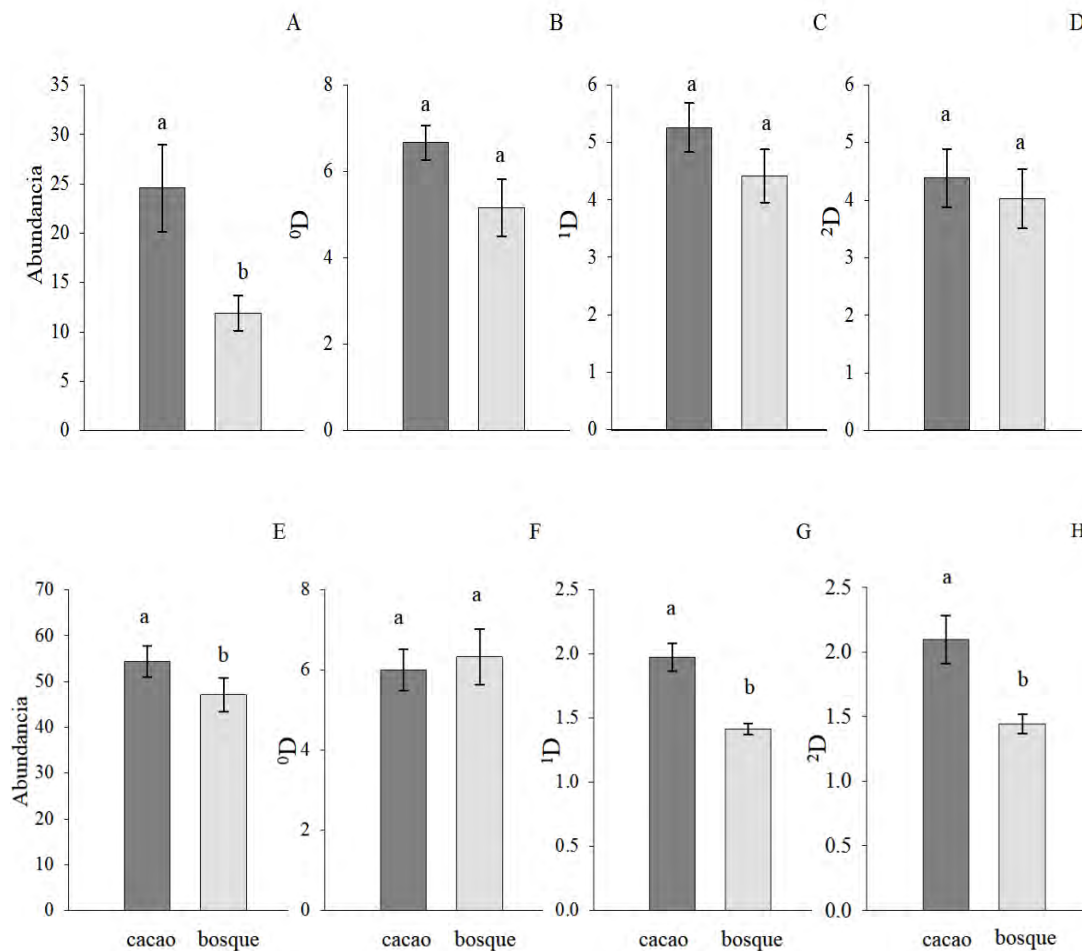


Figura 5. Valores promedio, por parcela, para la abundancia (A y E), y las métricas de diversidad verdadera 0D (B, F), 1D (C, G), y 2D (D, H), de los ensamblajes de anfibios (A–D) y reptiles (E–H) en cacao bajo sombra y bosque. Las diferencias significativas entre hábitat están indicadas por letras diferentes sobre las barras respectivas. Las barras representan ± 1 error estándar; $n = 12$ parcelas.

5.2 Relaciones de las características ambientales del cacao y del bosque con los ensambles de anfibios y reptiles

Para algunas de las variables ambientales medidas en las parcelas se encontraron diferencias entre los tipos de vegetación (Figura 6; Anexo 1). En los cacaotales se presentaron los valores más altos en profundidad ($\chi^2 = 5.17$, g.l. = 1, $p = 0.0229$) y cobertura de hojarasca ($\chi^2 = 11.77$, g.l. = 1, $p = 0.0006$) y densidad de árboles ($\chi^2 = 30.59$, g.l. = 1, $p = 0.0001$). Por otra parte, el bosque maduro presentó un mayor número de plantas arbustivas que el cacao ($\chi^2 = 4.88$, g.l. = 1, $p = 0.027$), así como una distancia mayor al arroyo más cercano ($\chi^2 = 8.44$, g.l. = 1, $p = 0.0037$). Las variables que no presentaron diferencias entre tipo de vegetación fueron: la altura máxima del dosel superior ($\chi^2 = 2.31$, g.l. = 1, $p = 0.12$), la densidad de herbáceas ($\chi^2 = 0.8$, g.l. = 1, $p = 0.36$), la intensidad de la luz ($\chi^2 = 0.01$, g.l. = 1, $p = 0.90$), la frecuencia de presencia de humus ($\chi^2 = 0.68$, g.l. = 1, $p = 0.40$) y cuerpos de agua ($\chi^2 = 0.18$, g.l. = 1, $p = 0.66$) y la densidad de troncos y lianas en el suelo ($\chi^2 = 1.46$, g.l. = 1, $p = 0.23$).

Para el cacao los tres primeros componentes principales, explicaron el 70% de la variación total acumulada. Tomando en cuenta las variables ambientales más relacionadas con los componentes (i.e. valores mayores a ± 0.4 ; Tabla 3), se observó que en el primer componente principal jugaron un papel importante la presencia de humus y la profundidad y cobertura de hojarasca. El segundo componente presentó influencia por la presencia de cuerpos de agua y la intensidad de luz. El tercer componente estuvo influenciado por la altura máxima del dosel y la densidad de plantas arbustivas (Tabla 3).

Para el bosque, los tres primeros componentes principales, explicaron el 69% de la variación total acumulada. El primer componente presentó una influencia de la altura máxima del dosel y la densidad de herbáceas (Tabla 3). En el segundo componente jugaron un papel importante la presencia de cuerpos acuáticos, la intensidad de la luz y la distancia al arroyo más cercano (Tabla 3). El tercer componente estuvo influido por la profundidad de hojarasca, la densidad de arbustos y la densidad de árboles (Tabla 3).

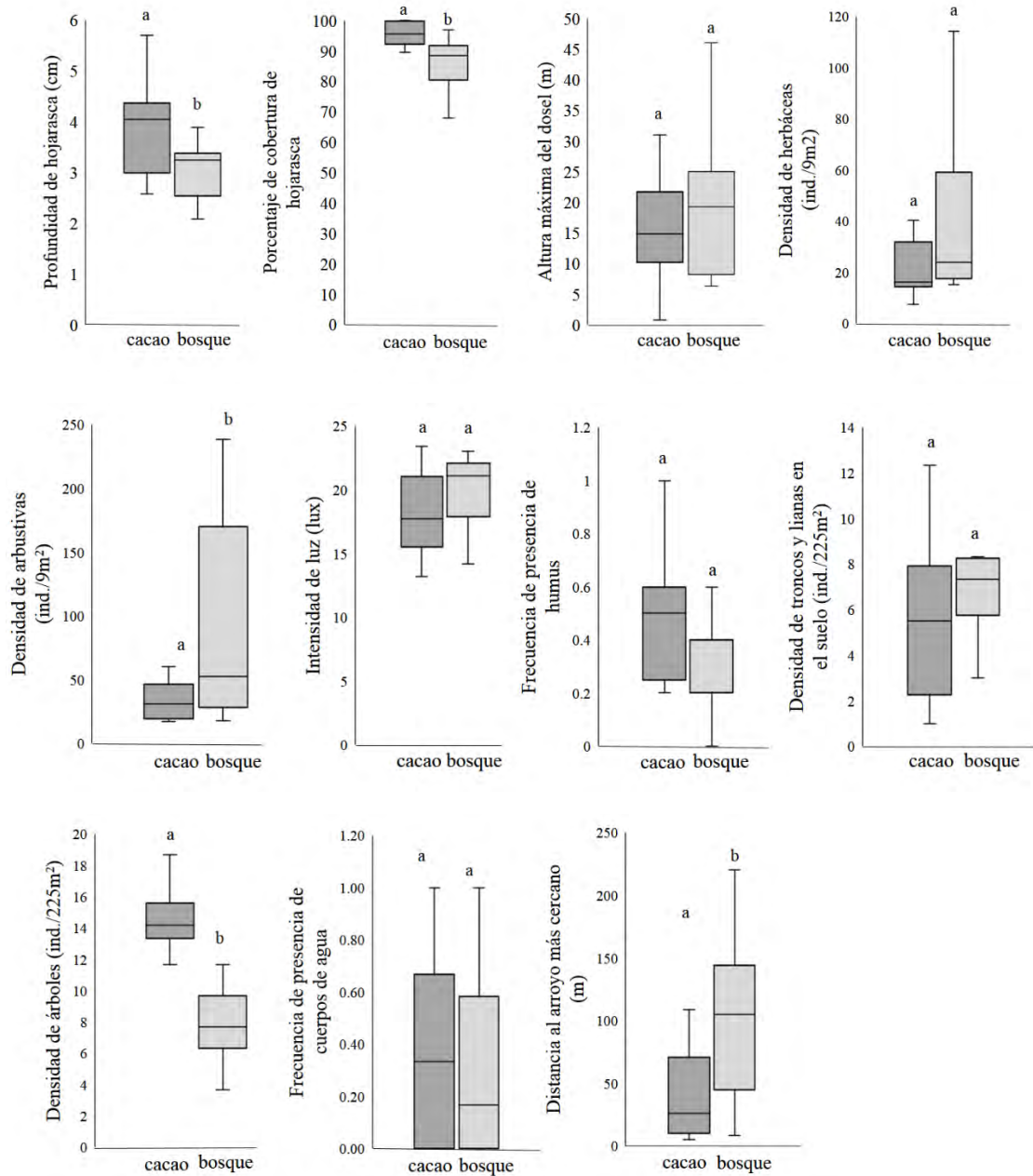


Figura 6. Diagramas de cajas y bigotes de las variables ambientales cuantificadas en 12 parcelas del cacao (gris oscuro) y 12 parcelas del bosque (gris claro). La caja está delimitada por el tercer y primer cuartil, y la barra horizontal en medio es la mediana. Los ejes o bigotes representan los valores máximos y mínimos. Las letras diferentes sobre las barras indican las diferencias significativas con base en los GLM.

Tabla 3. Valores de los vectores propios ('eigen - vectores') de los tres primeros componentes principales del análisis de componentes principales (ACP) para el cacaotal y el bosque. Los valores subrayados indican las variables ambientales que tuvieron mayores efectos sobre los componentes.

Características del hábitat	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Cacaotal			
Profundidad de hojarasca	<u>-0.407</u>	-0.286	0
Cobertura de hojarasca	<u>-0.475</u>	-0.175	0
Altura máxima del dosel	0	-0.325	<u>-0.515</u>
Densidad de hierbas	0.286	0	<u>-0.611</u>
Densidad de arbustos	0.222	0.287	-0.389
Intensidad de luz	0.111	-0.373	-0.108
Presencia de humus	<u>-0.411</u>	0	-0.311
Densidad de troncos y lianas en el suelo	-0.341	0	0
Densidad de árboles	-0.388	0.318	-0.257
Presencia de cuerpos de agua	-0.137	<u>0.531</u>	0
Distancia al arroyo más cercano	0	<u>-0.414</u>	0.16
Proporción de la variación explicada	0.27	0.26	0.16
Bosque			
Profundidad de hojarasca	-0.263	0	<u>0.606</u>
Cobertura de hojarasca	-0.32	0	0.295
Altura máxima del dosel	<u>-0.452</u>	-0.263	0
Densidad de hierbas	<u>-0.428</u>	0.308	0
Densidad de arbustos	-0.362	0	<u>-0.453</u>
Intensidad de luz	-0.139	<u>0.489</u>	0.184
Presencia de humus	0.367	-0.141	0.178
Densidad de troncos y lianas en el suelo	-0.336	0	0
Densidad de árboles		-0.269	<u>0.442</u>
Presencia de cuerpos de agua	0.191	<u>0.52</u>	0
Distancia al arroyo más cercano	0	<u>-0.466</u>	0
Proporción de la variación explicada	0.23	0.17	0.10

Los GLM que se llevaron a cabo para explorar la relación entre los primeros tres componentes principales (usados como variables explicativas) y las variables de respuesta de los ensambles, mostraron que, en el cacao, solo la abundancia de anfibios se relacionó significativamente con el primero y el tercero de los componentes principales del cacao (Componentes 1 del cacao, $\chi^2 = 5.08$, g.l. = 1, $p = 0.02$; componentes 3 del cacao, $\chi^2 = 32.82$, g.l. = 1, $p < 0.0001$). En dichos componentes, basándonos en las correlaciones de Spearman (Anexo 3), la abundancia de anfibios del cacao estuvo fuertemente relacionada de manera positiva con una mayor profundidad de hojarasca, mayor cobertura de hojarasca, mayor frecuencia de humus, mayor altura del dosel y mayor densidad de hierbas. Para todas las demás variables de respuesta, no hubo relación significativa con ningún componente principal (Anexo 2). Por otra parte, ninguno de los componentes principales del bosque presentó una relación significativa con la estructura de los ensambles de anfibios y reptiles (Anexo 2).

5.3 Permeabilidad de los cacaotales bajo sombra

A partir del muestreo en 6 parcelas en cada una de 4 distancias del cacao con respecto al bosque, y 6 parcelas del bosque (30 parcelas en total), se registraron un total de 612 individuos de anfibios pertenecientes a 8 familias de 22 especies, y 1,612 individuos de reptiles pertenecientes a 11 familias de 36 especies (Tabla 4).

Tabla 4. Especies de anfibios y reptiles, y sus abundancias totales en el cacao a diferentes distancias del bosque (50, 100, 150 y 200 m; 6 parcelas por distancia) y en el bosque (6 parcelas). La última columna incluye los códigos (letras en el caso de anfibios y números en el caso de reptiles) con los cuales se representan a las especies en la Figura 8.

Clase Amphibia	200m	150m	100m	50m	Bosque	Código
Orden Anura						
Familia Bufonidae						
<i>Incilius campbelli</i>	29	13	24	31	8	M
<i>Incilius macrocristatus</i>	2	1	2	1	0	N
<i>Incilius valliceps</i>	5	6	8	8	7	O
<i>Rhinella horribilis</i>	0	0	2	1	2	S
Familia Centrolenidae						
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	7	5	8	1	0	L
Familia Craugastoridae						
<i>Craugastor laticeps</i>	66	51	48	29	28	E

Tabla 4 continuación

<i>Craugastor loki</i>	9	11	18	10	11	F
<i>Craugastor palenque</i>	4	7	3	3	1	G
<i>Craugastor psephosypharus</i>	0	0	0	0	1	H
Familia Eleutherodactylidae						
<i>Eleutherodactylus leprus</i>	2	3	4	8	14	J
Familia Hylidae						
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	0	1	0	0	0	I
<i>Smilisca baudinii</i>	5	4	2	3	3	U
<i>Scinax staufferi</i>	0	1	0	0	0	T
<i>Tlalocohyla loquax</i>	1	0	0	0	0	V
<i>Trachycephalus typhonius</i>	0	0	0	0	2	W
Familia Microhylidae						
<i>Gastrophryne legans</i>	2	1	3	1	1	K
Familia Ranidae						
<i>Lithobates maculatus</i>	5	0	1	1	0	P
<i>Lithobates vaillanti</i>	2	1	1	3	0	Q
Orden Urodela						
Familia Plethodontidae						
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	0	0	0	1	0	B
<i>Bolitoglossa mulleri</i>	1	1	2	0	2	C
<i>Bolitoglossa rufescens</i>	17	12	12	10	7	D
<i>Oedipina elongata</i>	0	1	0	0	0	R
Total de individuos	157	119	138	111	87	
Total de especies	15	16	15	15	13	
Clase Reptilia	200m	150m	100m	50m	Bosque	Código
Orden Squamata						
Suborden Lacertilia						
Familia Corytophanidae						
<i>Basiliscus vittatus</i>	1	0	0	0	1	8
<i>Corytophanes cristatus</i>	0	1	0	2	3	17
Familia Dactyloidae						
<i>Anolis biporcatus</i>	0	0	0	0	1	2
<i>Anolis capito</i>	0	0	2	1	2	3
<i>Anolis lemurinus</i>	2	1	1	7	1	4
<i>Anolis pentaprion</i>	0	0	0	0	1	5
<i>Anolis rodriguezii</i>	2	5	6	1	5	6
<i>Anolis uniformis</i>	262	353	288	227	235	7
Familia Eublepharidae						
<i>Coleonyx elegans</i>	0	1	0	0	1	13

Tabla 4 continuación

Familia Scincidae						
<i>Mesoscincus schwartzei</i>	1	0	0	0	1	23
<i>Scincella cherriei</i>	18	23	21	14	9	33
Familia Sphaerodactylidae						
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	0	1	1	0	0	35
Familia Teiidae						
<i>Holcosus festivus</i>	0	1	2	1	6	18
Familia Xantusiidae						
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	4	5	1	4	3	20
<i>Lepidophyma sp.</i>	0	0	1	1	0	21
Suborden Ophidia						
Familia Boidae						
<i>Boa imperator</i>	1	0	0	0	0	9
Familia Colubridae						
<i>Amastridium sapperi</i>	1	0	0	1	0	1
<i>Clelia clelia</i>	0	1	0	0	1	12
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	3	1	2	1	0	14
<i>Coniophanes fissidens</i>	3	2	2	2	0	15
<i>Coniophanes imperialis</i>	0	3	0	1	0	16
<i>Imantodes cenchoa</i>	2	1	0	0	3	19
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	2	1	0	2	1	22
<i>Ninia diademata</i>	3	0	2	1	0	25
<i>Ninia sebae</i>	0	0	0	1	2	26
<i>Oxybelis aeneus</i>	0	0	0	0	1	27
<i>Pliocercus elapoides</i>	1	1	0	0	1	29
<i>Rhadinaea decorata</i>	3	0	0	0	1	31
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	0	1	0	0	1	32
<i>Sibon dimidiatus</i>	1	0	0	1	0	34
<i>Spilotes pullatus</i>	1	0	0	0	0	36
Familia Elapidae						
<i>Micrurus diastema</i>	0	0	1	0	1	24
Familia Viperidae						
<i>Bothriechis schlegelii</i>	1	0	0	1	0	10
<i>Bothrops asper</i>	0	0	0	1	0	11
<i>Porthidium nasutum</i>	3	3	5	4	4	30
Total de individuos	317	405	335	275	285	
Total de especies	22	18	14	21	23	

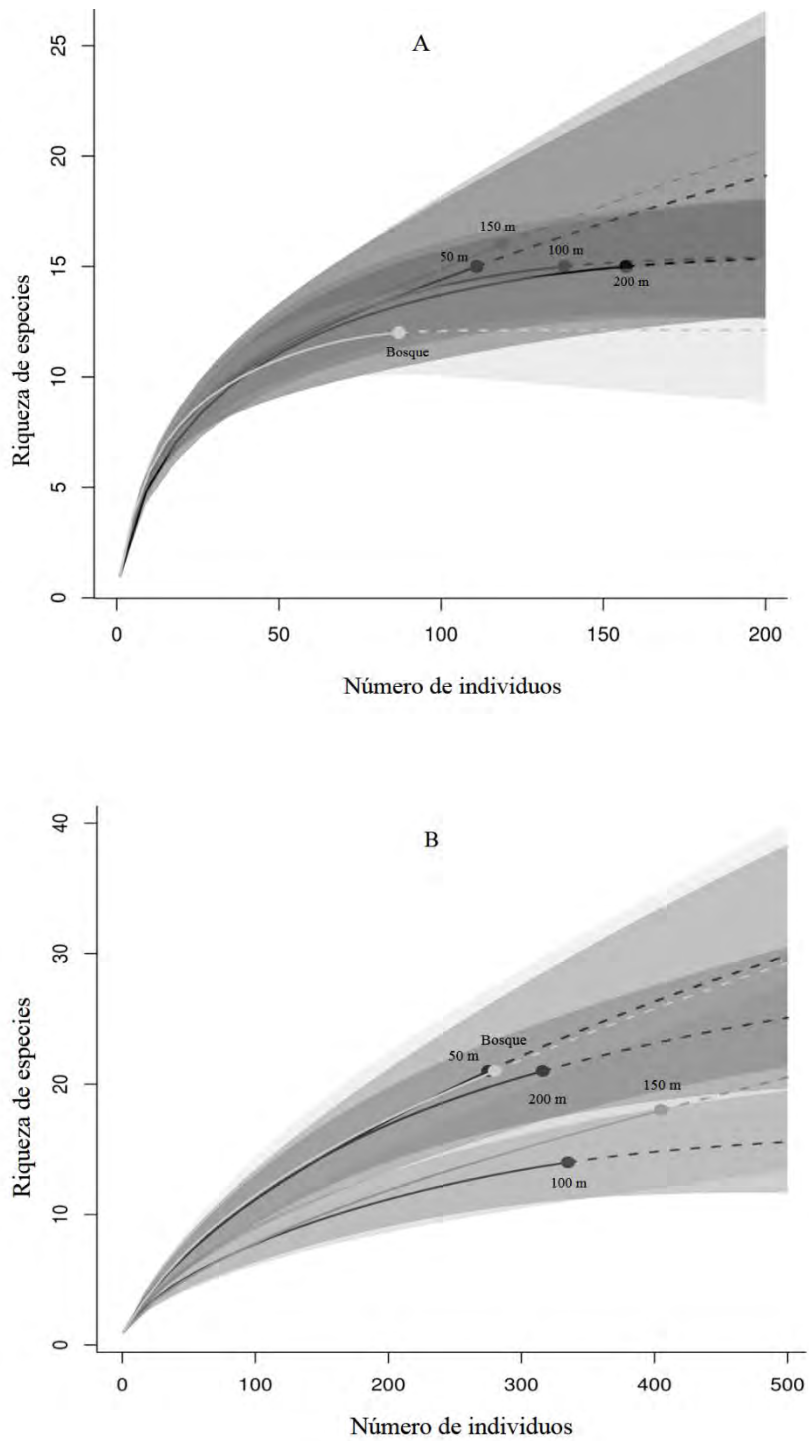


Figura 7. Curvas de rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas punteadas) de los ensambles de anfibios (A) y reptiles (B) en el cacao a diferentes distancias (50 m, 100 m, 150 m y 200 m) del borde del bosque, y en el bosque. Las áreas sombreadas representan los intervalos de confianza de 95%.

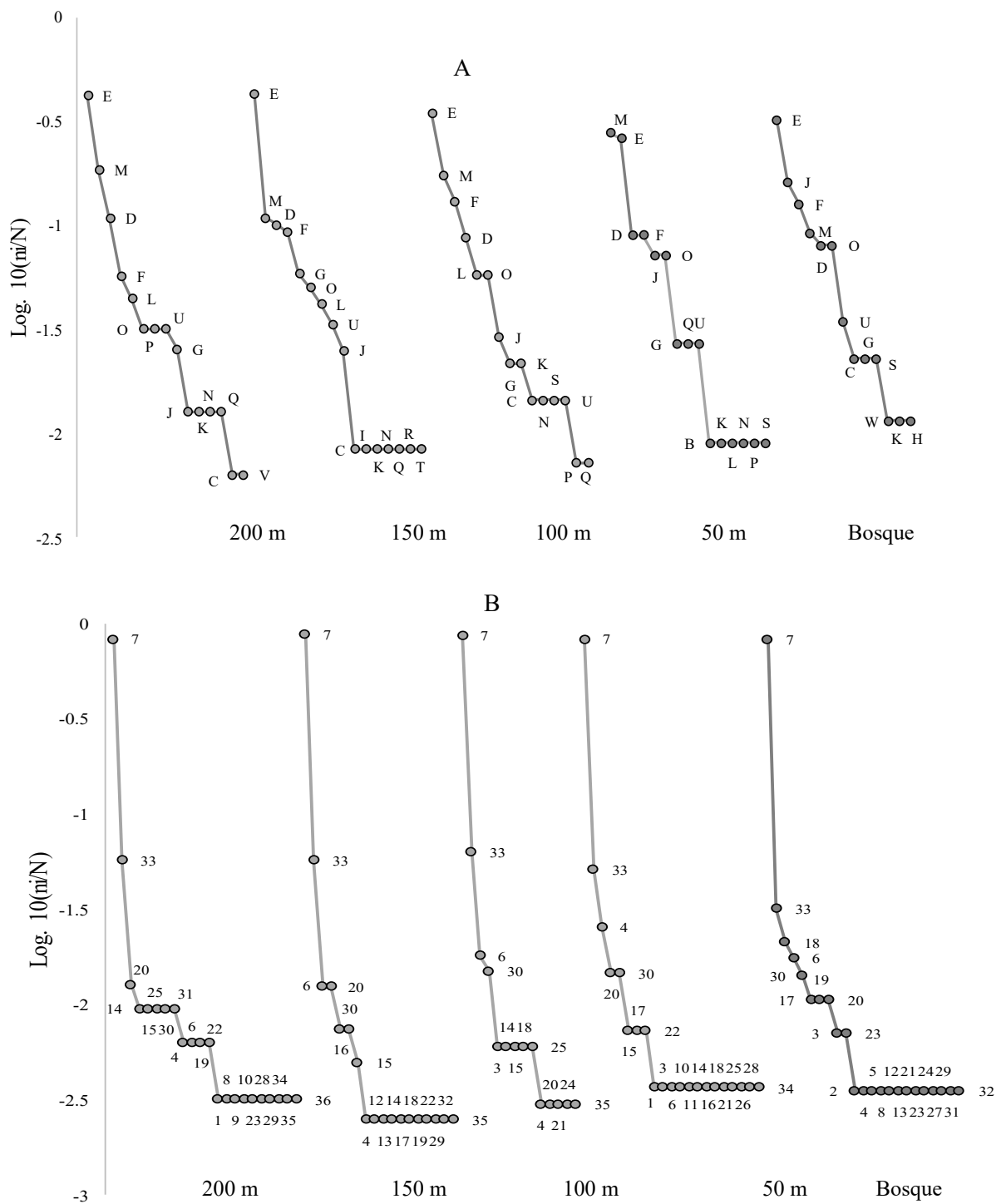


Figura 8. Curvas de rango abundancia de los ensamblajes de anfibios (A) y reptiles (B) registrados en bosque, y en cacao a diferentes distancias del bosque. Las letras y los números indican el código asignado a cada una de las especies (ver nombres completos en la Tabla 4).

Las curvas de rarefacción y extrapolación de los ensambles de anfibios mostraron que, entre las diferentes distancias del cacao y el bosque, no hubo diferencias en la riqueza de especies (Figura 7A). En los reptiles, las curvas de rarefacción y extrapolación, mostraron que el número de especies en el cacao a los 100 m del borde del bosque, presentó una riqueza de especies menor, que las distancias de 200 m, 50 m y que el bosque (Figura 7B).

Las curvas de rango abundancia para los ensambles de anfibios indicaron que las especies dominantes en el cacao fueron los anuros *Craugastor laticeps* e *Incilius campbelli* para las cuatro distancias (Figura 8A). En el bosque *Craugastor laticeps* también fue la especie más dominante, seguida por la rana *Eleutherodactylus leprus*. Para los reptiles, la especie que presentó la mayor abundancia en las cuatro distancias en el cacao, así como en el bosque, fue la lagartija *Anolis uniformis*, seguida por *Scincella cherriei*. También se puede apreciar que esa última especie se va haciendo más dominante en el cacao, a medida que aumenta la distancia del bosque (Figura 7B).

A partir de los resultados obtenidos por el NMDS y el MANOVA, se observó que las parcelas del bosque y las parcelas del cacao a diferentes distancias del bosque, no presentaron una agrupación significativa con base en la abundancia ($Stress = 0.24$; $F = 2.3$, g.l. = 4, $p = 0.08$; Figura 9A) pero sí con base en la presencia de las especies de anfibios ($Stress = 0.21$; $F = 3.15$, g.l. = 4, $p = 0.03$; Figura 9B). De manera más específica, las pruebas *a posteriori* determinaron diferencias entre la distancia de 200 m del borde del bosque con la más cercana al borde del bosque (i.e. 50 m) y con el el bosque (200 vs.– 50 m, $p = 0.004$; 200 m vs.– bosque, $p = 0.02$). También se observaron agrupaciones significativas de las parcelas con base en las abundancias de reptiles ($Stress = 0.25$; $F = 9.96$, g.l. = 4, $p < 0.0001$; Figura 9C) y presencia de reptiles ($Stress = 0.24$; $F = 9.19$, g.l. = 4, $p < 0.0001$; Figura 9D). Las pruebas *a posteriori* indicaron que para ambas ordenaciones, las parcelas del bosque fueron significativamente distintas a todas las demás distancias del cacao (abundancia: 200 m vs.– bosque, $p < 0.0001$; 150 m vs.– bosque, $p = 0.001$; 100 m vs.– bosque, $p < 0.0001$; 50 m vs.– bosque, $p < 0.0001$; presencia: 200 m vs.– bosque, $p < 0.0001$; 150 m vs.– bosque, $p = 0.01$; 100 m vs.– bosque, $p = 0.001$; 50 m vs.– bosque, $p < 0.0001$).

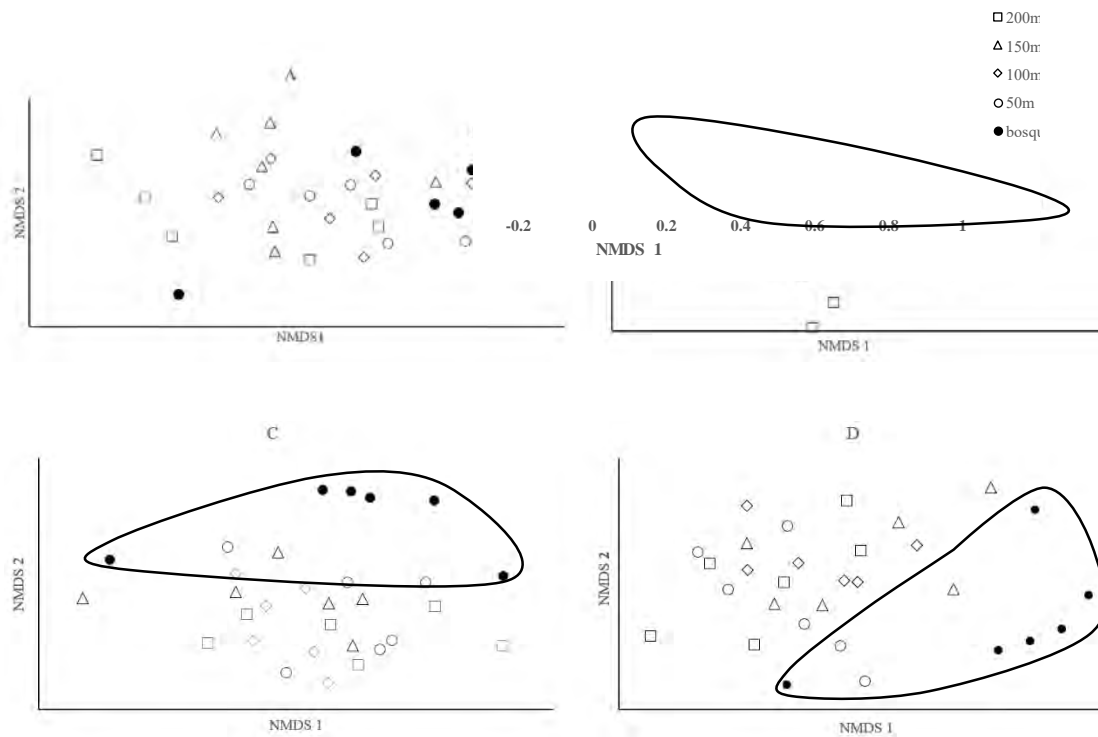


Figura 9. Ordenaciones NMDS de las parcelas de cacao establecidas a diferentes distancias del borde del bosque maduro adyacente (50, 100, 150, 200 m) y las parcelas del bosque maduro, en función de la abundancia (A y C) e incidencia de las especies (B y D) de anfibios (A y B) y reptiles (C y D). Las curvas cerradas resaltan la separación de las seis parcelas del bosque en el espacio bidimensional en las ordenaciones que mostraron una agrupación significativa con una prueba de MANOVA.

Los valores del índice de similitud entre pares de sitios calculados con base en la abundancia de anfibios muestran una tendencia en la que la similitud entre el cacao y el bosque va disminuyendo a medida que aumenta la distancia del bosque (correlación de Spearman, $r = 0.8$, $p = 0.2$; Tabla 5). Esta tendencia no se observa con los índices de similitud calculados con base en la incidencia de anfibios, ni con aquellos calculados en base a la abundancia o incidencia en reptiles.

La distancia con respecto al bosque tuvo un efecto significativo sobre las abundancias de ambos taxa, siendo que éstas aumentaron en el cacao a medida que la distancia del borde con el bosque aumentó (anfibios: $\chi^2 = 17.9$, < 0.0001 ; reptiles: $\chi^2 = 11.65$, $p = 0.0006$; Figura 10). No obstante, el número promedio de especies por parcela, para ambos taxa, no fue afectado por la distancia. (anfibios: $\chi^2 = 0.04$, $p = 0.83$; reptiles: $\chi^2 = 0.67$, $p = 0.41$; Figura 10).

Tabla 5. Similitud de los ensambles de anfibios y reptiles registrados en bosque y en cacao a cuatro diferentes distancias (200 m, 150 m, 100 m, 50 m) del bosque. Se usó el índice de Sørensen calculado con los datos de las abundancias de las especies, así como con datos de incidencia (presencia/ausencia) de las especies.

	Anfibios	200	150	100	50	Bosque	Reptiles	200	150	100	50	Bosque
Abundancia	200	*					200	*				
	150	79.0	*				150	71.3	*			
	100	80.7	83.3	*			100	70.9	77.7	*		
	50	71.6	70.4	77.1	*		50	76.4	71.5	74.6	*	
	Bosque	52.5	66.1	63.1	75.8	*	Bosque	66.7	73.4	67.3	65.8	*
Incidencia	200	*					200	*				
	150	83.9	*				150	56.4	*			
	100	93.3	83.9	*			100	51.4	62.5	*		
	50	86.7	77.4	93.3	*		50	66.7	61.5	68.6	*	
	Bosque	64.3	60.1	71.4	78.6	*	Bosque	54.5	68.3	48.6	50	*

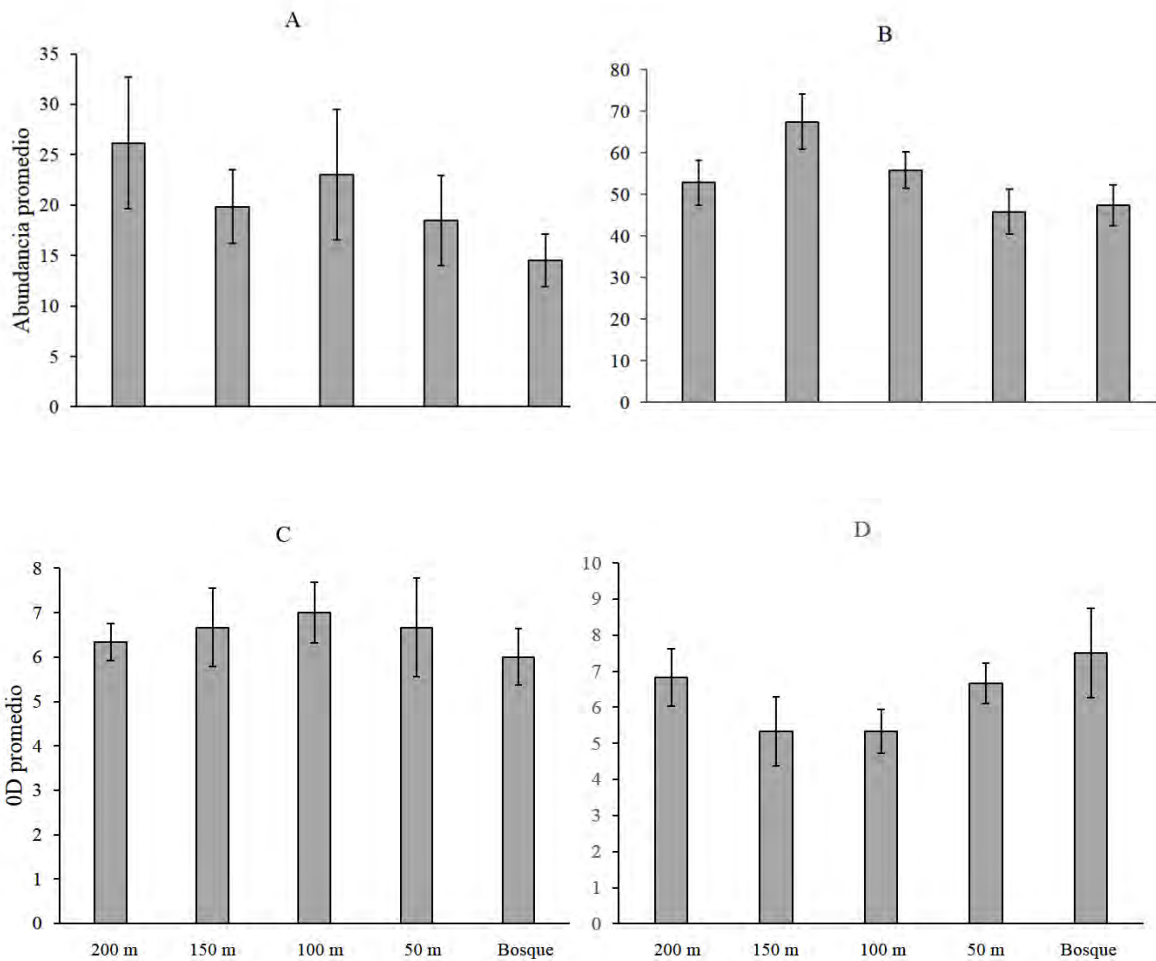


Figura 10. Número promedio de individuos (A y B) y de especies (C y D) por parcela, para los ensambles de anfibios (A y C) y reptiles (B y D), en el bosque, y en el cacao a 4 distancias del bosque (200 m, 150 m, 100 m, 50 m). Las barras de error representan ± 1 error estándar; $n = 6$ parcelas.

6. DISCUSIÓN

Los hallazgos obtenidos en el presente trabajo muestran que los cacaotales rústicos estudiados pueden ser considerados como un hábitat alternativo para la herpetofauna. Por lo tanto, este tipo de agroecosistema constituye un elemento importante para la conservación de estos animales en los paisajes antropogénicos de la Selva Lacandona. Los cacaotales estudiados presentaron muchas características ambientales similares a las del bosque, proporcionando condiciones de hábitat, a escala local, que permiten la permanencia de muchas especies. Inclusive, algunas características ambientales que se relacionaron positivamente con la abundancia de anfibios, como por ejemplo la profundidad y cobertura de hojarasca, tuvieron valores más altos en los cacaotales. Esto último podría explicar la mayor abundancia de algunas especies en el agroecosistema en comparación al bosque. Asimismo, los resultados del presente estudio sugieren que los ensambles de anfibios y reptiles no se van depauperando a medida que aumenta la distancia con respecto al bosque adyacente. No obstante, el hecho de que las parcelas del bosque y las del cacao (en particular las más lejanas al bosque) se separaran en las ordenaciones, indica que sí están ocurriendo cambios en la composición de especies a lo largo del gradiente cuantificado. Esto lleva a la conclusión de que el cacaotal puede ser considerado como una matriz permeable para algunas especies, pero no para otras. Estudios futuros deberán ser diseñados de tal manera que permitan abordar este tema a nivel de especies particulares.

6.1 Ensambls de anfibios y reptiles en cacao vs. bosque

Tanto a nivel de comunidades en los tipos de vegetación estudiados, como a nivel de los ensambles registrados en las parcelas, la riqueza de especies y la densidad de especies (0D), respectivamente, fueron similares en cacao y bosque, para ambos taxa. Estos resultados concuerdan con lo observado en cacaotales rústicos vs. bosque para anuros y lagartijas en Brasil (Faria *et al.* 2007) y para reptiles en Indonesia (Wanger *et al.* 2010). Sin embargo, en el caso de la riqueza de especies de reptiles es importante notar que las curvas de rarefacción no alcanzaron las asíntotas y que un alto porcentaje de las especies registradas (45%) estuvieron representadas únicamente por 1 o 2 individuos. Estos resultados son similares a lo observado por otras investigaciones en zonas tropicales (Heinen 1992,

Hernández-Ordóñez *et al.* 2015). El alto número de reptiles con bajas abundancias podría deberse por el comportamiento escurridizo y hábitos crípticos que las hacen un tanto difíciles de registrar (Urbina-Cardona & Reynoso 2005, Böhm *et al.* 2013).

A nivel de los ensambles de anfibios las otras métricas de diversidad (1D , 2D) tuvieron valores similares en ambos tipos de vegetación. Por el contrario, el ensamble de reptiles fue menos equitativo en el bosque que en el cacaotal (menores valores de 1D y 2D). Estos patrones en las métricas de diversidad en agroecosistema *vs.* bosque, difieren cualitativamente con lo reportado por otros estudios (Lieberman 1986, Heinen 1992, Faria *et al.* 2007), en los que encontraron que los ensambles de anfibios y reptiles en cacaotales bajo sombra eran menos equitativos que los del bosque maduro. En dichos estudios se encontró que la alta dominancia en cacaotales, se debió principalmente al aumento en la abundancia relativa de algunas especies comunes y generalistas. Sin embargo, es importante apreciar que en el presente estudio el patrón de mayor equitatividad en el cacao se debió simplemente a que en el cacao aumentó la abundancia relativa de la segunda especie más dominante (*Scincella cherriei*). Por lo tanto, mientras en el bosque los ensambles estuvieron dominados por una sola especie (*Anolis uniformis*), la dominancia en el cacaotal estuvo repartida entre dos especies.

Uno de los resultados más contundentes del presente estudio es que ambos taxa tuvieron valores de abundancias absolutas significativamente mayores en los cacaotales que en el bosque. Entre las especies para las que se tuvo suficientes capturas como para detectar esta tendencia, figuran los anfibios *Craugastor laticeps*, *Craugastor loki*, *Incilius campbelli*, *Bolitoglossa rufescens* *Hyalinobatrachium fleischmanni* y las lagartijas *Anolis uniformis* y *Scincella cherriei*. Por otro lado, sólo para una especie de anfibio, la rana *Eleutherodactylus leprus*, se observó una tendencia relativamente clara de mayor abundancia en bosque que en el cacao. Nuestros resultados son similares a lo observado en cacaotales de Costa Rica, Brasil e Indonesia (Lieberman 1986, Heinen 1992, Faria *et al.* 2007). Sin embargo, no en todos los casos se ha reportado mayor abundancia de herpetofauna en agroecosistemas bajo sombra. Por ejemplo, para anfibios en cacaotales bajo sombra en Brasil e Indonesia se registraron menores abundancias en comparación al bosque (Faria *et al.* 2007, Wanger *et al.* 2010). Las diferencias en los resultados obtenidos en estos estudios pueden deberse a factores metodológicos (e.g. diferencias en el tiempo y

temporada de los muestreos, el uso de distintas técnicas de captura de especies), pero más probablemente se deban a diferencias importantes en las características de los agroecosistemas estudiados (e.g. intensidad de manejo, área del agroecosistema, cercanía al bosque).

En términos de composición de los ensamblajes, solo los anfibios presentaron diferencias en la ordenación de las parcelas con base a sus abundancias. Esto indica que la composición de especies *per se* (i.e. lista de especies presentes) no fue la que provocó la agrupación, sino que fue una combinación de las especies con sus abundancias relativas la que provocó la diferenciación de los dos tipos de vegetación. Por otra parte, no se presentaron diferencias en los dos hábitat al considerar únicamente la composición de especies *per se*, tanto de reptiles como de anfibios. Esto concuerda con lo reportado por el trabajo de González-Romero y Murrieta-Galindo (2008), quienes encontraron que la composición de especies de anfibios y reptiles no era distinta entre los cafetales rústicos y el bosque mesófilo.

De manera general, es posible que estos hallazgos (altas abundancias en el cacao y riquezas similares entre tipos de vegetación) estén asociados a la presencia de ciertos factores ambientales, que fueron similares entre ambos tipos de vegetación (ver siguiente sección), y que pueden ser determinantes para la permanencia de anfibios y reptiles en los agroecosistemas. Por ejemplo, varios estudios han observado que la similitud en la estructura de la vegetación de los agroecosistemas y el bosque, provoca condiciones ambientales favorables, y provee recursos alimenticios suficientes para la permanencia de especies de estos dos taxa (Lieberman 1986, Heinen 1992, Pineda & Halffter 2004, Whitfield *et al.* 2007, Macip-Ríos & Casas-Andreu 2008, Wanger *et al.* 2010, Teixeira *et al.* 2015).

6.2 Características ambientales, del cacao y del bosque, relacionadas con los ensamblajes de anfibios y reptiles

Al comparar las características ambientales del cacao y el bosque, encontramos diferencias significativas para 5 de las 11 variables cuantificadas. En promedio, las parcelas del cacao presentaron menor distancia al arroyo más cercano, mayor profundidad y cobertura de hojarasca, menor densidad de arbustos y mayor densidad de árboles, en comparación al bosque. Algunas de estas diferencias entre el cacao y el bosque concuerdan con lo

encontrado por otras investigaciones. Por ejemplo, Lieberman (1986) y Heinen (1992) también observaron que los cacaotales bajo sombra presentaban mayores valores para profundidad y cobertura de hojarasca. Sin embargo, estos trabajos también reportaron diferencias en otras variables, encontrando en cacaotales menor número de lianas y troncos en el suelo, menor número de árboles juveniles y de árboles con contrafuertes, y una menor cobertura del dosel, en comparación al bosque. Por otro lado, el hecho de que 6 características de las 11 medidas, tuvieran valores similares en ambos tipos de vegetación, demuestra que los cacaotales estudiados son ambientalmente parecidos al bosque, lo cual a su vez podría explicar la semejanza en las características de la estructura y composición de los ensamblajes de anfibios y reptiles (ver sección anterior).

De acuerdo con los resultados obtenidos al explorar la relación de los componentes principales con la estructura de los ensamblajes, se observó que únicamente los anfibios presentaron relación significativa con dos de los componentes principales del cacao. En estos dos componentes las variables más importantes fueron la presencia de humus, la profundidad y cobertura de hojarasca, la altura máxima del dosel y la densidad de hierbas. La influencia de estas variables sobre el número de individuos de este grupo es consistente con lo reportado por otros estudios (Lieberman 1986, Heinen 1992, Wanger *et al.* 2009, 2010, Jared *et al.* 2015). El efecto positivo de estas variables podría deberse a que proporcionan condiciones de humedad, que incrementan el tiempo de disponibilidad de cuerpos acuáticos temporales (Teixeira *et al.* 2015), y, en el caso de la hojarasca, favorecen la disponibilidad de alimento (Lieberman 1986, Heinen 1992, Gamage *et al.* 2008). Desde el punto de vista de manejo este tipo de información tiene implicaciones prácticas importantes, debido a que la manipulación de estas variables ambientales en los cacaotales podría repercutir negativa o positivamente los ensamblajes de anfibios, dependiendo si el manejo disminuye o aumenta sus valores promedio y/o su variabilidad (Wanger 2009, Bos & Sporn 2013).

Los componentes principales de las variables ambientales del bosque y cacao no presentaron una relación significativa con las variables de respuesta medidas para los ensamblajes de los reptiles. Asimismo, los componentes principales del bosque tampoco se relacionaron con los ensamblajes de anfibios. Es posible que estos resultados se deban a uno o más de los siguientes factores: i) que las variables ambientales más importantes en el

bosque sean algunas que no se midieron; ii) que las variables ambientales no mostraran mucha variación entre las parcelas; iii) que la variación en las variables ambientales estén dentro del rango de valores adecuados para estos animales.

6.3 Los cacaotales como matriz permeable para los anfibios y reptiles

Este es el primer estudio que analiza la permeabilidad de un agroecosistema tropical para anfibios y reptiles. Sin embargo, es importante recalcar que la aproximación que se usó fue indirecta, usando los cambios en la abundancia riqueza y composición de los taxa en el cacao a diferentes distancias del bosque, como indicadores del grado de permeabilidad del agroecosistema. Los resultados de este estudio permiten sugerir que, en términos generales, los cacaotales rústicos parecen ser una matriz permeable para muchas de las especies de anfibios y reptiles en la Selva Lacandona. La distancia no afectó el número de especies y, contrario a lo que uno esperaría en caso de que el cacao fuera una matriz impermeable, la distancia con respecto al bosque tuvo un efecto positivo sobre el número de individuos de ambos taxa, observándose mayores abundancias a mayores distancias del bosque. Entre las especies cuyas abundancias aumentaron al aumentar la distancia hacia el interior del cacao, estuvieron los anfibios *Craugastor laticeps*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Bolitoglossa rufescens* y las lagartijas *Anolis uniformis* y *Scincella cherriei*. Estos resultados apoyan la idea del valor ecológico que pueden presentar los agroecosistemas bajo sombra al facilitar el movimiento de los organismos. Cline & Hunter (2016) mencionan que, para la herpetofauna, particularmente anfibios, moverse a través de una matriz antrópica dependerá en gran medida del tipo de cobertura vegetal y de las condiciones microclimáticas presentes. Por ejemplo, en vegetación sin dosel arbóreo, como cultivos anuales, el costo energético de moverse a través del agroecosistema puede llegar a ser muy alto, elevando radicalmente los riesgos de mortalidad (Nowakowski *et al.* 2015). Este tipo de agroecosistemas no constituyen matrices permeables, y más bien constituyen un factor limitante para la dispersión de muchas especies sensibles al cambio de uso de suelo (Vos *et al.* 2007, Cosentino *et al.* 2011, Cline & Hunter 2014).

Sin embargo, a pesar de que no observamos un efecto negativo de la distancia del bosque en términos de riqueza y abundancia, sí observamos otros cambios en los ensambles. En particular, las ordenaciones basadas en incidencia de anfibios, así como aquellas basadas en la abundancia e incidencia de reptiles, mostraron que las parcelas del

bosque se separaron, de manera significativa, con respecto a las parcelas de cacao, en particularmente con las más distantes. Este resultado sugiere que sí hay un cambio en los ensamblajes y que el cacao podría ser una matriz menos permeable para algunas especies de anfibios y reptiles (e.g. *Eleutherodactylus leprus*, *Craugastor psephosypharus*). Serán necesarias investigaciones a más largo plazo para poder corroborar el movimiento de los individuos y la permanencia de las poblaciones en los cacaos rústicos.

6.4 Implicaciones para la conservación y consideraciones futuras

Los resultados obtenidos en el presente trabajo apoyan los argumentos que colocan a los cacaotales rústicos como un tipo de vegetación antropogénica con alto valor para la conservación de la biodiversidad, en este caso particular, de anfibios y reptiles. Gracias a las características bióticas y abióticas que presenta este agroecosistema, puede proveer las condiciones adecuadas para que numerosas especies mantengan sus poblaciones (Wanger 2009, 2010, Teixeira *et al.* 2015). Es por ello que muchas de las especies de anfibios y reptiles asociados a los bosques primarios de la región de estudio (Hernández-Ordóñez *et al.* 2014) se registraron en los cacaotales bajo sombra (e.g. la salamandra *Bolitoglossa mexicana*, los anuros *Craugastor laticeps*, *C. palenque*, *Incilius campbelli*, *I. macrocristatus*, las lagartijas *Anolis capito*, *Sphaerodactylus glaucus*, *Coleonyx elegans*, *Plestiodon sumichrasti* y las serpientes *Amastridium sapperi*, *Pliocercus elapoides*, *Bothriechis schlegelii* y *Porthidium nasutum*).

Sin embargo, es importante tomar en cuenta que los cacaotales de este estudio son de muy baja intensidad de uso, o se encuentran abandonados, lo cual facilita que este agroecosistema pueda mantener mayor abundancia y diversidad de animales en comparación a un agroecosistema con mayor intensidad de uso (Heinen 1992, Mang & Brodie 2015). Además de la baja intensidad de uso, la presencia de otras variables, como la contigüidad con el bosque, el tamaño grande del área cubierta por cacaotales y la presencia de múltiples arroyos, podrían favorecer a los ensamblajes de anfibios y reptiles. Por lo anterior, es muy probable que, bajo condiciones distintas, los cacaotales bajo sombra podrían presentar una disminución en los valores de abundancia y/o diversidad de los ensamblajes, o cambios drásticos en su composición en comparación con el bosque. En este sentido, Faria *et al.* (2007) mencionan que, pese a que los cacaotales bajo sombra pueden ser un hábitat de alta calidad para diversos grupos de organismos, es importante la

presencia de remanentes de bosque en el paisaje para asegurar la supervivencia de un alto número de especies, a largo plazo.

Debido a la creciente deforestación que enfrentan los bosques tropicales (Achard *et al.* 2014), y la pérdida de muchas especies nativas (Brook *et al.* 2003, Jantz *et al.* 2015, Barlow *et al.* 2016), es necesario considerar el papel que juegan las distintas matrices antropogénicas para mitigar los efectos negativos del cambio de uso del suelo sobre la biodiversidad y sus funciones (Moguel & Toledo 1999, Palacios *et al.* 2013). Sin embargo, es importante recordar que toda transformación de un bosque natural causará cambios en la composición y/o estructura de algunas especies de organismos, con efectos de cascada difícilmente predecibles. No obstante, comparando la conversión del bosque hacia un agroecosistemas bajo sombra, con la conversión hacia otros tipos de cultivos con mayor intensidad de manejo (e.g. pastos, monocultivos, cultivos anuales), los daños serán mucho menores para la biodiversidad y los ecosistemas en el primer caso (Pardini *et al.* 2009). Dada la poca información que existe sobre el efecto de los agroecosistemas bajo sombra para grupos herpetofaunísticos, es necesario seguir evaluando el papel que estos sistemas productivos tienen para estos vertebrados sensibles a la perturbación de su hábitat (Palacios *et al.* 2013). Este conocimiento permitirá generar mejores recomendaciones para el desarrollo de estrategias de conservación de estas taxa en paisajes antropogénicos.

Como sugerencias para futuros estudios, se recomienda seguir evaluando la importancia que ciertas variables ambientales (e.g. capa de hojarasca, presencia del arroyo, cobertura del dosel, densidad de plantas arbustivas y herbáceas) podrían tener sobre la diversidad de ambas taxa, y sobre las abundancias de especies particulares. También sería recomendable, tener un mejor entendimiento sobre el papel que los agroecosistemas podrían tener para favorecer el movimiento de las especies en un paisaje antropizado. Finalmente, es importante evaluar el papel que estas taxa juegan en una variedad de funciones ecológicas importantes para los cultivos de interés, como por ejemplo, el control de las poblaciones de insectos dañinos (Borkhataria *et al.* 2006).

7. CONCLUSIONES

- La composición y estructura de los ensamblajes de anfibios y reptiles evaluadas en cacaotales de sombra rústicos y en bosque, fueron, en términos generales, muy similares en ambos tipos de vegetación, excepto en términos de sus abundancias. Los cacaotales albergaron mayores abundancias de ambas taxas, en comparación al bosque. Las especies que fueron más abundantes en el agroecosistema fueron los anfibios *Craugastor laticeps*, *Incilius campbelli*, *Craugastor loki*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Bolitoglossa rufescens* y los reptiles *Anolis uniformis* y *Scincella cherriei*. Solamente los anfibios *Eleutherodactylus leprus* mostraron una tendencia a ser más abundantes en el bosque que en el cacao.
- Al explorar la relación de las variables ambientales con la estructura de los ensamblajes de los anfibios y reptiles, solo se encontró que los anfibios, en base a sus abundancias, presentaron una relación significativa con dos componentes principales del cacaotal. Las variables ambientales que presentaron una mayor relación (positiva) con la abundancia de anfibios fueron: la cobertura y profundidad de hojarasca, la presencia de humus, la altura máxima del dosel superior y la densidad de herbáceas.
- Al evaluar los cambios en las variables de respuesta de los ensamblajes dentro del cacaotal, pero a diferentes distancias del bosque, se encontró un aumento en las abundancias de ambas taxas a medida que aumentó la distancia hacia el interior del cacao. Asimismo, con base en las especies de anfibios y sus abundancias relativas, la similitud entre parcelas de cacao y el bosque fue disminuyendo a medida que aumentó la distancia del bosque. Las diferencias en la composición de especies de las parcelas de bosque vs. las parcelas del cacao (en particular las más lejanas) sugieren que para algunas especies la permeabilidad del cacaotal podría ser baja.
- La presente investigación ha permitido aportar evidencia sobre el importante papel que juegan los cacaotales bajo sombra con manejo rústico como (a) hábitat para los ensamblajes de anfibios y reptiles, y (b) una matriz relativamente permeable, para muchas especies de anfibios y reptiles. Esto podría favorecer la permanencia y conectividad de las poblaciones en el paisaje antropogénico de la Selva Lacandona.

- Dado que las tasas de deforestación y cambio de uso del suelo siguen en aumento y que muchas especies de anfibios y reptiles están desapareciendo, es necesario seguir evaluando el valor que diferentes tipos de agroecosistemas tienen para la conservación de estos grupos animales, a largo plazo.

8. LITERATURA CITADA

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H.-J., Bodart, C., Brink, A., Carboni, A., et al. (2014). Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, *20*, 2540–54.
- Alford, R. A., & Richards, S. J. (1999). Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *30*, 133–165.
- Almeida-Gomes, M., Rocha, C. F. D., & Vieira, M. V. (2016). Local and landscape factors driving the structure of tropical anuran communities: Do ephemeral ponds have a nested pattern? *Biotropica*, *48*, 365–372.
- Amo, L., López, P., & Martín, J. (2007). Natural oak forest vs. ancient pine plantations: lizard microhabitat use may explain the effects of ancient reforestations on distribution and conservation of Iberian lizards. *Biodiversity and Conservation*, *16*, 3409–3422.
- Altieri, M. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystem. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, *74*, 19–31.
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Nally, R. Mac, et al. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, *535*, 144–147.
- Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B., & Whittaker, R. J. (2008). Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology and Evolution*, *23*, 261–267.
- Blandón, A. C., Perelman, S. B., Ramírez, M., López, A., Javier, O., & Robbins, C. S. (2016). Temporal bird community dynamics are strongly affected by landscape fragmentation in a Central American tropical forest region. *Biodiversity and Conservation*, *25*, 311–330.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J. E. M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., et al. (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation*, *157*, 372–385.

- Borkhataria, R. R., Collazo, J. A., & Groom, M. J. 2006. Additive effects of vertebrate predators on insects in a Puerto Rican coffee plantation. *Ecological Applications*, 16, 696–703.
- Borkhataria, R. R., Collazo, J. A., & Groom, M. J. (2012). Species abundance and potential biological control services in shade vs. sun coffee in Puerto Rico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 151, 1–5.
- Bos, M. M., & Sporn, S. G. (2013). Biodiversity conservation in cacao agroforestry systems. En: Simonetti J.A., Grez, A. A., & Estades, C. F. (eds.) *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: challenges and opportunities* (pp. 61-76). Chile: Editorial Universitaria.
- Bradfield, K. S. (2004). *Photographic identification of individual Archey's frogs, Leiopelma archeyi, from natural markings*. New Zealand: Department of Conservation, 36 pp.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Ng, P. K. L. (2003). Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, 424, 420–426.
- Brown, W. S., & Parker, W. S. (1976). A ventral scale clipping system for permanently marking snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology*, 10, 247.
- Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Haddad, N. M., Levey, D. J., & Tewksbury, J. J. (2015). The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology*, 96, 2669–2678.
- Campbell, J. A. (1999). *Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize*. United States of America: University of Oklahoma Press, 402 pp.
- Carabias, J., Meli, P., & Hernández, G. (2012). Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas. Informe final. Coordinación del Programa de Cambio Climático. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, 122 pp.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest

- specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, *184*, 117–126.
- Carvajal-Cogollo, J. E., & Urbina-Cardona, N. (2015). Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation*, *24*, 1109–1130.
- Cassano, C. R., Barlow, J., & Pardini, R. (2012). Large mammals in an agroforestry mosaic in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, *44*, 818–825.
- Castaño-Villa, G. J., Ramos-Valencia, S. A., & Fontúrbel, F. E. (2014). Fine-scale habitat structure complexity determines insectivorous bird diversity in a tropical forest. *Acta Oecologica*, *61*, 19–23.
- Catenazzi, A. (2015). State of the world's amphibians. *Annual Review of Environment and Resources*, *40*, 91–119
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Program and user's guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Cline, B. B., & Hunter, M. L. (2014). Different open-canopy vegetation types affect matrix permeability for a dispersing forest amphibian. *Journal of Applied Ecology*, *51*, 319–329.
- Cline, B. B., & Hunter, M. L. (2016). Movement in the matrix: substrates and distance-to-forest edge affect postmetamorphic movements of a forest amphibian. *Ecosphere*, *7*, 1–23.
- Cosentino, B. J., Schooley, R. L., & Phillips, C. A. (2011). Connectivity of agroecosystems: dispersal costs can vary among crops. *Landscape Ecology*, *26*, 371–379.
- Costa, A., Posillico, M., Basile, M., & Romano, A. (2016). Conservation of herpetofauna as a function of forestry. *Italian Journal of Agronomy*, *11*, 38–41.

- Cusack, J. J., Wearn, O. R., Bernard, H., & Ewers, R. M. (2015). Influence of microhabitat structure and disturbance on detection of native and non-native murids in logged and unlogged forests of northern Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, *31*, 25–35.
- Cushman, S. A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, *128*, 231–240.
- De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N., & Cairns, M. A. (2000). Carbon flux and patterns of land-use/ land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, *29*, 504–511.
- Díaz, V. B. (2010). Ensamblajes de anfibios y lagartijas y su importancia en el control biológico en cultivos de café de sombra. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Didham, R. K., Kapos, V., & Ewers, R. M. (2012). Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, *121*, 161–170.
- Doan, T. M. (2003). Which methods are most effective for surveying rain forest herpetofauna? *Journal of Herpetology*, *37*, 72–81.
- Estrada, A., Van Belle, S. & García del Valle, Y. (2008). A survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates*, *12*, 70-75.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami C., et al. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, *14*, 101–112.
- Faria, D., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., Laps, R. R., & Baumgarten, J. (2007). Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, *16*, 2335–2357.
- Farina, A. (2011). *Ecología del paisaje*. España: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alicante, 682 pp.

- Feinsinger, P. (2003). *El diseño de estudio de campo para la conservación de la biodiversidad*. Bolivia: Fundación Amigos de la Naturaleza, 242 pp.
- Ferner, J. W., & Plummer, M. V. (2016). Marking and measuring reptiles. En: Dodd Jr, C. K. (eds.). *Reptile ecology and conservation: a handbook of techniques*. (pp: 45-58). United States of America: Oxford University.
- Frost, Darrel R. (2016). Amphibian species of the world: an Online Reference. Version 6.0. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, United States.
- Gallina, S., Mandujano, S., & Gonzales-Romero, A. (1996). Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, México. *Agroforestry Systems*, 33, 13–27.
- Gallmetzer, N., & Schulze, C. H. (2015). Impact of oil palm agriculture on understory amphibians and reptiles: A Mesoamerican perspective. *Global Ecology and Conservation*, 4, 95–109.
- Gamage, S. N., Gunawardena, A., Weerakoon, D. K., & Liyanage, W. K. D. D. (2008). A comparative study of the leaf litter herpetofauna and physical parameters in different agro-eco systems (tea, rubber and oil palm) and natural rain forest in the South-Western Wet-Zone of Sri Lanka. *Journal of Environmental Research and Development*, 2, 285–294.
- Gardner, T. A., Barlow, J., & Peres, C. A. (2007). Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138, 166–179.
- Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., et al. (2000). The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bio Science*, 50, 653–666.
- Gillespie, G. R., Ahmad, E., Elahan, B., Evans, A., Ancrenaz, M., Goossens, B., & Scroggie, M. P. (2012). Conservation of amphibians in Borneo: Relative value of secondary tropical forest and non-forest habitats. *Biological Conservation*, 152, 136–144.

- González-García, F. (1993). Avifauna de la Reserva de la Biosfera "Montes Azules", Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 55, 1-86.
- González-Romero, A., & Murrieta-Galindo, R. (2008). Anfibios y reptiles. En: Manson R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S., & Mehltreter K. (eds.) *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación* (pp. 135–147). México: Instituto Nacional de Ecología.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., et al. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 34, 850–53.
- Heinen, J. T. (1992). Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: some implications for faunal restoration. *Biotropica*, 24, 431–439.
- Hernández-Ordóñez, O., Martínez-Ramos, M., Arroyo-Rodríguez, V., González-Hernández, A., González-Zamora, A., Zárate, D. A., & Reynoso, V. H. (2014). Distribution and conservation status of amphibian and reptile species in the Lacandona rainforest, Mexico: an update after 20 years of research. *Tropical Conservation Science*, 7, 1–25.
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N., & Martínez-Ramos, M. (2015). Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica*, 47, 377–388.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). (2000). *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules*. México: Primera edición, Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, 255 pp.
- Jantz, S. M., Barker, B., Brooks, T. M., Chini, L. P., Huang, Q., Moore, R. M., Noel, J. & Hurtt, G. C. (2015). Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. *Conservation Biology*, 29, 1122–1131.

- Jared, C., Antoniazzi, M. M., Wilkinson, M., & Jacques, H. C. D. (2015). Conservation of the caecilian *Siphonops annulatus* (Amphibia Gymnophiona) in Brazilian cacao plantations: a successful relationship. *Agrotropica*, 27, 233–238.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., & Grolet, O. (2001). Habitat matrix effect on pond occupancy in newt. *Conservation Biology*, 15, 239–248.
- Jones, K. B. (1986). Amphibians and reptiles. En: Coperrider, A. Y., Boyd, R. J. & Stuart, H. R. (eds.) *Inventory and monitoring of wildlife habitat* (pp. 267-290). United States of America: Department of the Interior, Bureau of Lan Management.
- Jorge, R. F., Simões, P. I., Magnusson, W. E., & Lima, A. P. (2016). Fine-scale habitat heterogeneity explains the local distribution of two Amazonian frog species of concern for conservation. *Biotropica*, 48, 1–10.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Kenyon, N., Phillott, A. D., & Alford, R. A. (2009). Evaluation of the photographic identification method (PIM) as a tool to identify adult *Litoria genimaculata* (Anura: Hylidae). *Herpetological Conservation and Biology*, 4, 403-410.
- Kruskal, J. B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 2, 115-129.
- Kurz, D. J., Nowakowski, A. J., Tingley, M. W., Donnelly, M. A., & Wilcove, D. S. (2014). Forest-land use complementarity modifies community structure of a tropical herpetofauna. *Biological Conservation*, 170, 246–255.
- Lee, J. C. (2000). *A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world: the lowlands of Mexico, Northern Guatemala, and Belize*. United States of America: Cornell University Press, 416 pp.
- Lieberman, S. S. (1986). Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana*, 15, 1–72.
- Macip-Ríos, R., & Casas-Andreu, G. (2008). Los cafetales en México y su importancia para la conservación de los anfibios y reptiles. *Acta Zoológica Mexicana*, 24, 143–159.

- Macip-Ríos, R., & Muñoz-Alonso, A. (2008). Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 185–195.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. United Kingdom: Blackwell, 256 pp.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., & Zelazowski, P. (2014). Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125–159.
- Mang, S. L., & Brodie, J. F. (2015). Impacts of non-oil tree plantations on biodiversity in Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, 24, 3431–3447.
- Marcon, E., & Hérault, B. (2015). Entropart: An R package to measure and partition diversity. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–26.
- McAleece, N., Gage, J. D. G., Lamshead, P. J. D., Paterson, G. L. J. (1997). BioDiversity Professional statistics analysis software. Jointly developed by the Scottish Association for Marine Science and the Natural History Museum London.
- Medellín, R. A. (1994). Mammal diversity and conservation in the Selva-Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8, 780–799.
- Mellor, D. J., Beausoleil, N. J., & Stafford, K. J. (2004). *Marking amphibians, reptiles and marine mammals: animal welfare, practicalities and public perceptions in New Zealand*. New Zealand: Department of Conservation, 55 pp.
- Moguel, P., & Toledo, V. M. (1999). Biodiversity conservation in tradicional Coffee systems of Mexico. *Conservation Biology*, 13, 11–21.
- Mosher, K. R., & Bateman, H. L. (2016). The effects of riparian restoration following saltcedar (*Tamarix* spp.) biocontrol on habitat and herpetofauna along a desert stream. *Restoration Ecology*, 24, 71–80.
- Murrieta-Galindo, R., López-Barrera, F., González-Romero, A., & Parra-Olea, G. (2013). Matrix and habitat quality in a montane cloud-forest landscape: amphibians in coffee plantations in central Veracruz, Mexico. *Wildlife Research*, 40, 25–35.

- Nadler, B., & Johnstone, I. M. (2011). On the distribution of Roy's largest root test in MANOVA and in signal detection in noise. Technical Report, Department of Statistics, Stanford University.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*, 45–50.
- Nowakowski, A. J., Veiman-Echeverria, M., Kurz, D. J., & Donnelly, M. A. (2015). Evaluating connectivity for tropical amphibians using empirically derived resistance surfaces. *Ecological Applications*, *25*, 928–942.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., et al. (2016). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palacios, C. P., Agüero, B., & Simonetti, J. A. (2013). Agroforestry systems as habitat for herpetofauna: is there supporting evidence? *Agroforestry Systems*, *87*, 517–523.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano-Neto, E., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., & Baumgarten, J. (2009). The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*, *142*, 1178–1190.
- Perfecto, I., & Armbrecht, I. (2003). The coffee agroecosystem in the neotropics combining ecological and economic goals. En: Vandermeer, J. (ed.). *Tropical Agroecosystems* (pp. 159-194). United States of America: CRC Press.
- Perfecto, I., & Vandermeer, J. (2008). Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1134*, 173-200.
- Pineda, E., & Halffter, G. (2004). Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, *117*, 499–508.

- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F., & Halffter, G. (2005). Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz. *Conservation Biology*, 19, 400–410.
- R Core Team (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez, P. A., & Simonetti, J. A. (2011). Conservation opportunities in commercial plantations: The case of mammals. *Journal for Nature Conservation*, 19, 351–355.
- Rice, R. A., & Greenberg, R. (2000). Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29, 167–173.
- Riemann, J. C., Ndriantsoa, S. H., Raminosoa, N. R., Rödel, M. O., & Glos, J. (2015). The value of forest fragments for maintaining amphibian diversity in Madagascar. *Biological Conservation*, 191, 707–715.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E., & Reynoso, V. H. (2016). Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 25, 375–392.
- Rzedowski, J. (2006) *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 504 pp.
- Santos Heredia, M. C. (2015). Funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae: Coleoptera) en un paisaje antropogénico en el sur de México. Tesis de Doctorado. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México.
- SAS Institute. (2008). *JMP 8 User Guide*. United States: SAS Institute, Inc., Cary, NC, 534 pp.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., & Martínez-Ramos, M. (2011). Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica*, 43, 237–245.

- Teixeira, R. L., Ferreira, R. B., Silva-Soares, T., Mageski, M. M., Pertel, W., Rödder, D., Hoffman, E. B. & Engler, J. O. (2015). Anuran community of a cocoa agroecosystem in southeastern Brazil. *Salamandra*, *51*, 259–262.
- Trimble, M. J., & van Aarde, R. J. (2014). Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation*, *17*, 441–453.
- Tuberville, T. D., Andrews, K. M., Sperry, J. H., & Grosse, A. M. (2015). Use of the nature serve climate change vulnerability index as an assessment tool for reptiles and amphibians: lessons learned. *Environmental Management*, *56*, 822–834.
- Uetz, P., Freed, P. & Jirí Hošek. (2016). The reptile database. <http://www.reptile-database.org>.
- Urbina-Cardona, J. N., & Reynoso V. H. (2005). Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde- interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: Halffter, J. S., Koleff, P., & Melic A. (eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (pp. 191-207). España; Monografías Tercer Milenio.
- Vallan, D. (2000). Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation*, *96*, 31–43.
- Vandermeer, J., & Perfecto, I. (2007). The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology*, *21*, 274–277.
- Velleman, P. F. (1997). Data Desk 6.1. Data Description Inc., Ithaca.
- Vos, C. C., Goedhart, P. W., Lammertsma, D. R., & Spitzen-van der Sluijs, A. M. (2007). Matrix permeability of agricultural landscapes: an analysis of the common frog (*Rana temporaria*). *Herpetological Journal*, *17*, 174–182.
- Wanger, T. C., Iskandar, D. T., Motzke, I., Brook, B. W., Sodhi, N. S., Clough, Y., & Tschardt, T. (2010). Effects of land-use change on community composition of tropical amphibians and reptiles in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology*, *24*, 795–802.

- Wanger, T. C., Saro, A., Iskandar, D. T., Brook, B. W., Sodhi, N. S., Clough, Y., & Tschardtke, T. (2009). Conservation value of cacao agroforestry for amphibians and reptiles in South-East Asia: Combining correlative models with follow-up field experiments. *Journal of Applied Ecology*, *46*, 823–832.
- Whitfield, S. M., Bell, K. E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chaves, G., Savage, J. M. & Donnelly, M. A. (2007). Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*, 8352–6.
- Wiens, J. A., Chr, N., Van Horne, B., & Ims, R. A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 369-380.
- Williams, S. E., Marsh, H., & Winter, J. (2002). Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology*, *83*, 1317–1329.
- Wright, S. J., & Muller-landau, H. C. (2006). The future of tropical forest species. *Biotropica*, *38*, 287–301.
- Young, B., Stuart, S., & Chanson, J. (2004). *Joyas que están desapareciendo: El estado de los anfibios en el Nuevo Mundo*. United States: NatureServe, 55 pp.
- Zárate, D. A., Andresen, E., Estrada, A., & Serio-Silva, J. C. (2014). Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology*, *76*(9), 890–899.

9. ANEXOS

Anexo 1. Valores promedios de las características ambientales medidas en las 12 parcelas (P1-P12) de bosque maduro y en 12 parcelas de cacao bajo sombra. Significado de las abreviaturas: PROHJ = profundidad de hojarasca (cm); COBHJ = cobertura de hojarasca (%); ALTMAX = altura máxima del dosel (m); DHERB = densidad de hierbas (ind./9 m²); DARBUS = Densidad de arbustos (ind./9 m²); INLUZ = intensidad de la luz (lux); PRHUMM = presencia de humus; DTRONCOS = densidad de troncos y lianas en el suelo (ind./225m²); DARB = densidad de árboles (ind./225m²); PRACUA = presencia de cuerpos de agua; DISTARR = distancia al arroyo más cercano (m).

BOSQUE	PROHJ	COBHJ	ALTMAX	DHERB	DARBUS	INLUZ	PRHUMM	DTRONCOS	DARB	PRACUA	DISTARR
P1	3.1	85	14.2	17.2	19	24.6	0.4	7.67	8	1	50
P2	2.08	68	17	24.4	72	20	0.4	3	6.33	0.67	115
P3	3.66	88	20	21.2	45.8	18.6	0.2	6.33	10	0	125
P4	3.34	78	21.8	114.2	234.4	25.2	0.2	7.67	6.33	0.67	8
P5	3.32	89	23	110.4	84.2	46	0.2	8.33	7.67	0.33	127
P6	3.365	97	22.2	63.4	41.2	23	0.2	6	6.33	0.33	25
P7	3.88	89	22.4	25.2	59.4	9	0.6	7	11.67	0	94
P8	2.785	91	21.6	46	238.4	6.4	0	8	8.67	0	220
P9	3.18	82	21	15	17.6	8.2	0.4	5.67	10.33	0	150
P10	3.38	92	17.2	23.2	27.8	31.4	0.4	5.67	7.67	0.33	43
P11	2.46	80	20	16.2	29.8	6.4	0.6	8.33	7	0	160
P12	2.96	94	21.2	18.8	198.4	8.2	0.4	8.33	3.67	0	95
Promedio	3.13	86.08	20.13	41.3	89.0	18.91	0.33	6.8	7.81	0.27	101
Max	3.88	97	23	114.2	238.4	46	0.6	8.33	11.67	0.67	220
Min	2.08	68	14.2	15	17.6	6.4	0	3	3.67	0	8
Desv. Est	0.50	8.03	2.66	36	84.2	12.13	0.17	1.6	2.16	0.34	61.77

Anexo 1 (continuación)

CACAO	PRHOJ	COBHOJ	ALTMAX	DHERB	DARBUS	INLUZ	PRHUMM	DTRONCOS	DARB	PRACUA	DISARRO
P1	2.96	96	13.2	20	46.4	12.6	0.6	8.33	15.67	1	5
P2	4.26	100	17	7.4	23.8	16	0.8	12.33	15.33	0	64
P3	2.58	92	17.2	31	31.2	10.4	0.6	1.67	13.33	0.33	10
P4	3.08	93	13.4	15.8	41.2	5.6	0.2	7.67	19	1	5
P5	4.3	95	19.8	12.6	45.2	0.8	0.2	1	14	0.67	30
P6	4.79	99	15	16.4	18.2	10.2	0.6	1.67	13.33	0.33	22
P7	4.36	100	20	40.2	53.2	13.8	0.4	6.67	15.33	0	109
P8	2.76	89.6	17	14.2	30	18	0.2	5	11.67	0	73
P9	5.7	100	21.4	14.8	22.8	20.4	1	8	18.67	0.67	10
P10	3.1	91	23.4	129	60.4	31	0.6	4	14.33	0.33	18
P11	3.82	98	23.4	32	17.2	22.2	0.4	6	14	0	39
P12	4.36	94	18.2	15.4	18.4	58.2	0.4	5	11.67	0	80
Promedio	3.84	94.38	18.25	29.07	34	18.26	0.5	5.61	14.69	0.36	39.58
Max	5.7	100	23.4	129	60.40	58.2	1	12.33	19	1	132
Min	2.04	82	13.2	7.40	17.20	0.8	0.2	1	11.66	0	5
Desv. Est	0.95	3.76	3.46	14.85	14.85	14.85	0.24	3.29	2.32	0.36	34.65

Anexo 2. Relación de la estructura de los ensambles de anfibios y reptiles (Abundancia, ⁰D, ¹D, ²D) con los “scores” de los primeros tres componentes principales del cacao y bosque. Se muestran los grados de libertad y el valor de significancia: $p \leq 0.05^*$, $p \leq 0.0001^{***}$.

Ensamble/hábitat	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Anfibios/cacao			
Abundancia	$\chi^2 = 5.08$, g.l. = 1, $p = 0.0242^*$	$\chi^2 = 3.24$, g.l. = 1, $p = 0.07$	$\chi^2 = 32.82$, g.l. = 1, $p < 0.0001^{***}$
Número de especies (D⁰)	$\chi^2 = 0.30$, g.l. = 1, $p = 0.57$	$\chi^2 = 0.22$, g.l. = 1, $p = 0.63$	$\chi^2 = 0.28$, g.l. = 1, $p = 0.59$
Diversidad ¹D	$\chi^2 = 1.96$, g.l. = 1, $p = 0.16$	$\chi^2 = 0.0075$, g.l. = 1, $p = 0.93$	$\chi^2 = 2.76$, g.l. = 1, $p = 0.09$
Diversidad ²D	$\chi^2 = 0.33$, g.l. = 1, $p = 0.56$	$\chi^2 = 0.33$, g.l. = 1, $p = 0.56$	$\chi^2 = 0.33$, g.l. = 1, $p = 0.56$
Reptiles/cacao			
Abundancia	$\chi^2 = 1.46$, g.l. = 1, $p = 0.22$	$\chi^2 = 0.39$, g.l. = 1, $p = 0.53$	$\chi^2 = 2.22$, g.l. = 1, $p = 0.13$
Número de especies (D⁰)	$\chi^2 = 0.08$, g.l. = 1, $p = 0.77$	$\chi^2 = 0.06$, g.l. = 1, $p = 0.80$	$\chi^2 = 0.29$, g.l. = 1, $p = 0.80$
Diversidad ¹D	$\chi^2 = 0.14$, g.l. = 1, $p = 0.7$	$\chi^2 = 0.03$, g.l. = 1, $p = 0.85$	$\chi^2 = 0.04$, g.l. = 1, $p = 0.82$
Diversidad ²D	$\chi^2 = 0.0025$, g.l. = 1, $p = 0.96$	$\chi^2 = 1.76$, g.l. = 1, $p = 0.18$	$\chi^2 = 0.19$, g.l. = 1, $p = 0.65$
Anfibios/bosque			
Abundancia	$\chi^2 = 0.35$, g.l. = 1, $p = 0.55$.	$\chi^2 = 1.15$, g.l. = 1, $p = 0.31$	$\chi^2 = 0.18$, g.l. = 1, $p = 0.67$
Número de especies (D⁰)	$\chi^2 = 0.002$, g.l. = 1, $p = 0.96$	$\chi^2 = 0.73$, g.l. = 1, $p = 0.39$	$\chi^2 = 1.39$, g.l. = 1, $p = 0.23$
Diversidad ¹D	$\chi^2 = 0.21$, g.l. = 1, $p = 0.63$	$\chi^2 = 0.73$, g.l. = 1, $p = 0.38$	$\chi^2 = 0.18$, g.l. = 1, $p = 0.66$
Diversidad ²D	$\chi^2 = 0.26$, g.l. = 1, $p = 0.60$	$\chi^2 = 0.96$, g.l. = 1, $p = 0.32$	$\chi^2 = 0.19$, g.l. = 1, $p = 0.66$
Reptiles/bosque			
Abundancia	$\chi^2 = 1.15$, g.l. = 1, $p = 0.28$	$\chi^2 = 0.45$, g.l. = 1, $p = 0.49$	$\chi^2 = 2.09$, g.l. = 1, $p = 0.14$
Número de especies (D⁰)	$\chi^2 = 0.04$, g.l. = 1, $p = 0.83$	$\chi^2 = 0.001$, g.l. = 1, $p = 0.97$	$\chi^2 = 0.096$, g.l. = 1, $p = 0.75$
Diversidad ¹D	$\chi^2 = 0.67$, g.l. = 1, $p = 0.41$	$\chi^2 = 0.16$, g.l. = 1, $p = 0.68$	$\chi^2 = 0.005$, g.l. = 1, $p = 0.94$
Diversidad ²D	$\chi^2 = 0.0007$, g.l. = 1, $p = 0.97$	$\chi^2 = 0.99$, g.l. = 1, $p = 0.31$	$\chi^2 = 0.86$, g.l. = 1, $p = 0.35$

Anexo 3. Correlaciones simples (Spearman) y su valor de significancia entre las variables ambientales y la abundancia de anfibios en el cacao.

