



**UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO**

---

**DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y SUS INTERACCIONES CON LAS  
PLANTAS EN UN PAISAJE CAMBIANTE DE AGROSISTEMAS DE  
CACAO**

**TESIS**

PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA Y MANEJO DE SISTEMAS  
TROPICALES

PRESENTA:

**Samuel Oporto Peregrino.**

DIRECTORES:

**DR. STEFAN LOUIS ARRIAGA WEISS.**

**DR. ALEJANDRO ANTONIO CASTRO LUNA.**

VILLAHERMOSA, TABASCO A 6 DE MARZO DE 2020

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



**UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO**

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



**DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN**



**2020  
LEONORA VICARIO**

FEBRERO 24 DE 2020

**C. SAMUEL OPORTO PEREGRINO  
PAS. DEL DOCTORADO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA Y  
MANEJO DE SISTEMAS TROPICALES  
P R E S E N T E**

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se le autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis de Doctorado en Ciencias en Ecología y Manejo de Sistemas Tropicales titulado: **"MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y SUS INTERACCIONES CON LAS PLANTAS EN UN PAISAJE CAMBIANTE DE AGROSISTEMAS DE CACAO"**, asesorado por Dr. Stefan Louis Arriaga Weiss y Dr. Alejandro Antonio Castro Luna, sobre el cual sustentará su Examen de Grado, cuyo jurado está integrado por el Dr. Mircea Gabriel Hidalgo Mihart, Dra. Ena Edith Mata Zayas, Dr. Stefan Louis Arriaga Weiss, Dr. Alejandro Antonio Castro Luna, Dr. Rodrigo García Morales, Dra. Lilia maría Gama Campillo y Dr. León David Olivera Gómez.

Por lo cual puede proceder a concluir con los trámites finales para fijar la fecha de examen.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
ESTUDIO EN LA DUDA, ACCIÓN EN LA FE

**DR. ARTURO GARRIDO MORA**  
DIRECTOR

UJAT  
DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



DIRECCIÓN

C.c.p.- Expediente del Alumno.  
C.c.p.- Archivo



KM. 0.5 CARR. VILLAHERMOSA-CÁRDENAS ENTRONQUE A BOSQUES DE SALOYA  
Tel. (993) 358-1500 Ext. 6400 y 6401, 337-9611, 337-9706, Fax (993) 354-4308 y 358-1579

Usar papel reciclado economiza energía, evita contaminación y desperdicio de agua y ayuda a conservar los bosques

www.ujat.mx

## CARTA AUTORIZACIÓN

El que suscribe, autoriza por medio del presente escrito a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para que utilice tanto física como digitalmente el Trabajo Recepcional en la modalidad de Tesis de doctorado denominado: **"MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y SUS INTERACCIONES CON LAS PLANTAS EN UN PAISAJE CAMBIANTE DE AGROSISTEMAS DE CACAO"**, de la cual soy autor y titular de los Derechos de Autor.

La finalidad del uso por parte de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco el Trabajo Recepcional antes mencionada, será única y exclusivamente para difusión, educación y sin fines de lucro; autorización que se hace de manera enunciativa más no limitativa para subirla a la Red Abierta de Bibliotecas Digitales (RABID) y a cualquier otra red académica con las que la Universidad tenga relación institucional.

Por lo antes manifestado, libero a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de cualquier reclamación legal que pudiera ejercer respecto al uso y manipulación de la tesis mencionada y para los fines estipulados en éste documento.

Se firma la presente autorización en la ciudad de Villahermosa, Tabasco a los 24 días del mes de febrero de dos mil veinte.

AUTORIZO



---

SAMUEL OPORTO PEREGRINO

# DEDICATORIA

A Tere:

Mi apoyo, motivación y compañía.

Para ti de todo corazón.

A mi madre:

Por su confianza, amor.

Por la educación en valores que me ha dado.

A Steven:

El pequeño ángel que vino a dar luz a nuestras vidas.

Y a mis amigos:

Por todo su apoyo profesional y personal.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios por permitirme llegar hasta este día y por guiarme en el camino. A mi madre, por acompañarme en esta aventura y confiar en mí. Por enseñarme cada día más.

A Tere por su apoyo y compañía que han sido fundamentales para llegar hasta el final en este proyecto.

Agradezco al CONACYT, por la beca para el estudio de posgrado (reg. 421424), que hizo posible el desarrollo de mis estudios doctorales. A la División Académica de Ciencias Biológicas de la UJAT por el apoyo logístico en este proyecto.

Agradezco a todos los que me permitieron ingresar en sus terrenos e instalaciones para el desarrollo de campo de este estudio: DAMC-UJAT, Finca Cholula, Rancho La Roca y Familia Rodríguez Castillo, Leonides, Eddy, Nati, Don Jaime, Don Juan y sus familias por permitirme el acceso a los sitios de estudio y a horas que pueden resultar incómodas o sospechosas. Estoy enormemente agradecido a los Drs. Stefan L. Arriaga Weiss y el Dr. Alejandro A. Castro Luna, por ser los mentores en este proyecto de tesis. Al comité sinodal Dr. Mircea, Dra. Ena, Dr. Alejandro, Dr. Stefan, Dr. Rodrigo, Dra. Lilly y Dr León, por sus atinadas observaciones a este proyecto de tesis.

A todos quienes me acompañaron a mis salidas de campo que son participes importante en el desarrollo de esta tesis. También agradezco a los que me ayudaron en la organización e identificación de las muestras en laboratorio. Agradezco a la Dra. Cecilia Díaz Castelazo por su apoyo en los análisis del tercer capítulo.

# ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
Referencias .....	5
CAPÍTULO I .....	19
Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao ( <i>Theobroma cacao</i> ) agroforestry systems in southeast Mexico .....	22
Objective: .....	23
Abstract .....	23
Keywords:.....	23
Introduction.....	24
Methods.....	28
Results .....	31
Discussion .....	32
Conclusions.....	39
Acknowledgements .....	40
References .....	41
List of tables .....	49
List of figures .....	51
CAPÍTULO II .....	54
Efecto de variables de locales y paisajísticas sobre los murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao del sureste de México.....	57
Objetivo: .....	57
Resumen .....	57
Introducción.....	58

Métodos.....	60
Resultados .....	64
Discusión.....	65
Agradecimientos.....	70
Referencias .....	72
Lista de cuadros .....	86
Lista de figuras .....	94
CAPÍTULO III.....	96
Redes de interacciones planta-murciélago en la región cacaotera de Tabasco, México .....	97
Objetivo:.....	97
Resumen.....	97
Introducción.....	98
Métodos.....	100
Resultados .....	103
Discusión.....	104
Agradecimientos.....	108
Referencias .....	110
Lista de cuadros .....	124
Lista de figuras .....	128
DISCUSIÓN GENERAL.....	132
Referencias .....	138



## INTRODUCCIÓN GENERAL

La extensión de los bosques tropicales originales ha disminuido drásticamente en el último siglo (Wright, 2005). Los agentes causales de esta disminución están directa o indirectamente relacionados con el crecimiento y desarrollo de las poblaciones humanas (Laurance et al., 2012). El uso del suelo anteriormente ocupado por los bosques tropicales ha sido sustituido principalmente por áreas urbanas, pastizales para ganadería y sistemas agrícolas (Defries, Rudel, Uriarte, & Hansen, 2010).

Estos cambios en la cobertura del suelo han generado un especial interés porque los bosques tropicales son hábitat de más de la mitad de la biodiversidad global (Gardner et al., 2009; Wright, 2005). La pérdida y degradación de los bosques tropicales reduce enormemente la biodiversidad en los trópicos (Gibson et al., 2011). A esto se debe que muchos esfuerzos científicos y políticos estén enfocados en la búsqueda de alternativas para cuantificar, menguar, detener y/o revertir la pérdida de los bosques y su biodiversidad en los trópicos (Jose, 2009), buscando alternativas sostenibles para el desarrollo humano y natural (Gibson et al., 2011).

Los agrosistemas de sombra han sido propuestos como alternativa para menguar la pérdida de especies en los bosques tropicales (Rice & Greenberg, 2000). Los agrosistemas de sombra pueden mantener un porcentaje, en algunos casos alto, de la biodiversidad existente en los bosques tropicales originales (Rice & Greenberg, 2000). Esto se le ha atribuido al mantenimiento del dosel para generar las condiciones de sombra y humedad requeridas por los cultivos (Beer, Muschler, Kass, & Somarriba, 1998), la estructura arbórea y las condiciones microclimáticas

que en los agrosistemas de sombra son similares a las de los bosques tropicales originales. Esto permite obtener beneficios económicos sin perder completamente los servicios ecosistémicos como la conservación de la biodiversidad y el secuestro de carbono (Jose, 2009). Esto ha sido demostrado con una gran cantidad de estudios que han reportado la capacidad de organismos de distintos taxa para adaptarse y usar los agrosistemas de sombra (e.g. Guiracocha et al. 2001; Faria et al. 2006; Harvey and González 2007).

Los cultivos de cacao (*Theobroma cacao*) son generalmente agrosistemas de sombra que además de su valor ecológico son económica y culturalmente importantes. El cacao es uno de los *commodity crops* mas importantes a nivel mundial, con un mercado global alrededor de los 40 mil millones de dólares anualmente (FAO, 2018). El consumo de chocolate, principal producto del cacao, está muy arraigado en la cultura actual en todo el mundo. En el Neotrópico, de donde es originaria la planta de cacao, su arraigo cultural es mayor y también es consumido en otros productos como el pozol, polvillo, entre otros (Centurión, Espinoza, Poot, & Cázares, 2003; Córdova, Jaramillo, Córdova, Carranza, & Morales, 2018).

El cacao es el segundo agrosistema de sombra más importante en el Neotrópico de México (González, 2005). La mayor parte de la producción de cacao del país se encuentra en el sureste, en específico en la Chontalpa, Tabasco (Ramírez, 2014). En esta región, los agrosistemas de cacao han sido aprovechados desde épocas prehispánicas (Tudela, 1992). La producción de cacao es una de las principales actividades agroforestales de Tabasco, representando el 18.1% respecto al valor que aporta el sector agropecuario al PIB del estado (Andrade- Aguirre, 2007), y más

del 90% de los productores estatales se localizan en la región de la Chontalpa (Ramos-Reyes, Palma-Lopez, Ortiz-Solorio, Ortiz-Garcia, & Díaz-Padilla, 2004). La importancia cultural y económica del cacao puede contribuir al mantenimiento de sus agrosistemas y de la biodiversidad que habita en ellos. Sin embargo, la producción de cacao ha decrecido en Latinoamérica y un conjunto de factores sociales, económicos y fitosanitarios han ocasionado una drástica caída en la producción y el área destinada a los agrosistemas cacao, en América, en México y específicamente en la Chontalpa.

El decrecimiento de la producción de cacao a nivel continental, nacional y regional se le ha atribuido principalmente a la emergencia fitosanitaria de la moniliasis (Díaz-José, Aguilar-Avila, Rendón-Medel, & Santoyo-Cortés, 2013). Enfermedad causada por *Moniliophthora roreri*, que al infectar la planta daña los frutos ocasionando una pérdida de hasta el 100% de la producción (Correa, Castro, & Coy, 2014). Para contrarrestar los efectos de la moniliasis se han llevado a cabo acciones de manejo que incluyen cambios en la estructura física de los agrosistemas, como la reducción o eliminación del dosel (Ramírez 2008). Pero también se ha reportado que ante los altos costos de manejo y la pérdida de la producción algunos productores optado por abandonar o talar los agrosistemas de cacao (Hernández et al., 2015). Los cambios en la estructura y la eliminación de los agrosistemas de cacao pueden afectar los servicios ecosistémicos que proveen.

Algunos grupos de fauna silvestre, entre ellos los murciélagos, se ven afectados con los cambios en la estructura local y paisajística de los ecosistemas arbóreos. En el caso de los murciélagos, se ha registrado que algunos parámetros como la cobertura del sotobosque o la cobertura forestal pueden influir sobre la abundancia

y composición de murciélagos frugívoros (Meyer & Kalko, 2008; Vleut, Galindo-González, de Boer, Levy-Tacher, & Vazquez, 2015). Además, se ha reportado que los murciélagos utilizan los agrosistemas de cacao y del su dosel pueden obtener alimento y refugio (Faria et al., 2006). Por ello, la situación actual de los agrosistemas de cacao, la reducción de la superficie y sus cambios estructurales pueden estar influyendo sobre las poblaciones de murciélagos frugívoros.

Este documento de tesis, se aboca en tres capítulos a describir la situación actual de los agrosistemas de cacao, los murciélagos frugívoros y la relación de los murciélagos frugívoros con las plantas en los sistemas agroforestales de la Chontalpa, Tabasco, México. En el primer capítulo se presenta un estudio sobre el cambio de uso de suelo en la región cacaotera La Chontalpa, analizando la influencia de los centros urbanos y la tenencia de la tierra sobre este cambio.

El segundo capítulo es un estudio sobre la diversidad y composición de los murciélagos frugívoros en cacaotales de La Chontalpa. Se presentan análisis de los efectos de variables locales y de paisaje sobre parámetros de los ensamblajes de murciélagos. Por último, en el tercer capítulo se aborda un estudio sobre las redes de interacciones entre los murciélagos y las plantas que se encuentran en los agrosistemas de cacao de La Chontalpa, así como el efecto de variables locales y de paisaje sobre parámetros de las redes de interacciones.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., Dwi Putra, D., Waltert, M., & Tschardtke, T. (2008). The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International*, 18(4), 349–362. <https://doi.org/10.1017/S0959270908007570>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Arizmendi, M. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L., & Lira, R. (2016). Hummingbird Conservation in Mexico: The Natural Protected Areas System. *Natural Areas Journal*, 36(4), 366–376. <https://doi.org/10.3375/043.036.0404>
- Barbosa, M., Fernandes, G. W., Lewis, O. T., & Morris, R. J. (2017). Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 327–336. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12626>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic network. *PNAS*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1998). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38, 139–164.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., & Kunz, T. H. (2011). Economic

- importance of bats in agriculture (Supplementary material). *Science*, 332(6025), 41–42. <https://doi.org/10.1126/science.1201366>
- Castro-Luna, A. a., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 219–228. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2007\)9\[219:QPBADT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2007)9[219:QPBADT]2.0.CO;2)
- Centurión, D., Espinoza, J., Poot, J. E., & Cázares, J. G. (2003). *Cultura alimentaria tradicional de la región Sierra de Tabasco*. Villahermosa, Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143. Retrieved from <http://www.r-project.org>.
- Córdova, C. E., Jaramillo, J. L., Córdova, V., Carranza, I., & Morales, J. (2018). Estudios Sociales Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo regional. *Estudios Sociales: Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo Regional*, 52(28), 1–27. <https://doi.org/10.24836/es.v28i52.577>
- Correa, J., Castro, S., & Coy, J. (2014). Estado de la moniliasis del cacao causada por *Moniliophthora roreri* en Colombia. *Acta Agronómica*, 63(4), 388–399.

- Cosson, J.-F., Pons, J.-M., & Masson, D. (1999). Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 515–534. Retrieved from <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.1644/BWG-125>
- Costa, G. (2011). La inseguridad en América Latina ¿Cómo estamos? *Revista Brasileira de Segurança Pública*, 5(8), 6–37.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1198/016214502760047131>
- Dammert, L. (2009). Drogas Inseguridad en América Latina: Una Relación Compleja. *Nueva Sociedad*, 222, 112–131.
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Defries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., & Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 3(3), 178–181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Diario Oficial de la Federación. (2019). Reglas de Operación del Programa Apoyos para el Desarrollo Forestal Sustentable 2019. Retrieved from [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019)
- Díaz-José, O., Aguilar-Avila, J., Rendón-Medel, R., & Santoyo-Cortés, V. H. (2013). Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*, 40(2), 279–289. <https://doi.org/10.4067/S0718-16202013000200004>
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2009). Package “bipartite”. Visualising

bipartite networks and calculating some (ecological) indices.

<https://doi.org/10.1002/sim.4177>>

Espinosa-García, J. A., Uresti-Gil, J., Vélez-Izquierdo, A., Moctezuma-López, G., Inurreta-Aguirre, H. D., & Góngora-González, S. F. (2015). Productividad y rentabilidad potencial del cacao ( *Theobroma cacao* L .) en el trópico mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6(5), 1015–1063.

FAO, F. and A. O. of the U. N. (2018). FAOSTAT. Retrieved from [www.fao.org/faostat/en/#data](http://www.fao.org/faostat/en/#data)

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 531–542.

<https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>

Faria, D., & Baumgarten, J. (2007). Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(2), 291–312. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-8346-5>

Faria, D., Laps, R. R., Baumgarten, J., & Cetra, M. (2006). Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia , Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 15, 587–612. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2089-1>

Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 57–74.

Galindo-González, J. (2007). Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. In G. Sánchez-Rojas & A. Rojas-Martínez (Eds.), *Tópicos en*



- Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos* (Vol. 1, pp. 97–114). Hidalgo, México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Galindo-González, J., Vázquez-Domínguez, G., Saldaña-Vázquez, R. A., & Hernández-Montero, J. R. (2009). A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 205–209.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467409005859>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12(6), 561–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gobierno de México. (2019). Programa Sembrando Vida. Retrieved from <https://www.gob.mx/bienestar/acciones-y-programas/programa-sembrando-vida>
- Gonçalves, A., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 43–49. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1>
- Gorresen, P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688–697. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Griffith, B., & Youtie, B. A. (1988). Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover.pdf. *Wildlife Society Bulletin*, 16, 206–210.

- Guimarães, J. P. R., & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U., & Carrillo, E. (2001). Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería En Las Américas*, 8, 7–11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 4–9.
- Harvey, C. A., & González, J. A. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv*, 16, 2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>
- Hernández, E., Hernández, J., Avedaño, C. H., López, G., Garrido, E. R., Romero, J., & Nava, C. (2015). Socioeconomic and parasitological factors that limits cocoa production in Chiapas , Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 33, 232–246.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2018). Package 'iNEXT'. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Ibarra, A. C., Arriaga-Weiss., S., & Estrada, A. (2001). Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalapa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 17(34), 101–112.
- INEGI. (2017). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Retrieved from [www3.inegi.org.mx/datos\\_geograficos](http://www3.inegi.org.mx/datos_geograficos)
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Wilig, M. R., & Racey, P. A. (2009). Carpe

- noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, 8(1–2), 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal. Conceptos y aplicaciones* (pp. 17–41). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : An overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: Diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153(1–2), 319–333. <https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kim, Y., & Zangerling, B. (2016). *Mexico Urbanization Review. Managing Spatial Growth for Productive and Livable Cities in Mexico*. Washington, D.C.: International Bank for Reconstruction and Development / The World Bank. Retrieved from <http://elibrary.worldbank.org/doi/book/10.1596/978-1-4648-0916-3>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest.

*Journal of Applied Ecology*, 46, 203–213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.0>

- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., ... Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415), 290–293. <https://doi.org/10.1038/nature11318>
- Martín, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity: An International Journal on Biocomplexity in the Environment and Theoretical Ecology*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martins, A. C. M., Willig, M. R., Presley, S. J., & Marinho-Filho, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 391, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez, O. (2008). Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. México, D. F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3), 478–485.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P.,

- & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks: Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6(2), 1–10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & Martinez, M. A. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131–140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611.  
<https://doi.org/10.1080/01496395.2011.625388>
- Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726.  
<https://doi.org/10.1111/j.>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Muñoz, D., Estrada, A., & Naranjo, E. (2005). Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology. *Universidad y Ciencia*, II (ns), 35–44.
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4), 573–590.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>

Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122(1), 151–158.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013>

Olea-Wagner, A. V., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D., & León-Paniagua, L. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 191–200. Retrieved from <http://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/#register:000027091:::331240>

Olea Y Wagner, A. V., Lorenzo Monterrubio, C., Ramírez Marcial, N., León Paniagua, L., & Naranjo Piñera, E. J. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México, 49.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>

Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L., & Castro-Luna, A. A. (2015). Frugivorous bat diversity and composition in secondary forests of Tabasco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431–439.

<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>

Oporto, S., Hidalgo-Mihart, M. G., Collado-Torres, R. A., Castro-Luna, A. A., Gama-Campillo, L. M., & Arriaga-Weiss, S. L. (2019). Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico. *Agroforestry Systems*, 1–11.

- Pérez-De la Cruz, M., Sánchez-Soto, S., Ortiz-García, C. F., Zapata-Mata, R., & De la Cruz-Pérez, A. (2007). Diversity of Insects Captured by Weaver Spiders (Arachnida: Araneae) in the Cocoa Agroecosystem in Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 36(1), 90–101. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100011>
- Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R. E., & Brashares, J. S. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS*, 105(52), 20770–20775. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806080105>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Meneses, A., García-López, E., Obrador-Olán, J. J., Ruiz-Rosado, O., & Camacho-Chiu, W. (2013). Diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 29(3), 215–230.
- Ramírez González, S. I. (2008). La moniliasis un desafío para lograr la sostenibilidad del sistema cacao en México. *Tecnología En Marcha*, 21(1), 97–110.
- Ramos-Reyes, R., Palma-Lopez, D. J., Ortiz-Solorio, C. A., Ortiz-Garcia, C. F., & Díaz-Padilla, G. (2004). Change of Land Use by Means of Geographical Information Systems in a Cacao Region. *Terra Latinoamericana*, 22(3), 267–

278.

Ramos-Reyes, R., Sánchez-Hernández, R., & Gama-Campillo, L. M. (2016).

Análisis de cambios de uso del suelo en el municipio costero de Comalcalco, Tabasco, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 3(8), 151–160.

Rice, R. A., & Greenberg, R. (2000). Cacao Cultivation and the Conservation of Biological Diversity. *AMBIO*, 29(3), 167–173. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.3.167>

Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2111–2124. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9829-6>

Schroth, G., & Harvey, C. A. (2007). Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2237–2244. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9195-1>

Schulze, M. D., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1), 174. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0174:acotpb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0174:acotpb]2.0.co;2)

Secretaría de Energía. (2018). Refinería permitirá generar hasta 135 mil empleos directos e indirectos. Retrieved from [https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín 92 - 9 diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-](https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín%2092%20-%20diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-)



084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ

- Straube, F. C., & Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8, 150–152.
- Tudela, F. (1992). *La modernización forzada del tropic: el caso de Tabasco*. México, D. F.: Proyecto integrado del Golfo. CINVESTAV, IFIAS, UNRISD.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- USGS. (2017). EarthExplorer. Retrieved from <https://earthexplorer.usgs.gov/>
- Valenzuela-Córdova, B., Mata-Zayas, E. E., Pacheco-Figueroa, C. J., Chávez-Gordillo, E. J., Díaz-López, H. M., Gama Campillo, L. M., & Valdez-Leal, J. D. D. (2015). Ecotourism potencial of the cacao (*Theobroma cacao* L.)farming ecosystem with black howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray) in La chontalpa, Tabasco. *Agroproductividad*, 8(5), 3–10.
- Van Bael, S. A., Bichier, P., Ochoa, I., & Greenberg, R. (2007). Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2245–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9193-3>
- Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Verea, C., & Solórzano, A. (2005). Avifauna asociada al sotobosque de un plantación de cacao del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 16(1), 1–14.

- Vleut, I., Galindo-González, J., de Boer, W. F., Levy-Tacher, S. I., & Vazquez, L. B. (2015). Niche differentiation and its relationship with food abundance and vegetation complexity in four frugivorous bat species in Southern Mexico. *Biotropica*, 47(5), 606–615. <https://doi.org/10.1111/btp.12238>
- Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G., & Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification : Meeting the Ecological Challenges of Agricultural Change. *Journal of Applied Ecology*, 40, 984–993.
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>
- Zequeira-Larios, C. (2014). *La producción de cacao (Theobroma cacao) en México: Tabasco, estudio de caso*. Universidad Veracruzana.

# CAPÍTULO I

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

» Browse Volumes & Issues

# Agroforestry Systems

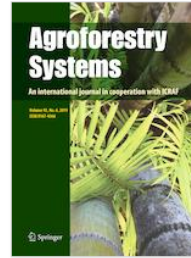
An International Journal incorporating Agroforestry Forum

ISSN: 0167-4366 (Print) 1572-9680 (Online)

## Description

*Agroforestry Systems* is an international scientific journal that publishes results of novel, high impact original research, critical reviews and short communications on any aspect of agroforestry. The journal particularly encourages contributions that demonstrate the role of agroforestry in providing commodity as well non-commodity benefits such as ecosystem services. Papers dealing with both biophysical and socioeconomic aspects are welcome. These include results of investigations of a fundamental or applied nature dealing with integrated systems involving trees and crops and/or livestock. Manuscripts that are purely descriptive in nature or confirmatory in nature of well-established findings, and with limited international scope are discouraged. To be acceptable for publication, the information presented must be relevant to a context wider than the specific location where the study was undertaken, and provide new insight or make a significant contribution to the agroforestry knowledge base. [hide](#)

[Browse Volumes & Issues](#)



Impact Factor	Available
1.792	1983 - 2019
Volumes	Issues
93	284
Articles	Open Access
3,123	<a href="#">64 Articles</a>

Universidad Autónoma de Tabasco.

**Fw: Your Submission AGFO-D-18-00323R2**

Mircea G. Hidalgo Mihart <mhidalgo@yahoo.com>

Mar 28/01/2020 01:59 PM

Para: Samuel Oporto Peregrino <oporto\_sp@hotmail.com>

----- Mensaje reenviado -----

**De:** "Agroforestry Systems (AGFO)" <em@editorialmanager.com>

**Para:** "Mircea G Hidalgo Mihart" <mhidalgo@yahoo.com>

**Cc:**

**Enviado:** jue., 31 de oct de 2019 a la(s) 15:57

**Asunto:** Your Submission AGFO-D-18-00323R2

Dear Dr Hidalgo Mihart,

We are pleased to inform you that your manuscript, "Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico.", has been accepted for publication in Agroforestry Systems.

You will receive an e-mail from Springer in due course with regards to the following items:

1. Offprints
2. Colour figures
3. Transfer of Copyright

Please remember to quote the manuscript number, AGFO-D-18-00323R2, whenever inquiring about your manuscript.

With best regards,

Prof. Shibu Jose, Ph.D., Editor-In-Chief

H.E. Garrett Endowed Professor and Director, University of Missouri Center for Agroforestry

I find this ms has greatly improved through the review process. It is now interesting to read and a valuable addition to the literature.

Recipients of this email are registered users within the Editorial Manager database for this journal. We will keep your information on file to use in the process of submitting, evaluating and publishing a manuscript. For more information on how we use your personal details please see our privacy policy at <https://www.springernature.com/production-privacy-policy>. If you no longer wish to receive messages from this journal or you have questions regarding database management, please contact the Publication Office at the link below.

In compliance with data protection regulations, you may request that we remove your personal registration details at any time. (Use the following URL: <https://www.editorialmanager.com/agfo/login.asp?a=r>). Please contact the publication office if you have any questions.

**Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao  
(*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico**

Samuel Oporto-Peregrino, Mircea Gabriel Hidalgo-Mihart, Ricardo Alberto Collado-Torres, Alejandro Antonio Castro-Luna, Lilia María Gama-Campillo, Stefan Louis Arriaga-Weiss.

**Received: 24 September 2018 / Accepted: 1 November 2019 / Published  
online 11 November 2019**

S. Oporto-Peregrino, M. G. Hidalgo-Mihart (correspondencia), R. A. Collado-Torres, L. M. Gama-Campillo, S. L. Arriaga-Weiss

División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 S/N, Entronque a Bosques de Saloya, 86150 Villahermosa, Tabasco, Mexico

e-mail: mhidalgo@yahoo.com

S. Oporto-Peregrino e-mail: oporto\_sp@hotmail.com

R. A. Collado-Torres e-mail: richyboy14@hotmail.com

L. M. Gama-Campillo e-mail: lillygama@yahoo.com

S. L. Arriaga-Weiss e-mail: sarriagaw@hotmail.com

A. A. Castro-Luna

Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA), Universidad

Veracruzana, Veracruz, Mexico

□e-mail: castrolun@hotmail.com

**Objective:**

To quantify the area covered by cocoa crops in 2003 and compare the change/maintenance of this land use in 2016 in relation to land tenure and distance to urban centers

**Abstract**

Production of cacao and its products such as chocolate generate a global market. Despite demand, production has declined in a region historically important in the domestication of cacao in Mesoamerica. Chontalpa in southeast Mexico is an important area for cacao agroforestry systems, but a number of factors have affected current production, resulting in the elimination of many agroforestry systems. This study analyzes land use changes in the cacao production region of Tabasco State of SE Mexico using Landsat images from 2003 to 2016 to evaluate whether changes in cacao agroforestry systems into other land use forms are related to land tenure and distance to urban centers. Our results determined that land use changes were significantly lower in ejido lands, compared to other types of land tenure. A shorter distance to urban centers was associated with a higher probability of changing from cacao agroforestry systems to other land uses (grasslands, urban constructions). Members of young generations in the Chontalpa tend to move to urban centers that are continually growing at the expense of other land uses. Therefore, cacao agroforestry systems close to urban areas are more likely to change into this type of land use.

**Keywords:** Land tenure, Deforestation, Mesoamerica, Cacao agroforestry systems

## Introduction

Cacao (*Theobroma cacao*) is a commodity crop with a world market that reached seven billion dollars in 2014 (FAO 2018). Considering cacao products, including chocolate which is the most important, this market was worth close to 40 billion dollars (FAO 2018). Worldwide annual production of cacao amounts to an average 3 million tons of cacao beans, 0.8 million tons cacao butter, 0.5 million tons cacao paste and 0.95 million tons cacao powder and cake (FAO 2018). The importance of this species in today's society is cultural, as well as economic, since consumption of cacao products is promoted globally.

Although cacao is currently known and well distributed worldwide, the origin of its domestication and cultivation remains uncertain as the original distribution of wild populations remains unclear. Authors such as de la Cruz et al. (1995) and Zarrillo et al. (2018) utilized different approaches to similarly conclude that its domestication probably originated in northern South America. However, the cacao was intensely cultivated by the Mayan civilization in Mesoamerica over 1500 years ago (Motamayor et al. 2002). Cacao residues in archaeological pottery as well as ethnographic sources are a clear indication of its importance and widespread use for cultures in the region (Powis et al. 2011).

Cacao production in the American continent has declined considerably, contrasting with global growth trends (Ploetz 2007). There are multiple reasons for the decline of cacao production in America, such as socioeconomic factors and expansion of diseases that affect agroforestry systems (Dahlquist et al. 2007; Ortega et al. 2017). Production decreased by 43% between 2003 and 2011 in Mexico, one of the leading producers in the Americas (Díaz-José et al. 2013).



Cacao in Mexico has been cultivated in the Chontalpa region in the state of Tabasco before Spanish colonization more than 500 years ago (Tudela 1992) and currently contributes with 45–60% to national production. However, in recent decades many producers have been driven by numerous factors to reduce and even totally eradicate cacao agroforestry systems (Hernández et al. 2015) and shift to alternate productive activities to compensate economic benefits previously attained from cacao. Numerous factors have an impact on this crisis. The spread of cacao diseases, such as moniliasis caused by the fungus *Moniliophthora roreri*, is among the causes of this crisis (Correa et al. 2014; Hernández et al. 2015); as well as access to other income-earning options such as the oil industry or cattle ranching (Pinkus-Rendón and Contreras-Sánchez 2012). The oil industry boom in the region in the late twentieth century led to escalation of social conflicts (e.g., overcrowding, addictions, crime and increased social violence) as a result of changes in social organization, customs and traditions (Solano and Frutos 2013; Pinkus-Rendón and Contreras-Sánchez 2012). Other factors are the lack of economic incentives and closure of cacao producer associations (Córdova-Ávalos et al. 2001), low yields in cacao production (Priego-Castillo et al. 2009), that result in loss of interest in crop persistence (Zequeira-Larios 2014).

From an environmental standpoint, cacao cultivation requires the shade of large trees, many of them remnants of the original tropical forests in the region (Guiracocha et al. 2001; Sánchez et al. 2016), which provides a potential trade-off for the conservation of biodiversity by slowing complete conversion to cattle ranching or agriculture (Harvey and González 2007). In the Chontalpa region, traditional cacao agroforestry systems have fruit and/or timber trees for shade, and are

managed to reduce shrub competition; cacao as well as shade trees are periodically pruned, and are fertilized to increase yield (Córdova-Ávalos et al. 2001). Cacao agroforestry systems are especially important in the region because deforestation during the twentieth century dramatically reduced the cover and extent of original forests (Tudela 1992) to such an extent that cacao agroforestry systems have become the last refuges for biodiversity in the area (e.g., Ibarra et al. 2001; Muñoz et al. 2005; Oporto et al. 2015). Retaining forest structure is an important aspect to slow negative consequences affecting populations of species such as the Howler Monkey (*Allouata villosa*) whose diet mainly depends on shade trees (Muñoz et al. 2005) and frugivorous bats species, which is higher in cacao agroforestry systems than in secondary growth forests (Oporto et al. 2015). These systems are also significant for birds (Ibarra et al. 2001) that feed on fruits (e.g., *Bursera* sp., *Trophis* sp.), and in particular for migratory species requiring high caloric intake to succeed in migratory flight (Foster 2007). Cacao agroforestry systems are also considered germplasm conservation centers due to their high floristic diversity (Ramírez-Meneses et al. 2013). Cacao is also very important from a sociocultural standpoint; it provides nutrients and income for local communities (Córdova et al. 2018). Cacao is mainly used in “pozol”—a traditional beverage made from corn and cacao (Centurión et al. 2003) as well as in other products such as ground cacao, and chocolate (Córdova et al. 2018). However, Córdova et al. 2018 recognized that traditional knowledge for preparing these products is at risk due to lack of interest by younger generations.

Land control in Mexico is classified as national lands, small private properties, ejido social properties and communal lands. Ejidos are a form of common land tenure,

where ownership is derived from a state endowment to a group of families (similar to homesteading), and land can only be transferred to individuals if approved by a governing assembly. Communal lands, in contrast, are properties derived from the confirmation or restitution of lands to indigenous communities and cannot be sold or transferred (OCDE 2007). The type of land tenure has important consequences on use of natural resources policies (Bonilla-Moheno et al. 2013), and tenure type and governance directly influence decision making affecting such factors as deforestation and land cover changes, land use type, production methods and rates, soil and resource use and conservation and resource sustainability depending on the reliance of those lands to human needs (e.g., family, community, state and national levels). In some cases, derived from access to government support for conservation, land use change rates are lower in ejidos (e.g., Reyes-Hernández et al. 2003), while greater access to credit or the possibility of easily transferring land, favors land use change in private tenure areas (See Lewis 2002). Land tenure has been related to trends in land use change, and specifically to the type of social organization (Bonilla-Moheno et al. 2013). However, the generalization in these statements has been controversial (e.g., Skutsch et al. 2014), since some authors affirm that territorial tenure allows the owner to think about longterm sustainability and more sustainable management, while others ensure that tenure itself is not a key factor in land management (Carr and Hill 2006). Therefore, a regional analysis by tenure type is relevant to this study since cacao producers are divided mostly into private and ejido land ownerships in Chontalpa.

There is a global tendency toward urbanization (Kim and Zangerling 2016). Population in the most important urban centers in Chontalpa, Comalcalco,

Cunduacán and Jalpa had a 16% average increase from 2000 to 2010, and an increase close to 50% in the number of new homes built during that timeframe (INEGI 2018). Migration to cities results from the search for better services and income. Given the pressure of urbanization, the crop areas adjacent to the cities in Mexico are being converted to new housing developments (Gordillo-Ruiz and Castillo-Santiago 2016). In a scenario of disinterest in young generations, cacao diseases and lack of support for cacao production that contrasts with a high rate of urban growth in the Chontalpa region, it is relevant to determine the effect this factor has on the reduction in the area covered by cacao agroforestry systems.

Quantifying the loss of cultivated area of cacao in recent times is a first step to understand the consequences on the cultural and biological diversity of the region. To date, there is no estimation of the area that has been converted to other types of land use in the Chontalpa region. Therefore, this paper quantifies and describes the conversion of cacao agroforestry systems across the dominant land tenures and distances to urban centers over a 14-year time period (2003 and 2016).

## **Methods**

### **Study area**

The study area is located in the Chontalpa región (433,536 ha) in the state of Tabasco in southeast Mexico, where most of the state's cacao production is concentrated (Fig. 1); it includes the municipalities of Cárdenas, Cunduacán, Comalcalco, Jalpa de Méndez and Nacajuca. There are five important urban concentrations in the study area with 179,968 inhabitants in 2010 (INEGI 2018). The region is located within the Gulf Coastal Plain with elevations ranging from sea level to 100 m.a.s.l. The climate is humid warm with a total annual precipitation between

1500 and 2000 mm (INEGI 2018). Most of Tabasco State has been converted from low and mid statured tropical dry forest to livestock pastures and degraded lands; however, there are large areas designated to cacao agroforestry systems. Other land use types include wetlands, urban areas, mangroves and small fragments of other crops (e.g., orange, papaya; INEGI 2018).

#### Satellite image classification

We used Landsat images (March 7, 2003 and January 8, 2016) obtained from the US Geological Service (USGS 2017), with a 30-m pixel resolution. We conducted a supervised classification for the region covering the five municipalities with the 2003 mosaic using the maximum likelihood classification method (Richards and Jia 2006) with a 95% threshold (Exelis Visual Information Solutions 2015). We built regions of interest (ROIs, see Richards and Jia 2006) from five land use categories identified in the 2003 mosaic: 530 of cacao, 111 of waterbodies, 145 of mangrove, 97 of grasslands and 69 of urban areas. For the construction of cacao ROIs, we used a layer of Tabasco cacao agroforestry systems created by the state of Tabasco's Agricultural, Forestry and Fisheries Development Secretariat (Secretaria de Desarrollo Agropecuario Forestal y Pesca (SEDAFOP) 2012) as a guide.

To ensure differentiation between spectral signatures of the selected categories, we used the Jeffries-Matusita separability measure that ranges between 0 and 2, where separability is higher as the value approaches 2 (Richards and Jia 2006). Separability values ranged between 1.5 and 2, indicating that the spectral signatures of the selected categories were well differentiated. We used band combinations that represent the visible spectrum (red, green, blue) to select regions of interest in both classifications. These were bands 3-2-1 in Landsat 7 (2003) and 4-3-2 in Landsat 8

(2016). We used information from all of the multispectral bands for the classifications.

Following classification of the 2003 image, we extracted the area identified as cacao agroforestry systems. While validating the 2003 classifications, we detected wetlands classified as cacao, so a correction was made based on field verification and the visual differentiation based on textures, color and tones of both environments, and thus, we were able to establish the actual area occupied by cacao in 2003.

The same area was reclassified by the maximum likelihood method using the 2016 Landsat images, resulting in four categories of the area occupied by cacao in 2003: cacao, waterbodies, grasslands and urban areas, establishing 115, 58, 88 and 69 ROIs, respectively, for each category. Separability values ranged between 1.98 and 2. Standard error for the 2003 classification was 0.30 and 0.65 for 2016.

Once we obtained the area occupied by cacao in 2003 and determined the land use classification for 2016, we identified areas that remained as cacao as well as those that changed to another category. These processes were carried out using the digital image analysis software ENVI 5.3 (Exelis Visual Information Solutions 2015).

#### Data analysis

We used the following variables to explain trends in land use change: A) land tenure type, and B) distance to the nearest urban center. Land tenure type was established using the layer in shapefile format from the National Agriculture Registry (Registro Agrario Nacional, 2009). We grouped land tenure types into three categories: Ejido (ejido), private property (private and small property), private right acquired by citizens and other (vacant lots, national lands, federal zone) owned by the nation with no

cession of registered rights. We also included areas that were not cataloged in some land tenure type. We performed a contingency table analysis to compare more than two proportions and an a posteriori Tukey test (Zar 2010) to verify whether persistence and change proportions varied significantly between land tenure categories.

We generated 5000 random points on the surface that remained as cacao in 2016 and 5000 on the surface that changed. We defined the distance from these points to the nearest urban center to determine if the distance to urban centers influenced the probability of land use change away from cacao agroforestry. With these data, we performed a binomial logistic regression analysis, using the Yes and No change (one and zero, respectively) as a response variable, and the distance (m) to the nearest urban center as the explanatory variable. To overcome overdispersion in the initial model, we used a quasibinomial distribution (Crawley 2007). This analysis was done using R version 3.0.2 software (The R Core Team 2018) and the Rcmdr version 2.0-2 package (Fox et al. 2013).

## **Results**

Cacao agroforestry systems in Chontalpa occupied 63,416.8 hectares in 2003, equivalent to 14.6% of the five municipalities' total area. In 2016, cacao area decreased to 34,601.4 ha, a loss of 46.4% in 13 years. Up to 40.3% of the area previously occupied by cacao in 2003 was later used for pasture (25,555.6 ha), equivalent to 88.7% of the total area that presented changes in land use. Approximately 2980.8 ha were likewise converted from cacao to urban areas, and 279 ha additional areas became waterbodies, 4.7 and 0.3 of total change, respectively (Table 1).

Land tenure of cacao lands in 2003 showed 39.8% of the area occupied by cacao in 2003 was located on private land (25,221.5 ha), 38.6% on ejido land (24,482.7 ha) and 21.6% on another type of land tenure (13,712.7 ha; Table 1, Fig. 2c–e). The maximum change in land use from 2003 to 2016 was observed on private property and other categories, with changes close to 49%. Nearly 40% of cacao land area in ejido properties changed to other land uses. There were highly significant differences in the percentages of land use change among the land tenure categories ( $X^2 = 458.07$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). Specifically, change in ejido lands was significantly lower than in private property ( $q = 27.85$ ,  $k = 3$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.002$ ) and other land tenure types ( $q = 22.84$ ,  $k = 3$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.003$ ). Changes in the private property and other land tenure types were not significantly different ( $p < 0.05$ ). We found an effect of the distance of urban center to the land change probabilities (GLM,  $X^2 = 29.49$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), showing that a shorter distance to urban centers is associated with a greater probability of change from cocoa agroforestry systems to other land uses (Fig. 2a–b).

## Discussion

### Factors that influence loss of cacao agroforestry systems

Over the last 15 years, there has been a significant loss of cacao agroforestry systems in our study area (Ramos-Reyes et al. 2004). In that year, the Chontalpa region was the major national producer of cacao and contributed 80% of the total national production, and represented 67.3% of the total area of cacao cultivated in the country (Co´rdova-A´valos et al. 2001). Nevertheless, our results show a statistically significant decrease after 2003 that is associated with a known set of emerging phytopathological, social and economic factors. Though the region still is



the nationwide leading producer of cacao, production has diminished in general terms throughout the country (SIAP 2018).

Decrease in cacao production is mainly related to the presence of moniliasis (Fundación Cacao México 2017). According to their reports, it has reached 95% of the cacao cultivation area in Mexico. The fungus *M. roreri* is the main phytopathogen that affects cacao agroforestry systems in Latin America (Correa et al. 2014). The first report in Mexico in 2005 (Phillips-Mora et al. 2006) coincides with the evaluated period in this study and is connected to the important loss of cacao crops surface in the study area, where the occasional severe floods can favor the dispersal of spores of the pathogen, as has been reported for other regions (e.g., Phillips-Mora 2003). The severe effect of this phytopathogen causes losses of up to 100% of the production (Correa et al. 2014), resulting in low or no economic income to producers (Ramírez 2008). In addition, as noted about the Chontalpa region, it is complex to mitigate the effects of flooding by managing the system. This problem could have an impact on the producers that decided to eliminate their crops and use their land in another less time and money demanding productive activity, such as extensive cattle ranching.

In this scenario of cacao agroforestry systems loss, other factors, such as land tenure, could be influencing the problem's magnitude in the Chontalpa region. For example, decline in ejido land properties was proportionally less than in the other land tenure categories. These results contrast with those of Bonilla-Moheno et al. (2013), who found that the greatest increase for agriculture and herbaceous vegetation occurred in municipalities where land tenure is mainly ejido, as compared with other ownership types. In our study, it seems that ejido lands have the best

conditions for cacao agroforestry systems. Furthermore, the greater reduction in cacao agroforestry systems in private and other types of property than in ejido types is consistent with the loss of forest coverage in the Yucatán Peninsula (Ellis et al. 2017).

Access to government subsidies to produce this crop is a factor that could explain why cacao production is more persistent as a land use on ejido lands. The lack of subsidies for producers has been reported as a risk factor for the maintenance of crops (Priego-Castillo et al. 2009). Most of the funding to promote cultivation of cacao in our study area is intended for ejido producers (SAGARPA 2018), which incentivizes cacao land uses. In contrast, another type of government support may be the cause why private owners are deciding to convert their crops into livestock grazing. This activity annually receives considerably higher amounts than the Tabasco State's cacao production. In 2012 alone, livestock producers in the study area received subsidies for \$1,313,000.0 US dollars (\$26,309,085.0 Mexican pesos), while cacao producers only received \$18,168.1 US dollars (\$364,043.28 Mexican pesos; SAGARPA 2018), or 1% of that of livestock producers. Between 2015 and 2016, subsidies for cacao production in southern Mexico represented only 2% of the resources allocated to producers, while livestock subsidies were four times higher (8%; SAGARPA 2018). An important fact is that subsidies for livestock are available to ejido and private producers, but the latter regularly obtain most of the funds (SAGARPA 2018). This possibly reflects cultural differences in decision making, where private owners tend to venture into new markets, unlike their social counterparts in ejidos that show non-transformational tendencies (Reyes et al. 2018). Under other kinds of land tenure, assistance for agriculture and cattle

ranching cannot be officially designated. Nonetheless, as with other studies, it is difficult to be certain that federal lands have not been allocated to private owners; the paperwork for changing from federal to private ownership can take up to 15 years (Ellis et al. 2017). But the same trends in land change use in private and other lands may occur because deforested federal lands generally change to private property (Ellis et al. 2017).

In addition to these socioeconomic factors, urban growth trends in the region are also reflected in the loss of cacao agroforestry systems in our study area. This is observed with the increased probability of land use change as the distance from the cacao agroforestry systems to the urban centers decreases. This urbanization phenomenon follows trends in many parts of the world, with rural populations migrating toward urban centers and requiring different land uses than agriculture to support that growth (Chen et al. 2014). In addition, with the increase in human population there is a growing demand for basic needs such as housing, services and food (van Zanten et al. 2016). This demand for food increases pressure to convert forests into areas mainly for livestock production. (van Zanten et al. 2016). For this reason, there is greater probability to change the use of forested areas (e.g., cocoa agroforestry systems) to grasslands or urban areas.

Additionally, it has been reported that there is a lack of interest in young generations to continue producing cacao because, unlike most of the older producers, their children have reached higher levels of education that provide the opportunity to explore and qualify for work opportunities that provide higher economic margins than agriculture (Zequeira-Larios 2014). This also influences their tendency to migrate to urban areas or even outside the country (Priego-Castillo et al. 2009). Private owners

as well as ejido land owners are allowed to forfeit ownership (Bonilla-Moheno et al. 2013), therefore allowing for family to inherit the land. In fact, most of the current cacao agroforestry systems owners have inherited them (Zequeira-Larios 2014).

Oil and livestock industries in the region have also played an important role as alternative economic activities to agricultural production. As Flores (2006) remarks, local community members are usually hired to dig ditches for oil pipelines or as employees for large ranches, as well as other labor opportunities around the oil industry to meet temporary needs. These sporadic and intensive changes in employment have disrupted community life structure from a social point of view (Pinkus-Rendoín and Contreras-Sánchez 2012).

Increases in violence and crime are factors that could be influencing trends in this study, since it can negatively influence productive activities for different reasons (Bonilla-Moheno et al. 2013). In our study area, cacao producers are regular victims of criminal groups that steal their harvest, a malaise that constantly affects them (pers.obs.). The effect of this and other criminal activities, as well as their impact on agricultural and livestock production in the region, are beyond the scope of this study; however, personal safety and well-being are important and confounding factors in what affects behavior, especially migration.

Consequences of the loss of cacao agroforestry systems in the region

The effect of the change in land use for cacao production can be analyzed from different perspectives. From an economic perspective, an argument for the diversification of economic activities in a region can offer a certain degree of security to the population, since it reduces economic vulnerability and can make communities more resilient. In contrast, specialization to a limited range of activities can have dire

consequences, such as the arrival of *moniliasis* that greatly affected cacao agroforestry systems early in this century (Martin and Sunley 2015). The region has opted to prioritize livestock production for different purposes, promoting disregard toward agricultural activities that is reflected in the change of land use. This could be creating conditions equally vulnerable to stochastic effects as seen with *moniliasis*. From a sociocultural approach, cacao is one of the most important cultural resources in the humid tropics and Mexico, specifically in the Chontalpa region (Díaz-José et al. 2013; Córdova et al. 2018), and its producers have a rich knowledge that can be used to generate production strategies with modern techniques (Díaz-José et al. 2013). There is a cultural heritage around cacao in Mexico (González-López et al. 2018). It is consumed daily in several different forms (chocolate, ground cacao, in hot or cold beverages) in most of the southeast region of the country. Pozol, made from corn and cacao, is a major nutritional component in the population's diet throughout Mexico (Díaz-José et al. 2013; González-López et al. 2018) as well among immigrants and descendant from Mexico in other countries. Cacao product preparation is part of the residents' traditional knowledge that passes from generation to generation (Córdova et al. 2018). All this may be at risk due to disinterest in young generations toward these economic activities and livelihoods, which may be a barrier that prevents transfer of this heritage and its continuity in future generations. However, initiatives such as the establishment of "appellation of origin" for Grijalva cacao (Diario Oficial de la Federación 2017) similar to the placebased branding of wines and spirits create an incentive that could generate a sense of belonging to the region, because it associates the geographic region's name with the product and conserve it because of its exclusive attributes. This could

favor a new boost in cacao activities or at least conservation of the activities that are maintained until this day.

Finally, conversion of cacao agroforestry systems to grasslands is the main cause of loss of tree cover in the region, with rangelands for livestock as the dominant element of the landscape. Tree cover is also affected, more than 50% in some cases, by canopy pruning as a strategy to combat moniliasis (Ramírez 2008). Loss of tree cover is concomitant with loss of environmental services provided by cacao agroforestry, such as carbon storage and sequestration, reduction in soil erosion, wildlife habitat, protection against pests and adverse weather conditions (Rice and Greenberg 2000), and germplasm degradation (Ramírez-Meneses et al. 2013). Shaded environments through agroforestry are also beneficial for establishing larger areas of native forest. Nonetheless, native animal communities lacking habitat from original forests that have disappeared in the study area—and are scarce in the surrounding regions—tend to concentrate in cacao agroforestry systems. Losses of forest cover, including cacao agroforestry systems, can directly affect the species composition and diversity, including isolated wildlife populations and local extinctions. For example, arboreal species (e.g., Howler Monkeys) that depend on tree coverage provided by these agroforestry systems are at risk of disappearing locally, especially if change in land use results in the loss of trees. Other species affected by these changes are resident, and migratory birds use the tree canopies for feeding, nesting and refuge (Foster 2007). While agroforestry systems are not ideal replacements for native forest, they do provide the necessary economic value required for people to maintain and promote their expansion and use. It is important to note that vegetation and habitat coverage loss in tropical environments can have

consequences on human welfare not only at the local level, but regionally and globally.

## **Conclusions**

Since 2003, there has been a significant reduction in cacao agroforestry systems in the Chontalpa region of Tabasco, Mexico, influenced, among other causes, by the type of land tenure and the distance of the agroforestry systems to the most important urban centers. It is necessary to analyze the influence of economic support distribution by land tenure type and urban centers growth trends.

Decline of cacao activities in the region must be considered by different political, social and scientific actors, given the economic, sociocultural and environmental risks it implies. Maintaining or increasing incentives for ejido producers and promoting them also for private owners boost this activity in the region. Regional, national and even international marketing tools should be explored to stimulate participation in this productive activity. It is also necessary to consider other monetization alternatives that allow maintaining cacao agroforestry systems that also offer income source diversification to favor economic stability. Ecotourism activities have been proposed (Valenzuela-Córdova et al. 2015), as well as enrichment of agroforestry systems with fruit trees (Castro-Luna and Galindo-González 2012) and forest plantation, activities that would generate both an economic contribution to producers and encourage the conservation of natural resources.

Agroforestry systems have proven to be important for the conservation of biological heritage in other regions. However, they can also be important for the conservation of cultural heritage, and it is necessary to direct efforts toward these environments

from different perspectives. Future studies could be focused on diversifying cacao agroforestry systems with other plant species that benefit producers, that along with the conservation of biodiversity and the maintenance of environmental services, promote these agroecosystems as sustainable alternatives for agricultural production and food self-sufficiency for the population in the tropical regions.

### **Acknowledgements**

Thanks are due to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the scholarship granted to the first author for postgraduate studies in Ecology and Management of Tropical Systems at the DACBiol-UJAT (Grant Number 421424), to the MSc. Hilda M. Díaz-López for her support in spatial data analysis and to the Universidad Juárez Autónoma de Tabasco-DACBiol for logistic support. Chris Heider read the manuscript, and his input was very helpful for style correction.



## References

- Bonilla-Moheno M, Redo DJ, Aide TM et al (2013) Vegetation change and land tenure in Mexico: a country-wide analysis. *Land Use Policy* 30:355–364. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.04.002>
- Carr DL, Hill U (2006) Población, tenencia de tierra, uso del suelo, y deforestación en el Parque Nacional Sierra de Lacandón. *J Lat Am Geogr* 5:1–16. <https://doi.org/10.1353/lag.2006.0002>
- Castro-Luna AA, Galindo-González J (2012) Enriching agroecosystems with fruit-producing tree species favors the abundance and richness of frugivorous and nectarivorous bats in Veracruz, Mexico. *Mamm Biol* 77:32–40. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.009>
- Chen M, Zhang H, Liu W, Zhang W (2014) The global pattern of urbanization and economic growth: evidence from the last three decades. *PLoS ONE* 9:1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103799>
- Córdova CE, Jaramillo JL, Córdova V et al (2018) Estudios Sociales Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo regional. *Estud Soc Rev Aliment Contemp y Desarro Reg* 52:1–27. <https://doi.org/10.24836/es.v28i52.577>
- Córdova-Ávalos V, Sánchez-Hernández M, Estrella-Chulím NG et al (2001) Factores que afectan la producción de cacao (*Theobroma cacao* L.) en el ejido Francisco I. Madero del plan Chontalpa, Tabasco, México. *Univ y Cienc* 17:93–100. <https://doi.org/10.19136/era.a17n34.211>
- Correa J, Castro S, Coy J (2014) Biology stage of *Moniliophthora roreri* in Colombia. *Acta Agron* 63:388–399. <https://doi.org/10.15446/acag.v63n4.42747>

Crawley MJ (2007) The R book. Wiley, New York Dahlquist RM, Whelan MP, Winowiecki L et al (2007) Incorporating livelihoods in biodiversity conservation: a case study of cacao agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Biodivers Conserv* 16:2311–2333. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9192-4>

de la Cruz M, Whitkus R, Gómez-Pompa A, Mota-Bravo L (1995) Origins of cacao cultivation. *Nature* 375:542–543. <https://doi.org/10.1038/375542a0>

Diario Oficial de la Federación (2017) Declaración General de Protección de la denominación de origen “Cacao Grijalva”. In: 2016. [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5449991&fecha=29/08/2016](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5449991&fecha=29/08/2016).

Accessed 5 Sept 2019

Díaz-José O, Aguilar-Ávila J, Rendón-Medel R, Santoyo-Cortés VH (2013) Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Cienc e Investig Agrar* 40:279–289. <https://doi.org/10.4067/S0718-16202013000200004>

Ellis EA, Romero JA, Hernández IU et al (2017) Private property and Mennonites are major drivers of forest cover loss in central Yucatan Peninsula, Mexico. *Land Use Policy* 69:474–484. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.09.048>

Exelis Visual Information Solutions (2015) ENVI services engine 5.3 user guide

FAO (2018) FAOSTAT. CROP. In: 2018. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.

Accessed 5 Sept 2019

Flores JM (2006) Chontales de tabasco. Pueblos indígenas del México contemporáneo. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México, DF

Foster MS (2007) The potential of fruit trees to enhance converted habitats for migrating birds in southern Mexico. *Bird Conserv Int* 17:45–61. <https://doi.org/10.1017/S0959270906000554>

Fox J, Bouchet-valat M, An-dronic L et al (2013) Package 'Rcmdr'

Fundación Cacao México (2017) Cacao en México. In: 2017. [https://cacaomexico.org/?page\\_id=1051](https://cacaomexico.org/?page_id=1051). Accessed 5 Sept 2019

González-López OY, Jacinto-Castillo L, Pérez-Cano M (2018) El Pozol, una bebida ancestral mexicana como legado cultural inmaterial. *Hitos de ciencias* 24:29–37

Gordillo-Ruiz MC, Castillo-Santiago MA (2016) Cambio de uso del suelo en la cuenca del río Sabinal, Chiapas, México. *Ecosistemas y Recur Agropecu* 4:39. <https://doi.org/10.19136/era.a4n10.803>

Guiracocha G, Harvey C, Somarriba E et al (2001) Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 8:7–11

Harvey CA, González JA (2007) Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv* 16:2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>

Hernández E, Hernández J, Avedañi CH et al (2015) Socioeconomic and parasitological factors that limits cocoa production in Chiapas, Mexico. *Rev Mex Fitopatol* 33:232–246

Ibarra AC, Arriaga-Weiss S, Estrada A (2001) Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalapa, Tabasco, México. *Univ y Cienc* 17:101–

INEGI (2018) Instituto Nacional de Estadística y Geografía. [www.inegi.org.mx/](http://www.inegi.org.mx/). Accessed 5 Sept 2019

Kim Y, Zangerling B (2016) Mexico urbanization review. Managing spatial growth for productive and livable cities in Mexico. International Bank for Reconstruction and Development/The World Bank, Washington

Lewis J (2002) Agrarian change and privatization of ejido land in Northern Mexico. *J Agrar Change* 2:402–420

Martin R, Sunley P (2015) On the notion of regional economic resilience: conceptualization and explanation. *J Econ Geogr* 15(1):1–42. <https://doi.org/10.1093/jeg/lbu015>

Motamayor JC, Risterucci AM, Lopez PA et al (2002) Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity (Edinb)* 89:380–386. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800156>

Muñoz D, Estrada A, Naranjo E (2005) Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology. *Univ y Cienc II*:35–44

OCDE (2007) OCDE estudios de política rural México. Centro de la OCDE en México, Ciudad de México

Oporto S, Arriaga-Weiss SL, Castro-Luna AA (2015) Frugivorous bat diversity and composition in secondary forests of Tabasco, Mexico. *Rev Mex Biodivers* 86:431–439. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>

Ortega S, Páez GT, Feria TP, Muñoz J (2017) Climate change and the risk of spread of the fungus from the high mortality of *Theobroma cacao* in Latin America. *Neotrop Biodivers* 3:30–40. <https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1266072>

Phillips-Mora W (2003) Origin, biogeography, genetic diversity and taxonomic affinities of the cacao (*Theobroma cacao* L.) fungus *Moniliophthora roreri* (Cif.) Evans et al. as determined using molecular, phytopathological and morpho-physiological evidence. The University of Reading, UK

Phillips-Mora W, Coutiño A, Ortiz CF et al (2006) First report of *Moniliophthora roreri* causing frosty pod rot (moniliasis disease) of cocoa in Mexico. *Plant Pathol* 55:584. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01418.x>

Pinkus-Rendón MJ, Contreras-Sánchez A (2012) Impacto sociambiental de la industria petrolera en Tabasco: el caso de la Chontalpa. *Rev LiminaR Estud Soc y Humanísticos* 10:122–144

Ploetz RC (2007) Cacao Diseases: important threats to chocolate production worldwide. *Phytopathology*. <https://doi.org/10.1094/PHP-2001-0709-01-RV>

Powis TG, Cyphers A, Gaikwad NW et al (2011) Cacao use and the San Lorenzo Olmec. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:8595–8600. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100620108>

Priego-Castillo G, Galmiche-Tejeda A, Castelán-Estrada M, et al (2009) Sustainability assessment of two cocoa production systems: case studies in rural production units in Comalcalco, Tabasco. *Univ y Cienc Trópico Húmedo* 25:39–57

R Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing

Ramírez SI (2008) La moniliasis un desafío para lograr la sostenibilidad del sistema cacao en México. *Tecnol en marcha* 21:97–110

Ramírez-Meneses A, García-López E, Obrador-Olán JJ et al (2013) Diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco, México. *Univ y Cienc Trópico Húmedo* 29:215–230

Ramos-Reyes R, Palma-Lopez DJ, Ortiz-Solorio CA et al (2004) Change of land use by means of geographical information systems in a Cacao region. *Terra Latinoam* 22:267–278

Reyes C, Mandujano JC, Díaz BE (2018) Organizaciones productoras sociales y privadas de cacao en Tabasco, México.

In: Rosales R, Mercado A, Sánchez A et al (eds) *Teoría, impactos externos y políticas públicas para el desarrollo regional*. Universidad Nacional Autónoma de México, Asociación Mexicana de Ciencias para el Desarrollo Regional A. C., Ciudad de México, México, pp 850–868

Reyes-Hernández H, Cortina-Villar S, Perales-Rivera H et al (2003) Effect of farming subsidies and government funding to the agricultural sector on the land-cover change during 1990–2000 in Calakmul, Campeche, Mexico. *Investig Geográficas Boletín del Inst Geogr UNAM* 51:88–106

Rice RA, Greenberg R (2000) Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167–173. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.3.167>

Richards JA, Jia X (2006) *Remote sensing digital image analysis. An introduction*. Springer, Berlin

SAGARPA (2018) *Secretaría de agricultura ganadería desarrollo rural pesca y alimentación*

Sánchez F, Pérez J, Obrador JJ et al (2016) Tree structure of cocoa agroforestry system in Cárdenas, Tabasco, Mexico. *Rev Mex Cienc Agrícolas* 2695–2709

Secretaria de Desarrollo Agropecuario Forestal y Pesca (SEDAFOP) (2012) *Cacao*. In: 2012. <https://tabasco.gob.mx/sedafop>. Accessed 25 Jan 2019

SIAP (2018) Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. In: 2017. [http://infosiap.siap.gob.mx/aagricola\\_siap\\_gb/icultivo/index.jsp](http://infosiap.siap.gob.mx/aagricola_siap_gb/icultivo/index.jsp). Accessed 5 Sept 2019

Skutsch M, Mas JF, Bocco G et al (2014) Deforestation and land tenure in Mexico: A response to Bonilla-Moheno et al. *Land Use Policy* 39:390–396. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2013.11.013>

Solano E, Frutos M (2013) Efectos de la actividad petrolera en el desarrollo regional de Tabasco y Campeche (1970–2008). In: Bustamante-Lemus C (ed) *Desarrollo regional en México. Hacia una agenda para su desarrollo económico y social con sustentabilidad*. UNAM, Instituto de Investigaciones Económicas, Ciudad de México, México, pp 239–262

Tudela F (1992) *La modernización forzada del trópico: el caso de Tabasco*. Proyecto integrado del Golfo. CINVESTAV, IFIAS, UNRISD, México, DF USGS (2017) Earth Explorer. In: 2017. <https://earthexplorer.usgs.gov/>. Accessed 20 Jan 2018

Valenzuela-Córdova B, Mata-Zayas EE, Pacheco-Figueroa CJ et al (2015) Ecotourism potential of the cacao (*Theobroma cacao* L.) farming ecosystem with black howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray) in the Chontalpa, Tabasco. *Agroproductividad* 8:3–10

van Zanten HHE, Mollenhorst H, Klootwijk CW et al (2016) Global food supply: land use efficiency of livestock systems. *Int J Life Cycle Assess* 21:747–758. <https://doi.org/10.1007/s11367-015-0944-1>

Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River

Zarrillo S, Gaikwad N, Lanaud C et al (2018) The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. *Nat Ecol Evol* 2:1879–1888. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0697-x>

Zequeira-Larios C (2014) La producción de cacao (*Theobroma cacao*) en México: Tabasco, estudio de caso. Universidad Veracruzana, Veracruz

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



## List of tables

Table 1. Area (ha) per land tenure that in 2016 was occupied by different types of land use, and that were cacao agroforestry systems in 2003. The percentages are shown in bold text, and in parentheses, the percentages for total land tenure.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

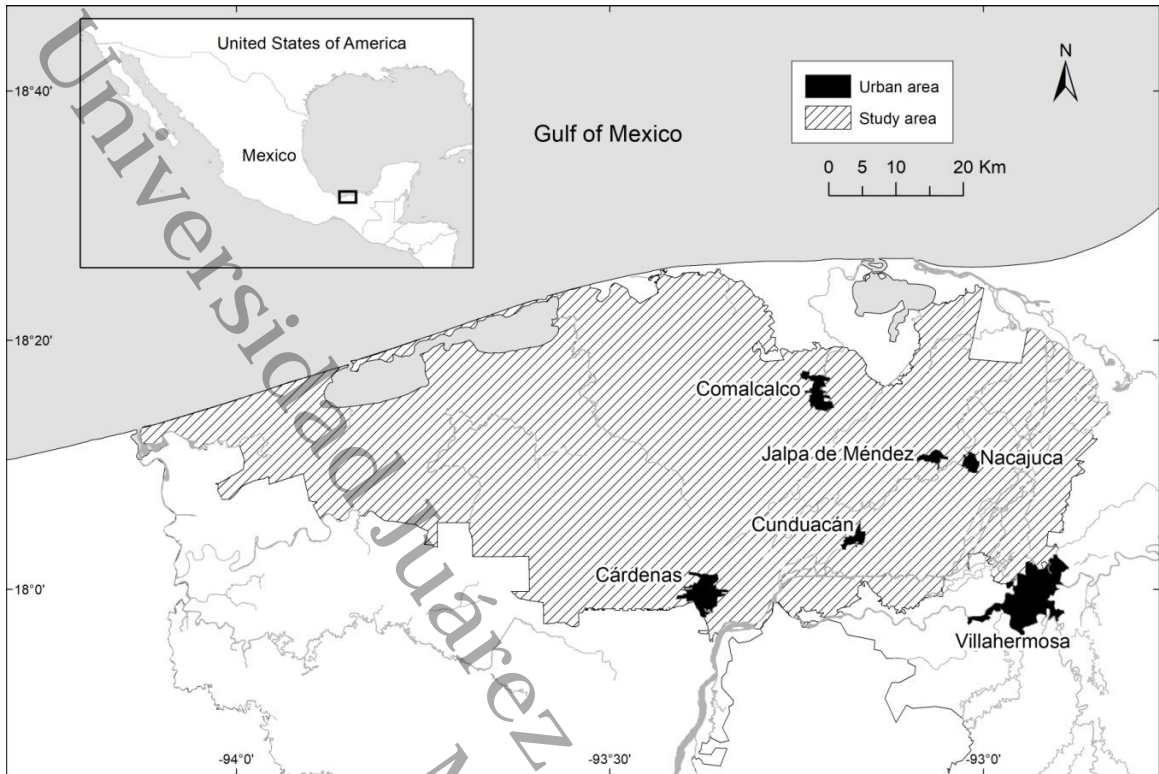
Per type of land tenure								
		<b>Ejido</b>		<b>Private property</b>		<b>Other</b>		<b>Total</b>
<b>Cacao agroforestry systems</b>	14664.46	<b>59.90</b>	12895.56	<b>51.13</b>	7041.38	<b>51.35</b>	34601.41	<b>54.56</b>
<b>Urban constructions</b>	848.97	<b>3.47</b>	1370.27	<b>5.43</b>	761.58	<b>5.55</b>	2980.83	<b>4.70</b>
<b>Bodies of water</b>	61.57	<b>0.25</b>	139.96	<b>0.55</b>	77.48	<b>0.57</b>	279.01	<b>0.44</b>
<b>Grasslands</b>	8907.65	<b>36.38</b>	10815.66	<b>42.88</b>	5832.28	<b>42.53</b>	25555.58	<b>40.30</b>
<b>Total</b>	24482.66	<b>(38.61)</b>	25221.45	<b>(39.77)</b>	13712.72	<b>(21.62)</b>		

## List of figures

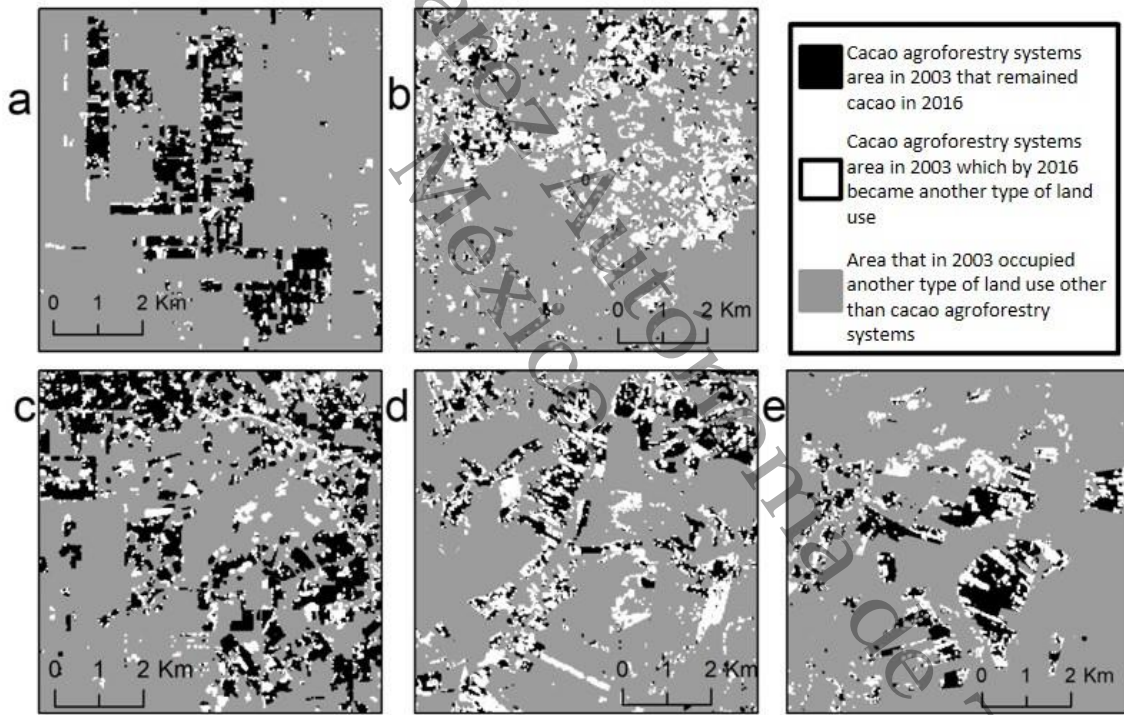
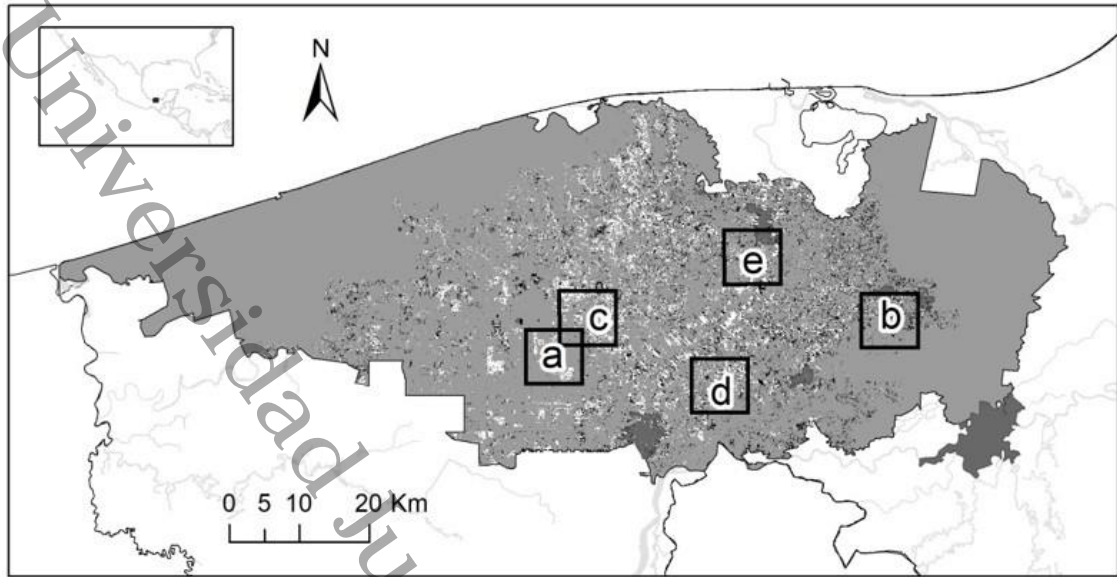
Fig. 1. Location of the study area in the Chontalpa region, in southeast Mexico.

Fig. 2. Comparison of land use of areas that were cacao agroforestry systems in 2003 with land use in 2016. a.- Example of an area located at 7 or more km from the nearest urban center, b. - Example of an area located in the vicinity of an urban center, c.- Example of an area in which the ownership of the land is primarily ejido, d.- Example of an area in which the ownership of the land is primarily private property, e.- Others.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



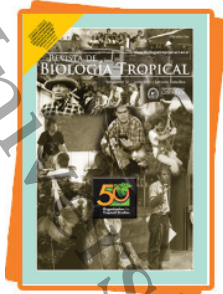
Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.



Tabasco.

# CAPÍTULO II

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



Nuestra revista publica artículos de fondo en todos los campos de la biología tropical y la conservación. Nuestros dos criterios de aceptación son la cantidad y calidad de información novedosa y el interés general. Aceptamos estudios con un fuerte diseño experimental; trabajo de campo prolongado; o de biosistemática de grupos taxonómicos completos (nuevas especies: solo de vertebrados). Ya no publicamos notas, comunicaciones, listas de especies, extensiones de "rango", nuevos registros y otros estudios breves o preliminares, o informes altamente especializados de interés limitado.

Our journal publishes feature articles in all fields of tropical biology and conservation. Selection criteria are the amount and quality of new information and interest to a general readership. Studies with a strong experimental design; prolonged field work; or taxonomic-systematic studies of whole groups are considered (new species: only vertebrates). Notes, short communications, species lists, range extensions, new records and other preliminary or short studies are no longer accepted, or highly specialized reports of limited interest.

**Catálogo v2.0 (2018 - )**

- Características cumplidas: 35
- Características no cumplidas: 3

**Catálogo v1.0 (2002 - 2017)**

- Características cumplidas: 36
- Características no cumplidas: 0

Título	Revista de Biología Tropical (En línea)
Título Abreviado	Rev. Biol. Trop. (En línea)
País	Costa Rica
Situación	Vigente
Año de inicio	1953
Año de Terminación	9999
Frecuencia	Trimestral
Tipo de publicación	Publicación periódica
Soporte	En línea
Idioma	Español, inglés
ISSN	2215-2075
ISSN-L	0034-7744
Título propio	Revista de Biología Tropical (En línea)
Otros Títulos	International Journal of Tropical Biology and Conservation
Temas	Ciencias Exactas y Naturales
Subtemas	Biología, ecología, recursos naturales no renovables
Clasificación Dewey	574
Organismo responsable	Universidad de Costa Rica
Editorial	Universidad de Costa Rica
Naturaleza de la publicación	Revista de investigación científica
Naturaleza de la organización	Institución educativa
Revista arbitrada	Si

**[RBT] Submission Acknowledgement**

Julián Monge Nájera <julianmonge@gmail.com>

Jun 17/10/2019 09:50 PM

Para: Samuel Oporto Peregrino <oporto\_sp@hotmail.com>

Samuel Oporto Peregrino:

Thank you for submitting the manuscript, "Efecto de variables de locales y paisajísticas sobre ensamblajes frugívoros en agrosistemas de cacao del sureste de México" to Revista de Biología Tropical. With the online journal management system that we are using, you will be able to track its progress through the editorial process by logging in to the journal web site:

If you have any questions, please contact me. Thank you for considering this journal as a venue for your work.

Julián Monge Nájera

This message has been sent automatically by the Journal for security reasons; please contact the person that prepared this mail (see below) for particular queries in this phase.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



## **Efecto de variables de locales y paisajísticas sobre los murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao del sureste de México**

Samuel Oporto Peregrino<sup>1</sup>, Alejandro Antonio Castro-Luna<sup>2\*</sup>, Mircea Gabriel Hidalgo Mihart<sup>1</sup> & Stefan Louis Arriaga-Weiss<sup>1</sup>

<sup>1</sup>División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco

<sup>2</sup>Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA), Universidad Veracruzana; castrolun@hotmail.com

\*Correspondencia

### **Objetivo:**

Determinar el efecto de variables locales y de paisaje sobre los parámetros de los ensamblajes de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao de la Chontalpa, Tabasco.

### **Resumen**

Algunas especies de murciélagos se han adaptado a ambientes perturbados como los agrosistemas, pero se ha demostrado que su diversidad local está influenciada por las características ambientales. En la Chontalpa, al Sureste de México, algunas especies de murciélagos se han adaptado a las distintas condiciones estructurales y de paisaje en la región cacaotera. Sin embargo, la perturbación en la región ha generado agrosistemas de cacao con características variables. Para determinar la influencia de variables locales y del paisaje en los ensamblajes de murciélagos frugívoros en la región, determinamos la abundancia, riqueza, diversidad de especies de orden 0 y 1 en ocho agrosistemas de cacao. Capturamos 1,481 murciélagos frugívoros, de 14 especies. La abundancia de murciélagos estuvo

influenciada significativamente por la altura y cobertura de dosel, el área del agrosistema y el porcentaje de superficie ocupada por agrosistemas de cacao. La diversidad de orden 0 estuvo influenciada significativamente por las coberturas de dosel y de sotobosque, mientras que la de orden uno por el porcentaje de cacao. La disimilitud en la composición de los ensamblajes de murciélagos frugívoros varió desde sitios muy similares entre sí, hasta otros marcadamente diferentes. La disponibilidad de recursos alimentarios, de cobertura y refugio que proporciona el dosel puede influenciar en los ensamblajes de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao. El efecto de la disponibilidad en agrosistemas de cacao (porcentaje de cacao) puede estar relacionado con la disponibilidad de recursos para distintas especies de murciélagos. Es necesario hacer un análisis integral de la importancia de los agrosistemas de cacao en la Chontalpa para la conservación de la diversidad, tomando en cuenta variables socioeconómicas que permitan la resiliencia de estos sistemas.

**Palabras clave:** *Theobroma cacao*, Agrosistema de cacao, México, Chiroptera, Diversidad.

## **Introducción**

Los agrosistemas de sombra (e.g. café, cacao) han sido considerados alternativas para la conservación de especies nativas de los bosques tropicales (Numa, Verdú, & Sánchez-Palomino, 2005). En los agrosistemas de sombra se mantiene el dosel para generar las condiciones microclimáticas necesarias para los cultivos, y con ello se conservan algunas especies de plantas nativas (Beer et al., 1998). Algunas características estructurales y composicionales satisfacen los requerimientos de hábitat de especies de fauna silvestre (Abrahamczyk, Kessler, Dwi Putra, Waltert, &

Tscharntke, 2008; Harvey & González, 2007; Ibarra, Arriaga-Weiss, & Estrada, 2001; Saldaña-Vázquez, Sosa, Hernández-Montero, & López-Barrera, 2010).

Algunas especies de murciélagos se han adaptado a las condiciones de los agrosistemas de sombra (Faria & Baumgarten, 2007). Especies de este grupo tienen la capacidad de adaptarse a ambientes perturbados como los agrosistemas; pero se ha demostrado que su diversidad local está influenciada por las características de la vegetación y de paisaje (Jones, Jacobs, Kunz, Willig, & Racey, 2009; Klingbeil & Willig, 2009). Los murciélagos son considerados indicadores del estado de los ecosistemas por las variaciones de sus ensamblajes distintas condiciones ambientales (Jones et al., 2009), y se han estudiado en una amplia diversidad de ambientes incluyendo agrosistemas de sombra.

Se ha reportado que en agrosistemas de cacao, algunas especies de murciélagos frugívoros aprovechan el dosel para obtener su alimento, cobertura de protección durante el forrajeo y refugio (Faria & Baumgarten, 2007). Los murciélagos frugívoros asociados al consumo de plantas arbustivas (*Sturnira* spp., *Carollia* spp.) también pueden encontrar las plantas que consumen en estos agrosistemas (e.g. *Piper* spp., Solanaceae; Faria and Baumgarten 2007). Sin embargo, el manejo y las características de los agrosistemas de cacao dependen de un conjunto de circunstancias sociales, económicas y ambientales, que dan como resultado agrosistemas con una alta variedad de tamaños, estructuras y condiciones.

En el sureste de México, se localiza la región de producción de cacao más importante de este país (Espinosa-García et al., 2015), y los agrosistemas se concentran principalmente en la subregión conocida como La Chontalpa. En esta subregión, el cacao es el principal cultivo y fuente de ingreso del sector agrícola

(Ramos-Reyes, Sánchez-Hernández, & Gama-Campillo, 2016), situación que aunada a un extenso historial de perturbación (ver Tudela 1992), ha hecho que estos agrosistemas sean la principal cobertura forestal y los remanentes de la fauna silvestre nativa asociada a bosques tropicales de la región se concentren en ellos. La fragmentación de grandes sistemas agroforestales en la Chontalpa ha generado matrices dominadas por pastizales y fragmentos de agrosistemas de cacao con diferentes características locales y paisajísticas, por lo que consideramos que los ensamblajes de murciélagos pueden estar influenciados por las características a estas dos escalas. Por ello, el objetivo de nuestro estudio es determinar cómo las variables locales y del paisaje influyen en la abundancia y diversidad de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao de la región de La Chontalpa y determinar si existe diferencia en la composición de los ensamblajes de murciélagos frugívoros en estos agrosistemas de cacao.

## **Métodos**

### *Área de estudio*

La región de la Chontalpa se ubica al sureste de México, en la llanura costera del Golfo de México perteneciente al estado de Tabasco (figura 1). El clima es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, precipitación anual de entre 1500 a 2500 mm y temperatura promedio anual de 24-30 °C. El relieve presenta elevaciones que oscilan de 0 a 100 m.s.n.m. Las plantaciones varían desde menos de una hectárea hasta más de cien hectáreas en matrices dominadas por pastizales para ganadería (INEGI, 2017).

### *Selección y caracterización de los agrosistemas de cacao*

Seleccionamos ocho agrosistemas de cacao (Figura 1, Cuadro 1), caracterizados por contar con sombra diversificada de árboles nativos asociados originalmente con los bosques tropicales originales de la región y mezclado con algunas especies de árboles introducidos por los propietarios de las plantaciones (e.g. *Gliricidia sepium*, *Persea americana*, *Cedrela odorata*, *Pimienta dioica*).

Determinamos algunas características locales de la vegetación y del paisaje (ver cuadro 1) para analizar su influencia sobre los parámetros de los ensamblajes de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao de la Chontalpa. Medimos tres variables locales que fueron la altura del dosel (AD), la cobertura de dosel (CD) y la cobertura del sotobosque (CS). La altura de dosel fue medida con un clinómetro electrónico Haglöf EC II que calcula la altura con base en la distancia al árbol y el ángulo de la base al dosel. Calculamos la cobertura de dosel (CD) usando un densiómetro cóncavo dispuesto a la altura del codo; el densiómetro está dividido en 24 cuadros, cada uno de los cuales mide el porcentaje del cuadro cubierto por vegetación de dosel y el valor resultante calcula el porcentaje del total de cuadros cubiertos por vegetación. La cobertura del sotobosque (CS) se estimó de manera visual, siguiendo el método de Griffithy y Youtie (1998), en el que usamos una regla de cobertura de un metro de alto dividida en diez secciones iguales, dispuesta a partir de un metro de altura. Tomamos ocho mediciones de cada variable local en cada agrosistema, distribuidas aleatoriamente y las promediamos. Medimos tres variables del paisaje que fueron: el área del agrosistema de cacao (AC), la distancia del agrosistema al centro urbano más cercano (DU) y el porcentaje del área que ocupan los agrosistemas de cacao (PC) medido en un buffer de un km de radio a

partir del centro de cada agrosistema de cacao. Determinamos el radio del buffer con base en la distancia mínima entre los agrosistemas. Seleccionamos estas variables del paisaje para determinar: (1) si hay una relación entre área del agrosistema y algunos parámetros del ensamblaje de murciélagos, (2) si la distancia a los centros urbanos influye sobre estos parámetros, y (3) si una mayor o menor disponibilidad de agrosistemas de cacao, medida en área, afecta a los ensamblajes de murciélagos frugívoros. Para medir las variables de paisaje usamos una combinación 432 de imágenes satelitales LANDSAT 8 de 2017, que tienen una resolución de 30 m. por pixel (USGS, 2017). El procesamiento de las imágenes satelitales y las medidas de las variables de paisaje se llevaron a cabo usando el software QGIS (QGIS Development Team, 2018).

#### *Captura de murciélagos*

En cada agrosistema de cacao realizamos seis noches de muestreo distribuidas a lo largo de un año, haciendo un total de 48 noches de muestreo. Para la captura de murciélagos colocamos cuatro redes de niebla de 12 x 3 m., durante cinco horas a partir de la puesta del sol y revisadas aproximadamente cada 30 minutos. El esfuerzo de muestreo por agrosistema fue de 4,320 m<sup>2</sup>/h/red. Identificamos los murciélagos capturados usando la clave de campo de Medellín et al. (2008), y para identificar recapturas los marcamos con el corte de un mechón de pelo en el dorso. Finalmente, los liberamos en el sitio de captura.

Los parámetros del ensamblaje de murciélagos frugívoros que obtuvimos fueron la abundancia total murciélagos descartando recapturas ( $Ab$ ), la riqueza de especies ( $R$ ), completitud de inventario ( $CI$ ), y la diversidad verdadera de orden 1 observada ( $q^1D^{obs}$ ). Para poder contrastar la diversidad de distintos ensamblajes, calculamos

la diversidad verdadera de orden 0 ( $q^0D^{(CIm)}$ ) y orden 1 ( $q^1D^{(CIm)}$ ), al nivel más bajo de completitud de inventario registrado, como lo proponen Chao and Jost (2012). Medimos la completitud de inventario con el índice de cobertura de la muestra de Chao and Jost (2012), que varía de cero a uno, donde los valores cercanos a cero indican una baja completitud y valores cercanos a uno alta completitud. Los parámetros CI,  $q^1D^{obs}$ ,  $q^0D^{(CIm)}$  y  $q^1D^{(CIm)}$  fueron calculados en el software R (R core Team, 2018), usando el paquete iNext (Hsieh, Ma, & Chao, 2018).

#### *Análisis de datos*

Para determinar la influencia de las variables locales y de paisaje sobre los parámetros de los ensamblajes de murciélagos frugívoros ( $Ab$ ,  $R$ ,  $q^0D^{(CIm)}$  y  $q^1D^{(CIm)}$ ), construimos modelos lineales generalizados donde estos parámetros fueron las variables de respuesta. Seleccionamos la familia de estructura de errores comparando la devianza residual con los grados de libertad para determinar si existía sobredispersión (Crawley, 2007). Cuando identificamos sobredispersión de los datos los modelos fueron reajustados usando errores quasipoisson. Por cada parámetro construimos dos modelos, uno usando como explicativas las variables locales y las variables de paisaje en otro. En cada caso, seleccionamos el modelo más parsimonioso eliminando paso a paso las variables no significativas (*backward stepwise regression*) y comprobando si la eliminación de cada variable del modelo, provocaba un cambio significativo en el poder explicativo del modelo anterior (Crawley, 2007). Para obtener la significancia de las variables del modelo parsimonioso utilizamos anovas de devianza *post-hoc*, usando  $X^2$  como estadístico de prueba. Realizamos estas pruebas en el software R versión 3.5.1 (R core Team, 2018), usando el paquete Stats versión 3.5.1 (R core Team, 2018).

Para determinar el grado de disimilitud entre los ensambles de murciélagos frugívoros realizamos análisis de similitudes (ANOSIM; Clarke 1993), con los que se calcula un valor de R que entre más cercano a 0 indica menor disimilitud y entre más cercano a uno indica mayor disimilitud (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). Los análisis de similitud fueron realizados de manera cuantitativa, usando datos de abundancia; y cualitativa, usando datos de presencia/ausencia de las especies de murciélago. Este análisis se realizó usando el software Past versión 3.02a (Hammer et al., 2001).

## Resultados

Capturamos 1,481 murciélagos frugívoros, de 14 especies, dentro de las cuales las especies dominantes fueron *Artibeus lituratus* con 569 individuos y *Artibeus jamaicensis* con 481 individuos. La especie con la menor abundancia fue *Uroderma bilobatum* con un solo individuo capturado (Cuadro 2).

El agrosistema de cacao con mayor abundancia de murciélagos fue DAMC con 322 capturas de 11 especies (Cuadro 3). La Finca Cholula fue el sitio donde registramos la mayor riqueza de especies con doce. El agrosistema de cacao con el menor número de murciélago frugívoros capturados y la menor riqueza registrada fue Tierras Peliadas con 95 individuos de cinco especies (Cuadro 3).

Registramos que la completitud de inventario en general es igual a uno, lo cual indica nuestros datos son representativos de los ensamblajes estudiados. Por separado, los agrosistemas de cacao tuvieron valores de completitud de inventario mayores a 0.97 (cuadro 3).



La diversidad observada total de murciélagos frugívoros en los agrosistemas de cacao estudiados fue de 4.977 ( $q^1D^{obs}$ ). La Finca Cholula fue el agrosistema más diverso (5.070), mientras que el menos diverso fue Benito Juárez (3.131, cuadro 3). A una escala local del paisaje, el área del agrosistema y el porcentaje de cacao influyeron significativamente sobre la abundancia de murciélagos frugívoros (cuadro 4). A nivel local, registramos que la diversidad de orden cero ( $q^0D^{(Clm)}$ ) estuvo determinada por la cobertura de dosel y la cobertura de sotobosque, mientras que al nivel del paisaje, el porcentaje de cacao fue la única variable que influyó significativamente. Las variables usadas a escala local no afectaron significativamente a la riqueza y la diversidad de orden uno. Por su parte, las variables de paisaje no afectaron significativamente a la riqueza y la diversidad de orden uno.

En general, los ensamblajes de murciélagos frugívoros entre los agrosistemas de cacao fueron diferentes, tanto considerando la presencia/ausencia de las especies (0.43,  $p < 0.001$ ), como sus abundancias ( $R = 0.54$ ,  $P < 0.001$ ). Sin embargo, en comparaciones entre pares de agrosistemas usando la abundancia, la disimilitud varía entre 0.15 hasta  $R = 1$  (cuadro 5). Mientras que con datos de presencia/ausencia de las especies, la  $R$  entre comparaciones por pares varía entre -0.05 y 0.97 (cuadro 6).

## **Discusión**

En nuestro estudio comprobamos que las características a escala local y de paisaje afectan algunos atributos de los ensamblajes de murciélagos frugívoros en agrosistemas de la Chontalpa. A escala local, el dosel proporciona recursos alimentarios a las especies de murciélagos frugívoros que los habitan en los

agrosistemas de cacao (Faria et al., 2006). En agrosistemas de la Chontalpa, la abundancia de murciélagos frugívoros estuvo afectada por la cobertura y la altura del dosel. Esto se debe a que en los agrosistemas de cacao, el dosel está dominado por árboles (e.g. *Ficus* spp., Obs. Pers.), cuyos frutos están entre los más usados por los murciélagos dominantes en los neotrópicos, tales como *A. jamaicensis* y *A. lituratus* (Castro-Luna et al. 2007; Vleut et al. 2015). Por lo tanto, es posible que la relación entre la abundancia de murciélagos frugívoros y el dosel en agrosistemas de cacao esté asociada con la disponibilidad de alimento para las especies de murciélagos que forrajean en el estrato superior de la vegetación, como las del género *Artibeus*, las cuales pueden ser menos abundantes en ambientes con menor disponibilidad de frutos que consumen (Kalko & Handley, 2001). Al nivel del paisaje, la relación entre el porcentaje cacao y la abundancia de murciélagos también podría ser el reflejo de que a mayor superficie de agrosistemas de cacao, las especies de murciélago que consumen frutos de árboles de dosel pueden tener poblaciones de mayor tamaño.

Nuestros resultados también revelaron que la abundancia de murciélagos frugívoros es afectada significativamente por la distancia a los centros urbanos, y nuestros resultados indicaron que la abundancia fue inversamente proporcional a la distancia de las ciudades. Sin embargo, esto puede no ser un reflejo del efecto de la urbanización, sino de la importancia del cultivo del cacao como fuente de ingreso en el municipio de Comalcalco (Ramos-Reyes et al., 2016), que ha permitido que se mantengan agrosistemas de cacao relativamente grandes y que conservan la cobertura de dosel, en zonas cercanas a la ciudad de Comalcalco, cabecera municipal del municipio. La riqueza de murciélagos frugívoros, a pesar de no ser

afectada significativamente por las variables explicativas que seleccionamos, también fue mayor en los agrosistemas cercanos a las ciudades, en específico a ciudad de Comalcalco.

La riqueza de murciélagos frugívoros que registramos en los agrosistemas de cacao de la Chontalpa es menor a la reportada en agrosistemas de cacao de la región UNA, en Brasil (Faria, 2006), pero mayor que la registrada en agrosistemas de cacao en Talamanca, Costa Rica (Harvey & González, 2007). En un estudio previo en la zona, Oporto et al. (2015) reportaron una riqueza de murciélagos frugívoros similar a la riqueza general que nosotros registramos. La riqueza de especies de murciélagos varió notablemente entre los sistemas de cacao que estudiamos, pero las variables que medimos tanto a nivel local como de paisaje, no tuvieron una relación significativa con este índice. Empero, la diversidad de orden cero al nivel de la muestra más bajo ( $q^0D^{(C_{lm})}$ ), que se propuso para hacer comparaciones entre ambientes en sustitución la riqueza original (Chao & Jost, 2012), si fue afectada significativamente a nivel local por las coberturas de dosel y de sotobosque. Lo anterior nos indica que tanto el dosel como el sotobosque influyen sobre el número de especies que registramos en los agrosistemas de cacao. Estos resultados están relacionados con la importancia de ambos estratos para satisfacer los requerimientos de las especies que habitan en los agrosistemas de cacao de la región. En estudios realizados en los neotrópicos se ha reportado que en los ensamblajes de murciélagos frugívoros, algunas especies se alimentan predominantemente de plantas del dosel mientras que otras del sotobosque (Gonçalves, Gaona, & Medellín, 2008; Olea-Wagner, Lorenzo, Naranjo, Ortiz, & León-Paniagua, 2005). Por lo que el mantenimiento o eliminación de estos estratos

afecta la presencia de murciélagos que se alimentan en el dosel, el sotobosque o ambos, lo que se refleja en la riqueza y abundancia de especies registradas.

Por su parte, el efecto significativo que tuvo el porcentaje de cacao sobre la diversidad de especies de orden 1 ( $q^1D^{(C_{lm})}$ ), es un reflejo de la importancia de los agrosistemas de cacao como refugio de las especies menos abundantes, ya que a pesar de los valores altos de abundancia que tuvo el género *Artibeus* en todos los agrosistemas, especies que fueron capturadas con menor frecuencia, tales como *Chiroderma salvini* y *Dermanura phaeotis*, estuvieron presentes o fueron más abundantes en sitios con mayor porcentaje de cacao como La Finca Cholula y DAMC, lo que aumenta los valores registrados de diversidad de orden 1 en estos agrosistemas. Nuestros resultados reafirman lo reportado por Meyer & Kalko (200), quienes mencionan que al nivel del paisaje, la cobertura forestal es el mejor predictor de la riqueza de especies y la composición de los ensamblajes de murciélagos filostómidos, debido a que estos parámetros están directamente relacionados con la diversidad de especies.

La composición de especies en los agrosistemas de cacao, puede estar relacionada con la disponibilidad de recursos, ya que las marcadas diferencias en la composición de murciélagos de los agrosistemas de cacao de mayor extensión y porcentaje de cobertura de cacao (e.g. Finca Cholula y DAMC) respecto de los agrosistemas pequeños y de menor porcentaje de cacao (e.g. Rancho La Roca y Tierras Peliadas), nos permite inferir que la disponibilidad y calidad de los recursos que brindan los agrosistemas de cacao en la zona están relacionadas con las características estructurales locales y del paisaje. Por ello, no se puede generalizar sobre la importancia de agrosistemas de cacao para la conservación de los

ensamblajes de murciélagos frugívoros. Es importante identificar los agrosistemas y características que mantienen un mayor porcentaje de la diversidad, como DAMC y Finca Cholula, para proponer acciones de conservación efectivas.

#### *Los agrosistemas de cacao y la conservación de murciélagos frugívoros*

Las plantaciones agroforestales pueden ser consideradas alternativas serias para la conservación de especies en ambientes fuertemente perturbados como los del sureste de México. Estos sistemas proveen recursos económicos para los productores y pueden satisfacer los requerimientos de hábitat de especies de fauna silvestre de manera sustentable (Díaz-José et al., 2013). El dosel juega un papel fundamental en esto, y su permanencia y diversidad puede estar directamente ligada a la supervivencia de algunas especies animales.

La llegada de la moniliasis junto con factores socioeconómicos en la región ha ocasionado acciones como la reducción del dosel y la eliminación de las plantaciones, cambiando la estructura de los agrosistemas de cacao y la configuración del paisaje (Oporto et al., 2019). La pérdida de los agrosistemas de cacao puede causar el declive o la desaparición de la biota local (Faria et al., 2006). Los efectos de estos cambios pueden reflejarse en los ensamblajes de murciélagos frugívoros afectando no solo la persistencia local de las especies, sino los procesos ecológicos en los que participan como la dispersión de semillas, la polinización y la sucesión ecológica (ver Medellín and Gaona 1999; Kunz et al. 2011).

Se han propuesto alternativas sustentables que incentiven la conservación de los agrosistemas de cacao, la fauna silvestre que habita en ellos y que satisfaga las necesidades económicas de los productores (e.g. Valenzuela-Córdova et al. 2015).

En el caso de los murciélagos frugívoros, nuestro estudio reafirma la importancia

del dosel para los ensamblajes de murciélagos frugívoros, por lo que proponemos la conservación de este estrato en el manejo de los agrosistemas de cacao. Además, es necesaria la conservación de las áreas con mayor porcentaje de cacao, cercanas a la ciudad de Comalcalco, ya que en ellas se concentra un alto porcentaje de la diversidad de murciélagos frugívoros de la región. Es importante tener en cuenta, la presión del cambio de uso de suelo por la urbanización es mayor en zonas cercanas a las ciudades, por lo que los agrosistemas de cacao más diversos (Finca Cholula y DAMC) deben ser prioritarios para la conservación de la vida silvestre de la zona. También es necesario cuantificar servicios que estos proveen como la dispersión de semillas y la polinización, y conocer su papel en los procesos de regeneración en la región.

La realización de estudios aislados de distintos grupos taxonómicos en los agrosistemas de cacao de la región (e.g. Ibarra et al. 2001; Muñoz et al. 2005; Pérez-De la Cruz et al. 2007; Ramírez-Meneses et al. 2013; Oporto et al. 2015), ha permitido conocer parte de la diversidad que mantienen, y las amenazas para cada grupo. Sin embargo, hacemos énfasis en la necesidad de hacer un análisis integral, que incluya las perspectivas socioeconómicas y que permita hacer propuestas de conservación integrativas, en la búsqueda de agrosistemas de cacao resilientes biológica y productivamente.

### **Agradecimientos**

Este estudio fue posible gracias al financiamiento otorgado mediante la *Latin American Small Grant* de *Bat Conservation International (BCI)* a quienes estamos muy agradecidos. Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para estudios de doctorado al primer autor (Reg.

421424). Damos las gracias a los propietarios, autoridades académicas y civiles, y la Finca Cholula por las facilidades otorgadas para el desarrollo de esta investigación. Estamos agradecidos con la División Académica de Ciencias Biológicas (DACBiol-UJAT) por su apoyo en la logística del proyecto. Queremos agradecer a todos aquellos quienes colaboraron en la toma de datos en campo por su invaluable apoyo.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., Dwi Putra, D., Waltert, M., & Tschardtke, T. (2008). The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International*, 18(4), 349–362.  
<https://doi.org/10.1017/S0959270908007570>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.  
<https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Arizmendi, M. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L., & Lira, R. (2016). Hummingbird Conservation in Mexico: The Natural Protected Areas System. *Natural Areas Journal*, 36(4), 366–376.  
<https://doi.org/10.3375/043.036.0404>
- Barbosa, M., Fernandes, G. W., Lewis, O. T., & Morris, R. J. (2017). Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 327–336.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12626>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic network. *PNAS*, 100(16), 9383–9387.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1998). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38, 139–164.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., & Kunz, T. H. (2011). Economic importance of bats in agriculture (Supplementary material). *Science*,



- 332(6025), 41–42. <https://doi.org/10.1126/science.1201366>
- Castro-Luna, A. a., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 219–228. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2007\)9\[219:QPBADT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2007)9[219:QPBADT]2.0.CO;2)
- Centurión, D., Espinoza, J., Poot, J. E., & Cázares, J. G. (2003). *Cultura alimentaria tradicional de la región Sierra de Tabasco*. Villahermosa, Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143. Retrieved from <http://www.r-project.org>.
- Córdova, C. E., Jaramillo, J. L., Córdova, V., Carranza, I., & Morales, J. (2018). Estudios Sociales Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo regional. *Estudios Sociales: Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo Regional*, 52(28), 1–27. <https://doi.org/10.24836/es.v28i52.577>
- Correa, J., Castro, S., & Coy, J. (2014). Estado de la moniliasis del cacao causada por *Moniliophthora roreri* en Colombia. *Acta Agronómica*, 63(4), 388–399.
- Cosson, J.-F., Pons, J.-M., & Masson, D. (1999). Effects of forest fragmentation on

- frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 515–534. Retrieved from <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.1644/BWG-125>
- Costa, G. (2011). La inseguridad en América Latina ¿Cómo estamos? *Revista Brasileira de Segurança Pública*, 5(8), 6–37.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1198/016214502760047131>
- Dammert, L. (2009). Drogas Inseguridad en América Latina: Una Relación Compleja. *Nueva Sociedad*, 222, 112–131.
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Defries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., & Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 3(3), 178–181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Diario Oficial de la Federación. (2019). Reglas de Operación del Programa Apoyos para el Desarrollo Forestal Sustentable 2019. Retrieved from [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019)
- Díaz-José, O., Aguilar-Avila, J., Rendón-Medel, R., & Santoyo-Cortés, V. H. (2013). Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*, 40(2), 279–289. <https://doi.org/10.4067/S0718-16202013000200004>
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2009). Package “bipartite”. Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.

<https://doi.org/10.1002/sim.4177>>

Espinosa-García, J. A., Uresti-Gil, J., Vélez-Izquierdo, A., Moctezuma-López, G., Inurreta-Aguirre, H. D., & Góngora-González, S. F. (2015). Productividad y rentabilidad potencial del cacao ( *Theobroma cacao* L .) en el trópico mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6(5), 1015–1063.

FAO, F. and A. O. of the U. N. (2018). FAOSTAT. Retrieved from [www.fao.org/faostat/en/#data](http://www.fao.org/faostat/en/#data)

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 531–542.

<https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>

Faria, D., & Baumgarten, J. (2007). Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(2), 291–312. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-8346-5>

Faria, D., Laps, R. R., Baumgarten, J., & Cetra, M. (2006). Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia , Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 15, 587–612. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2089-1>

Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 57–74.

Galindo-González, J. (2007). Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. In G. Sánchez-Rojas & A. Rojas-Martínez (Eds.), *Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos* (Vol. 1, pp.

- 97–114). Hidalgo, México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Galindo-González, J., Vázquez-Domínguez, G., Saldaña-Vázquez, R. A., & Hernández-Montero, J. R. (2009). A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 205–209.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467409005859>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12(6), 561–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gobierno de México. (2019). Programa Sembrando Vida. Retrieved from <https://www.gob.mx/bienestar/acciones-y-programas/programa-sembrando-vida>
- Gonçalves, A., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 43–49. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1>
- Gorresen, P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688–697. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Griffith, B., & Youtie, B. A. (1988). Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover.pdf. *Wildlife Society Bulletin*, 16, 206–210.
- Guimarães, J. P. R., & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of

- nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U., & Carrillo, E. (2001). Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería En Las Américas*, 8, 7–11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 4–9.
- Harvey, C. A., & González, J. A. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv*, 16, 2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>
- Hernández, E., Hernández, J., Avedaño, C. H., López, G., Garrido, E. R., Romero, J., & Nava, C. (2015). Socioeconomic and parasitological factors that limits cocoa production in Chiapas , Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 33, 232–246.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2018). Package 'iNEXT'. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Ibarra, A. C., Arriaga-Weiss., S., & Estrada, A. (2001). Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalapa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 17(34), 101–112.
- INEGI. (2017). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Retrieved from [www3.inegi.org.mx/datos\\_geograficos](http://www3.inegi.org.mx/datos_geograficos)
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Wilig, M. R., & Racey, P. A. (2009). Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species*

- Research*, 8(1–2), 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal. Conceptos y aplicaciones* (pp. 17–41). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : An overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: Diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153(1–2), 319–333. <https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kim, Y., & Zangerling, B. (2016). *Mexico Urbanization Review. Managing Spatial Growth for Productive and Livable Cities in Mexico*. Washington, D.C.: International Bank for Reconstruction and Development / The World Bank. Retrieved from <http://elibrary.worldbank.org/doi/book/10.1596/978-1-4648-0916-3>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 46, 203–213. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2664.2007.0

- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., ... Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415), 290–293. <https://doi.org/10.1038/nature11318>
- Martín, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity: An International Journal on Biocomplexity in the Environment and Theoretical Ecology*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martins, A. C. M., Willig, M. R., Presley, S. J., & Marinho-Filho, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 391, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez, O. (2008). Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. México, D. F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3), 478–485.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks:

- Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6(2), 1–10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & Martinez, M. A. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131–140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611.  
<https://doi.org/10.1080/01496395.2011.625388>
- Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726.  
<https://doi.org/10.1111/j.>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Muñoz, D., Estrada, A., & Naranjo, E. (2005). Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology. *Universidad y Ciencia*, II (ns), 35–44.
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4), 573–590.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>



- Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122(1), 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013>
- Olea-Wagner, A. V., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D., & León-Paniagua, L. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 191–200. Retrieved from <http://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/#register:000027091:::331240>
- Olea Y Wagner, A. V., Lorenzo Monterrubio, C., Ramírez Marcial, N., León Paniagua, L., & Naranjo Piñera, E. J. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México, 49.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L., & Castro-Luna, A. A. (2015). Frugivorous bat diversity and composition in secondary forests of Tabasco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>
- Oporto, S., Hidalgo-Mihart, M. G., Collado-Torres, R. A., Castro-Luna, A. A., Gama-Campillo, L. M., & Arriaga-Weiss, S. L. (2019). Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico. *Agroforestry Systems*, 1–11.
- Pérez-De la Cruz, M., Sánchez-Soto, S., Ortiz-García, C. F., Zapata-Mata, R., &

- De la Cruz-Pérez, A. (2007). Diversity of Insects Captured by Weaver Spiders (Arachnida: Araneae) in the Cocoa Agroecosystem in Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 36(1), 90–101. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100011>
- Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R. E., & Brashares, J. S. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS*, 105(52), 20770–20775. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806080105>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Meneses, A., García-López, E., Obrador-Olán, J. J., Ruiz-Rosado, O., & Camacho-Chiu, W. (2013). Diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 29(3), 215–230.
- Ramírez González, S. I. (2008). La moniliasis un desafío para lograr la sostenibilidad del sistema cacao en México. *Tecnología En Marcha*, 21(1), 97–110.
- Ramos-Reyes, R., Palma-Lopez, D. J., Ortiz-Solorio, C. A., Ortiz-Garcia, C. F., & Díaz-Padilla, G. (2004). Change of Land Use by Means of Geographical Information Systems in a Cacao Region. *Terra Latinoamericana*, 22(3), 267–278.

- Ramos-Reyes, R., Sánchez-Hernández, R., & Gama-Campillo, L. M. (2016). Análisis de cambios de uso del suelo en el municipio costero de Comalcalco, Tabasco, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 3(8), 151–160.
- Rice, R. A., & Greenberg, R. (2000). Cacao Cultivation and the Conservation of Biological Diversity. *AMBIO*, 29(3), 167–173. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.3.167>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2111–2124. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9829-6>
- Schroth, G., & Harvey, C. A. (2007). Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2237–2244. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9195-1>
- Schulze, M. D., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1), 174. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0174:acotpb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0174:acotpb]2.0.co;2)
- Secretaría de Energía. (2018). Refinería permitirá generar hasta 135 mil empleos directos e indirectos. Retrieved from [https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín 92 - 9 diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ](https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín%2092%20diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ)

- Straube, F. C., & Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8, 150–152.
- Tudela, F. (1992). *La modernización forzada del tropic: el caso de Tabasco*. México, D. F.: Proyecto integrado del Golfo. CINVESTAV, IFIAS, UNRISD.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- USGS. (2017). EarthExplorer. Retrieved from <https://earthexplorer.usgs.gov/>
- Valenzuela-Córdova, B., Mata-Zayas, E. E., Pacheco-Figueroa, C. J., Chávez-Gordillo, E. J., Díaz-López, H. M., Gama Campillo, L. M., & Valdez-Leal, J. D. D. (2015). Ecotourism potencial of the cacao (*Theobroma cacao* L.) farming ecosystem with black howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray) in La chontalpa, Tabasco. *Agroproductividad*, 8(5), 3–10.
- Van Bael, S. A., Bichier, P., Ochoa, I., & Greenberg, R. (2007). Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2245–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9193-3>
- Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Verea, C., & Solórzano, A. (2005). Avifauna asociada al sotobosque de un plantación de cacao del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 16(1), 1–14.
- Vleut, I., Galindo-González, J., de Boer, W. F., Levy-Tacher, S. I., & Vazquez, L. B.

(2015). Niche differentiation and its relationship with food abundance and vegetation complexity in four frugivorous bat species in Southern Mexico.

*Biotropica*, 47(5), 606–615. <https://doi.org/10.1111/btp.12238>

Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G., & Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification : Meeting the Ecological Challenges of Agricultural Change.

*Journal of Applied Ecology*, 40, 984–993.

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>

Zequeira-Larios, C. (2014). *La producción de cacao (Theobroma cacao) en México: Tabasco, estudio de caso*. Universidad Veracruzana.

## Lista de cuadros

Cuadro 1. Variables locales y de paisajes de las plantaciones de cacao seleccionadas para este estudio. Variables locales: Altura de dosel (AD), Cobertura de dosel (CD), Cobertura de sotobosque (CS); variables de paisaje: Porcentaje de cacao (PC), Distancia a centro urbano más cercano (DU) y área de la plantación de cacao (AC).

Cuadro 2. Abundancia de murciélagos capturados en agrosistemas de cacao de la Chontalpa, Sureste de México. Abreviaturas: General (Gen) Benito Juárez (BJ), Cúlico (Cu), División Académica Multidisciplinaria de Comalcalco (DAMC), Finca Cholula (FC), Miguel Hidalgo (MH), Rancho La Roca (RR) y Tierras Peliadas (TP).

Cuadro 3. Abundancia (Ab), riqueza (R), diversidad de orden uno observada ( $q^1D^{obs}$ ), completitud de inventario (CI) y diversidad de orden cero al nivel de completitud menor ( $q^0D^{(CIm)}$ ) y diversidad de orden uno al nivel de completitud menor ( $q^0D^{(CIm)}$ ) en agrosistemas de cacao de la región de la Chontalpa.

Cuadro 4. Modelos lineales generalizados para determinar las variables locales y de paisaje que influyen en los parámetros abundancia (Ab), riqueza (R), diversidad de orden cero al nivel de completitud menor ( $q^0D^{(CIm)}$ ) y diversidad de orden uno al nivel de completitud menor ( $q^0D^{(CIm)}$ ) de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao de la región de la Chontalpa.

Cuadro 5. Resultados de análisis de similitudes con datos de abundancia de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao en la región de la Chontalpa, Tabasco.

Cuadro 6. Resultados de análisis de similitudes con datos de presencia ausencia de murciélagos frugívoros en agrosistemas de cacao en la región de la Chontalpa, Tabasco.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

Sitio	AD (m)	CD (%)	CS (%)	PC (%)	DU (km)	AA (ha)
Benito Juárez	16.50	88.02	47.08	21.92	7.27	9.90
Cúlico	16.50	93.75	8.96	27.20	6.65	4.10
DAMC	19.81	95.31	11.04	35.22	1.67	32.50
Finca Cholula	20.29	93.76	11.56	30.30	0.17	10.50
Iquinuapa	17.28	81.69	29.38	29.78	3.65	4.80
Miguel Hidalgo	12.21	81.25	40.42	31.94	8.23	1.50
Rancho La Roca	15.44	82.44	14.79	14.37	0.74	4.40
Tierras Peliadas	17.91	75.52	23.85	3.90	1.68	2.90



Sitio	Gen	BJ	Cu	DAMC	FC	Iq	MH	RR	TP
<i>Artibeus jamaicensis</i>	481	43	48	72	77	66	67	68	40
<i>Artibeus lituratus</i>	569	96	59	152	109	52	39	30	32
<i>Carollia perspicillata</i>	4	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Carollia sowelli</i>	26	0	2	3	18	0	3	0	0
<i>Centurio senex</i>	6	1	2	1	2	0	0	0	0
<i>Chiroderma salvini</i>	12	1	1	1	7	1	1	0	0
<i>Chiroderma villosum</i>	3	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>Dermanura phaeotis</i>	9	0	0	8	1	0	0	0	0
<i>Dermanura watsoni</i>	17	0	0	14	2	0	1	0	0
<i>Glossophaga soricina</i>	143	8	18	8	15	31	53	5	5
<i>Phyllostomus discolor</i>	37	1	1	9	4	10	2	6	4
<i>Platyrrhinus helleri</i>	31	3	3	18	3	0	0	4	0
<i>Sturnira parvidens</i>	142	7	25	36	23	8	14	15	14
<i>Uroderma bilobatum</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Total	1481	161	159	322	263	169	184	128	95

	Ab	R	$q^1D^{obs}$	CI	$q^0D^{(CIm)}$	$q^1D^{(CIm)}$
General	1481	14	4.977	1	9.330	4.706
Benito Juárez	161	9	3.131	0.976	9.000	3.131
Cúlico	159	9	4.529	0.988	7.884	4.441
DAMC	322	11	4.880	0.994	8.643	4.622
Finca Cholula	263	12	5.070	0.996	10.037	4.901
Iquinuapa	169	7	4.100	0.989	5.233	3.856
Miguel Hidalgo	184	9	4.587	0.990	7.282	4.446
Rancho La Roca	128	6	3.699	1	5.558	3.530
Tierras Peleadas	95	5	3.674	1	4.642	3.486

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

Variable de respuesta	Familia	Escala	Variable explicativa	Coef.	D.F.	R.D.	<i>p</i>
Abundancia	Quasipoisson	Local	Null	4.59	7	193.55	
			Altura de dosel	1.02	6	137.75	0.047
			Cobertura de dosel	1.04	5	71.02	0.030
<i>D.R.=71.02</i>	<i>G.L.=5</i>	<i>D.E.=0.63</i>					
Abundancia	Quasipoisson	Paisaje	Null	81.60	7	193.55	
			Área del sistema	1.02	6	71.97	<0.001
			Porcentaje de cacao	1.03	5	17.40	<0.001
<i>D.R.=17.40</i>	<i>G.L.=5</i>	<i>D.E.=0.91</i>					
Riqueza	Poisson	Local	No significativas				
Riqueza	Poisson	Paisaje	No significativas				
q <sup>0</sup> D <sup>(CIm)</sup>	Gaussian	Local	Null	-18.31	7	26.90	
			Cobertura de dosel	0.28	6	7.61	<0.001
			Cobertura de sotobosque	0.06	5	3.99	0.033
<i>D.R.=3.99</i>	<i>G.L.=5</i>	<i>D.E.=0.85</i>					
q <sup>0</sup> D <sup>(CIm)</sup>	Poisson	Paisaje	No significativas				
q <sup>1</sup> D <sup>(CIm)</sup>	Gaussian	Local	No significativas				
q <sup>1</sup> D <sup>(CIm)</sup>	Gaussian	Paisaje	Null	3.00	7	2.83	
			Porcentaje de cacao	0.04	6	1.40	0.013
<i>D.R.=1.40</i>	<i>G.L.=6</i>	<i>D.E.=0.51</i>					

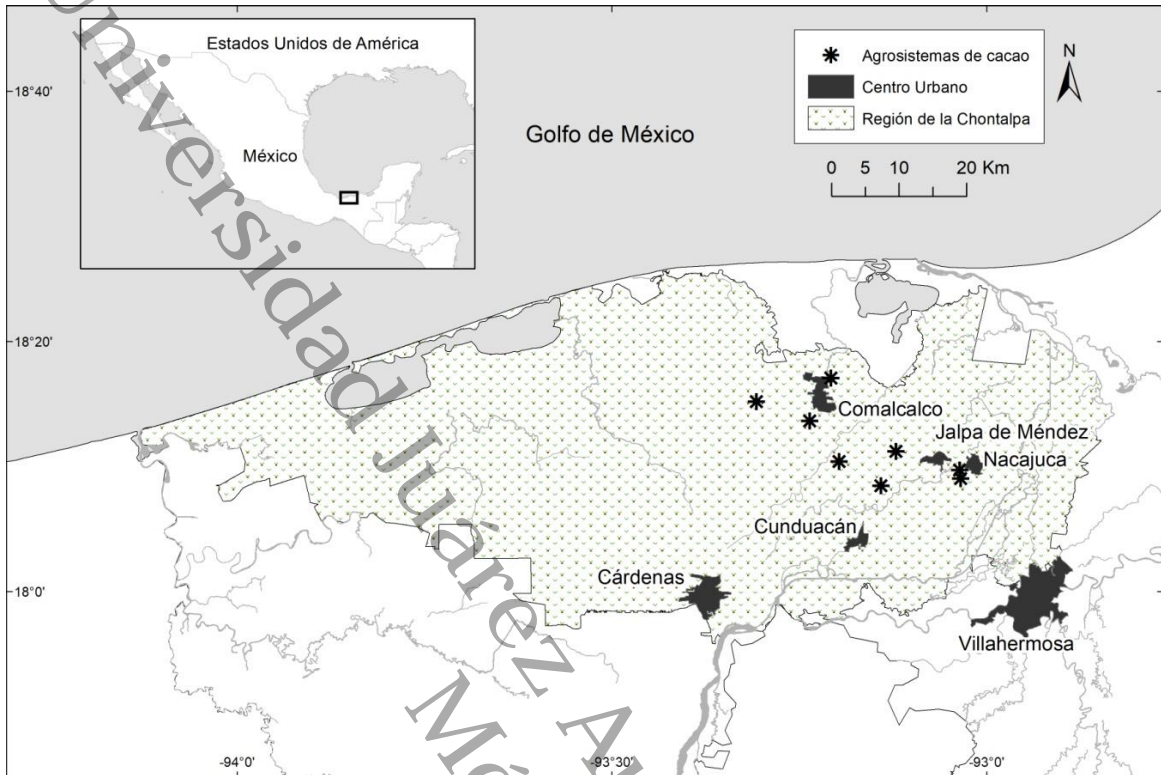
	General	R=	0.5429	P=	0.0001				
	BJ	Cu	DAMC	FC	lq	MH	RR	TP	
BJ		0.24	0.6563	0.4896	0.7396	0.6302	0.9792	0.4479	
Cu	0.15		0.9167	0.6198	0.5417	0.1875	0.526	0.3125	
DAMC	0.03	0.0294		0.4375	0.9375	0.7604	1	0.8438	
FC	0.09	0.0289	0.0869		0.8333	0.4792	0.9792	0.6563	
lq	0.02	0.0268	0.0269	0.0259		0.1979	0.724	0.401	
MH	0.03	0.1689	0.0291	0.0303	0.1681		0.2292	0.3542	
RR	0.03	0.0278	0.031	0.0292	0.0305	0.112		0.1458	
TP	0.0312	0.0834	0.0269	0.031	0.0294	0.0881	0.1695		

General	R=	0.4347	P=	0.0001				
BJ	Cu	DAMC	FC	lq	MH	RR	TP	
BJ		-0.04688	0.526	0.4531	0.2656	0.3073	-0.04688	0.25
Cu	0.595		0.7083	0.2552	0.4167	0.2135	0.1667	0.3229
DAMC	0.0269	0.025		0.4896	0.974	0.7604	0.7656	0.9375
FC	0.031	0.1127	0.027		0.6667	0.1406	0.7292	0.8125
lq	0.09	0.0295	0.0274	0.0304		0.4688	0.3229	0.04167
MH	0.0575	0.1703	0.0302	0.1975	0.0292		0.5625	0.5729
RR	0.4931	0.2607	0.0305	0.0295	0.1342	0.0282		0.1563
TP	0.1467	0.06	0.0288	0.028	0.4129	0.0258	0.257	

## Lista de figuras

Figura 1. Agrosistemas de cacao en la región de la Chontalpa, al sureste de México, donde se realizaron capturas de murciélagos frugívoros.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



# CAPÍTULO III

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.



## **Redes de interacciones planta-murciélago en la región cacaotera de Tabasco, México**

Samuel Oporto Peregrino<sup>1</sup>, Stefan Louis Arriaga Weiss<sup>1\*</sup>, Cecilia Díaz Castelazo<sup>2</sup>, Alejandro Antonio Castro Luna<sup>3</sup>

<sup>1</sup>División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco; sarragaw@hotmail.com

<sup>3</sup>Instituto de ecología, A.C. (INECOL)

<sup>3</sup>Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA), Universidad Veracruzana

\*Correspondencia

### **Objetivo:**

Determinar el efecto de variables locales y de paisaje sobre los parámetros de las redes de interacciones murciélagos-plantas en agrosistemas de cacao de la Chontalpa, Tabasco.

### **Resumen**

La participación de los murciélagos en la dispersión de semillas ha sido muy estudiada por su importancia en la regeneración de ambientes tropicales. Los agrosistemas de cacao son considerados alternativas para la conservación de plantas y murciélagos frugívoros. Sin embargo, las redes de interacciones planta-murciélago en los agrosistemas de cacao pueden estar influenciadas por las perturbaciones presentes en estos ambientes. Para determinar los efectos las condiciones ambientales, analizamos la estructura de las redes de interacciones de murciélagos frugívoros y plantas en ocho agrosistemas de cacao en la región de la Chontalpa. Para ello capturamos murciélagos frugívoros y colectamos sus excretas

para determinar las especies de semillas presentes. Registramos 371 interacciones entre murciélagos y plantas, en las que participaron 10 especies de murciélagos y 27 de plantas. El tamaño de las redes de interacciones, la robustez de plantas y la robustez de murciélagos estuvieron influenciados por variables ambientales. La conservación del dosel puede proporcionar recursos alimentarios a los murciélagos frugívoros en los agrosistemas de cacao, por lo que la variación en el dosel influye sobre los parámetros de las redes.

**Palabras clave:** Phyllostomidae, NODF, Mutualismo, Frugivoría

### **Introducción**

Las interacciones mutualistas entre animales y las plantas son importantes en el desarrollo de procesos clave dentro del ecosistema (e.g. dispersión de semillas, polinización) (Vázquez, Bluthgen, Cagnolo, & Chacoff, 2009). Estos procesos colaboran en el mantenimiento de las comunidades vegetales y la regeneración natural de los ambientes (Chazdon, 2003; Ollerton, Winfree, & Tarrant, 2011). Sin embargo, la participación de algunos grupos (e.g. abejas, aves, murciélagos) ha cobrado mayor relevancia por los beneficios que los seres humanos obtienen de los procesos en los que participan (ver Klein et al. 2007; Boyles et al. 2011; Arizmendi et al. 2016).

Ejemplo de ello es la participación de los murciélagos en la dispersión de semillas, que ha sido muy estudiada por su importancia en la regeneración y mantenimiento en una amplia variedad de ambientes tropicales (ver Medellín and Gaona 1999; Muscarella and Fleming 2007). En el Neotrópico, la dispersión de semillas por murciélagos es particularmente importante por la alta diversidad y abundancia de murciélagos frugívoros que dispersan semillas de una amplia variedad de plantas

(Meyer & Kalko, 2008; Muscarella & Fleming, 2007). Se han presentado evidencias de la participación de murciélagos en la dispersión de especies de plantas pioneras o de estadios tempranos de sucesión que permiten la recolonización de las plantas (Muscarella & Fleming, 2007). También se ha registrado la dispersión por murciélagos de plantas persistentes en distintos estadios sucesionales, haciéndolos potencialmente partícipes del establecimiento de estas especies (Olea-Wagner et al. 2005). Los beneficios de la dispersión por murciélagos frugívoros para las plantas van desde el proveer a las semillas áreas alejadas de la competencia intraespecífica y los depredadores, hasta aumentar las posibilidades de germinación por desgaste de las semillas y la eliminación de hongos (Galindo-González, 1998).

Sin embargo ambos grupos, plantas y murciélagos, han sido afectados por un conjunto de factores como la extensión de las fronteras agrícola y pecuaria, y la urbanización (Galindo-González, 2007; Miles et al., 2006; Wickramasinghe, Harris, Jones, & Vaughan, 2003). Los efectos de estos cambios sobre los ensamblajes de murciélagos frugívoros y las comunidades de plantas que consumen pueden modificar las características de las redes de interacciones y la eficiencia de las mismas en los servicios ambientales que proveen. Por ellos es necesario encontrar propuestas para la conservación de las especies y las redes de interacciones en las que participan.

Los agrosistemas de sombra como los de cacao han sido propuestos como alternativas para amortiguar la pérdida de especies de plantas y murciélagos en ambientes perturbados (Harvey & González, 2007; Schroth & Harvey, 2007). Estos mantienen la cobertura de dosel para proveer a las plantaciones las condiciones microclimáticas necesarias para el desarrollo de los cultivos (Beer et al., 1998). Con

ello se mantiene parte de la diversidad de plantas arbóreas locales que los murciélagos frugívoros aprovechan para obtener alimento, refugio y protección (Faria & Baumgarten, 2007). No obstante, es necesario estudiar qué sucede a nivel de redes de interacciones y evaluar los efectos de los agentes cambiantes, y así determinar posibles efectos de los mismos sobre la integridad de los servicios ambientales que proveen estas interacciones mutualistas.

Con el fin de determinar los efectos las condiciones ambientales, nosotros analizamos la estructura de las redes de interacciones de murciélagos frugívoros y plantas en ocho agrosistemas de cacao en la región de la Chontalpa, al sureste de México. Posteriormente, evaluamos la influencia de variables locales y de paisaje sobre los parámetros de las redes de interacciones.

## **Métodos**

### *Área de estudio*

Realizamos este estudio en la Región de la Chontalpa, al sureste de México (Figura 1). La región se encuentra localizada dentro de la Planicie Costera del Golfo de México con elevaciones que van de entre los entre cero y 100 m s.n.m (INEGI, 2017). El clima del área es cálido húmedo con precipitación total anual de entre 1,500-2,000 mm (INEGI, 2017). En esta región seleccionamos ocho agrosistemas de cacao distribuidos en la región, todos ellos con sombra diversificada (cuadro 1). En ellos muestreamos las interacciones planta-murciélago en el proceso de dispersión de semillas mediante la captura de murciélagos frugívoros con redes de niebla y la obtención de semillas de frutos y excretas depositadas bajo las redes durante el proceso de captura.

### *Registro de interacciones murciélagos-planta*

Realizamos seis muestreos de una noche en cada cacaotal en los que capturamos murciélagos con cuatro redes de niebla de 12x3 metros. Mantuvimos las redes abiertas durante cinco horas a partir de la puesta del sol. El esfuerzo de muestreo realizado por sitio fue de  $4,320 \text{ m}^2 \cdot \text{h} \cdot \text{red}$  (Straube & Bianconi, 2002). Identificamos los murciélagos capturados y los liberamos en el sitio de muestreo. Recolectamos las excretas y frutos depositados por los murciélagos durante el proceso de captura y liberación, para ello, colocamos una lámina de plástico transparente de 12 m largo x 1.8 m de ancho debajo de cada red (Galindo-González, Vázquez-Domínguez, Saldaña-Vázquez, & Hernández-Montero, 2009). Las muestras de semillas fueron guardadas en bolsas de papel etiquetadas individualmente. La determinación taxonómica de las especies de plantas consumidas por los murciélagos se realizó en laboratorio, por comparación morfológica con la colección de semillas del Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA) de la Universidad Veracruzana, usando un microscopio estereoscópico.

### *Métricas de las redes de interacciones*

Para conocer la estructura de las redes de interacciones de murciélagos y plantas, obtuvimos el número de interacciones totales y por sitio tomando como interacción a la presencia de una especie de planta en una excreta de murciélago y la riqueza de especies de plantas (RP) y murciélagos (RM) que participaron en cada red. Usando el software Aninhado 3.0 (Guimarães & Guimarães, 2006), determinamos el grado de anidamiento (NODF) y la significancia (P) del mismo comparando la red con la predicción teórica  $E_r$  (Almeida-Neto, Guimarães, Guimarães Jr, Loyola, & Ulrich, 2008; Guimarães & Guimarães, 2006). Calculamos la diversidad de

interacciones de las redes usando el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), conectancia ( $Co$ ), grado de especialización ( $H2$ ) y los valores de robustez para plantas ( $RoP$ ) y murciélagos ( $RoM$ ) de cada red utilizando el paquete Bipartite (Dormann, Fruend, & Gruber, 2009) en el software estadístico R versión 3.5.1 (R core Team, 2018).

#### Medición de variables ambientales

Seleccionamos tres variables locales y tres variables del paisaje para determinar su influencia sobre las redes de interacciones murciélago-planta (cuadro 1). Seleccionamos a nivel local las variables altura de dosel ( $AD$ ) tomada con clinómetro, cobertura de dosel ( $CD$ ) usando un densiómetro concavo, y cobertura visual del sotobosque de 100 a 200 cm de altura usando el método de Griffith and Youtie (1988). Tomamos ocho mediciones para cada variable local en cada sitio y las promediamos por sitio. Medimos tres variables del paisaje que fueron: el área del agrosistema de cacao ( $AA$ ); la distancia del agrosistema al centro urbano más cercano ( $DU$ ) y el porcentaje del área que ocupaba los agrosistemas de cacao en un buffer de un km de radio a partir del centro de cada agrosistema de cacao ( $PC$ , cuadro 1). Estas medidas fueron calculadas usando el QGIS 3.2.3 (QGIS Development Team, 2018).

#### *Análisis de datos*

Para determinar el grado de influencia de las variables locales y de paisaje sobre los parámetros de las redes, realizamos modelos lineales generalizados y buscamos los modelos parsimoniosos usando el método de anovas (Crawley, 2007). Calculamos los valores de significación de las variables que integran los

modelos parsimoniosos usando un *post hoc* de  $X^2$ , R versión 3.3.0 (R core Team, 2018).

## Resultados

Registramos 371 interacciones entre murciélagos y plantas, en las que participaron 10 especies de murciélagos y 27 de plantas (Figura 2, 3). El cacaotal con la red más grande fue DAMC con 116 interacciones, mientras que la de menor tamaño fue la de Tierras Peliadas con 24 interacciones. La red general de interacciones estuvo significativamente anidada. Sin embargo, en el análisis por sitio solo DAMC tuvo una red anidada significativamente (cuadro 2, Figura 2).

Las redes más diversas fueron las de DAMC y Miguel Hidalgo, ambas con  $H'=3.0$ . Los sitios con las redes menos diversas fueron Benito Juárez e Iquiuapa  $H'=2.0$  (cuadro 2). La conectancia de la red general fue de 0.25. El valor de conectancia más alto se registró en Iquiuapa, mientras que el más bajo fue el de Miguel Hidalgo, con 0.56 y 0.25, respectivamente (cuadro 2).

El grado de especialización de la red general fue de 0.3. Las redes con mayor grado de especialización fueron las de Benito Juárez, Iquiuapa y Rancho La roca, con valores de  $H_2=0.5$  (cuadro 2). En DAMC se registró el menor grado de especialización ( $H_2=0.3$ ). Los valores de robustez en las redes de nuestro estudio son mayores para la fracción de las plantas (cuadro 2). En el caso de los murciélagos, la robustez más baja se registró en la Finca Cholula, mientras que la robustez más alta fue la de DAMC. En Miguel Hidalgo se registró el valor de robustez más bajo para las plantas, mientras que el más alto se obtuvo en Tierras Peliadas.

Los modelos parsimoniosos para la variable de respuesta tamaño de la red indicaron influencias significativas de la cobertura de dosel a nivel local y del área

de la plantación a nivel de paisaje (cuadro 3). La robustez de los murciélagos en la red de interacciones estuvo influenciada significativamente por la variable de paisaje área de la plantación. Mientras las tres variables locales, altura de dosel, cobertura de dosel y cobertura de sotobosque influyeron significativamente sobre la robustez de las plantas (cuadro 3). En todos los casos, excepto en la relación robustez de las plantas-cobertura de dosel, la relación entre las variables explicadas y explicativas fue positiva.

## **Discusión**

### *Estructura de las redes de interacciones planta-murciélago*

Los parámetros de las redes de interacciones general y de cada sitio de nuestro estudio fueron similares a los registrados en otras redes de murciélagos y plantas en el Neotrópico (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & de Aguiar, 2011; Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). Como en estudios anteriores, la riqueza de murciélagos es menor que la riqueza de plantas interactuantes (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & de Aguiar, 2011). Esto indica en nuestro caso, que algunas especies de murciélagos están dispersando más de una especie de planta. Esta aseveración es consistente con lo registrado para especies de murciélagos frugívoros en el Neotrópico, que a pesar de estar asociadas en algunos casos con una familia o género de plantas, consumen más de una especie e incluso complementan su dieta con plantas de otros grupos taxonómicos (Gonçalves et al., 2008; Olea-Wagner et al., 2005). Como reflejo de estos hábitos alimentarios, los valores de especialización  $H_2$  fueron bajos en los agrosistemas de cacao de la Chontalpa.



En nuestro estudio, la conectancia general es similar a la registrada en otros estudios de interacciones planta-murciélago en el Neotrópico (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). Sin embargo, en algunos de los sitios de nuestro estudio, los niveles de conectancia son altos, llegando a registrar más del 50% de las interacciones posibles. Los valores más altos de conectancia pueden indicar un mayor traslape de las dietas de los murciélagos generalistas y especialistas (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). También hay que tomar en cuenta que, las redes de interacciones planta-murciélagos frugívoros en el Neotrópico tienen a mostrar conectancias más altas que las del grupo homólogo de vertebrados (aves), por tener una menor diversificación filogenética y ecológica (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). Por esto, los valores más altos de conectancia pueden ser el resultado de ambientes que dispongan de una baja diversidad de recursos alimentarios, que soporten especies con hábitos alimentarios traslapados.

Las redes con mayores niveles de conectancia pueden ser más robustas a la extinción (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). Con respecto a resultados reportados para el Neotrópico, en nuestro estudio registramos valores similares de robustez murciélagos, pero mayores en robustez de plantas (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & de Aguiar, 2011; Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). La robustez en las redes de interacciones se refiere a la tolerancia a las extinciones secundarias (see Memmott et al. 2004), por lo que la alta robustez de las plantas en los agrosistemas de cacao está relacionada con el papel de las especies de murciélagos frugívoros que participan en las redes. En ambientes perturbados del Sureste de México,

incluyendo cacaotales, se ha registrado que la especies generalistas y resistentes a la perturbación (e.g. *Artibeus*, *Sturnira*) son dominantes (Oporto et al., 2015). Nosotros suponemos que el papel de las especies generalistas en las redes de dispersión de semillas por murciélagos de nuestro estudio es similar al de las especies generalistas en redes de polinización, que son importantes para la estructura, funcionamiento y la resiliencia de las redes por actuar como conectores (Martín, Dalsgaard, & Olesen, 2010).

#### *Efecto de las variables ambientales*

El efecto de diferentes condiciones ambientales en los ensamblajes de murciélagos frugívoros (see Castro-Luna et al. 2007; Martins et al. 2017), puede reflejarse en las características de las redes de interacciones en las que participan. En los agrosistemas de cacao de nuestro estudio, el tamaño de las redes de interacciones murciélago-planta depende a nivel local de la cobertura de dosel. Nosotros inferimos que la presencia de redes de mayor tamaño en sistemas con mayor cobertura de dosel, está relacionado con la disponibilidad de recursos aprovechables para murciélagos frugívoros que ofrecen las plantas que conforman el dosel. En estudios de plantas y de murciélagos, se ha reconocido la importancia del mantenimiento del dosel en los agrosistemas de sombra (e.g. cacao) para la conservación y/o supervivencia de especies de estos grupos (Faria et al., 2006; Harvey & González, 2007; Ramírez-Meneses et al., 2013). La permanencia del dosel permite que se conserven árboles nativos que proveen alimento a diferentes especies de murciélagos frugívoros (Faria & Baumgarten, 2007). Además, se ha reportado que la abundancia de algunas especies de murciélagos frugívoros neotropicales está positivamente relacionada con el dosel (Vleut et al., 2015).

El tamaño de las redes de interacciones planta-murciélago que registramos también estuvo influenciado por el tamaño de los agrosistemas de cacao. Se ha registrado que especies abundantes en los agrosistemas de cacao, *Sturnira parvidens* y *Glossophaga soricina*, tienen una relación positiva con tamaño de los parches de vegetación (Gorresen & Willig, 2004). Además, en ambientes alterados se ha registrado una mayor riqueza de murciélagos frugívoros en fragmentos de mayor tamaño (Cosson, Pons, & Masson, 1999), y el tamaño de las redes de interacciones de dispersión de semillas está positivamente relacionado con la riqueza de especies que la conforman (Bascompte, Jordano, Melián, & Olesen, 2003).

El tamaño de las redes de interacciones planta murciélago está fuertemente relacionado con la robustez de las mismas (Mello, Marquitti, Guimarães, Kalko, Jordano, & Martinez, 2011). En nuestro estudio, la robustez de plantas y murciélagos también estuvo influenciada por las variables ambientales a diferentes escalas. En el caso de los murciélagos, la tolerancia a la extinción de las plantas fue más alta conforme los agrosistemas de cacao fueron de mayor tamaño. Estos resultados son consistentes con lo reportado para matrices agrícolas, en las que las condiciones del paisaje influyen sobre la sensibilidad de los animales al tamaño del parche (Prugh, Hodges, Sinclair, & Brashares, 2008). En cambio, la robustez de las plantas en nuestro estudio estuvo influenciada por los factores locales. La relación positiva con la altura del dosel y la cobertura de sotobosque pueden explicarse con la importancia de estos dos estratos para las especies dominantes de *Sturnira* y *Artibeus*, que consumen plantas arbustivas y arbóreas, respectivamente (Gonçalves et al., 2008; Olea-Wagner et al., 2005). Por lo que la mayor disponibilidad de alimento en estos estratos, asegura la presencia de los dispersores y puede

disminuir el riesgo de extinción secundaria de las plantas. Sin embargo, la cobertura de dosel estuvo negativamente relacionada con la robustez de las plantas, lo que inferimos se debe al reflejo de que en agrosistemas de cacao con mayor cobertura algunas especies más sensibles a la perturbación pueden estar presentes, incluyendo en las redes de especies periféricas de plantas no consumidas por los generalistas, aumentando así el riesgo de extinción secundaria.

Finalmente, los agrosistemas de cacao han sido propuestos en distintos estudios como alternativas para la conservación de especies (Guiracocha et al., 2001; Ibarra et al., 2001). Sin embargo, para generar estrategias de conservación requieren información suplementaria a la composición de especies, y debido a que la base del funcionamiento de muchos ecosistemas está en redes de interacciones mutualistas (Jordano, Vázquez, & Bascompte, 2009). Por ejemplo, se ha reportado que la estructura de las redes influye directamente sobre la conservación de la biodiversidad (Tylianakis, Laliberté, Nielsen, & Bascompte, 2010). Por ello, el estudio de procesos ecológicos que se desarrollan en los agrosistemas de cacao puede ayudar a la selección de acciones de manejo prioritarias y el análisis de redes de interacciones provee información necesaria para la toma de decisiones.

### **Agradecimientos**

Agradecemos a *Bat Conservation International (BCI)* por su apoyo en el financiamiento de este proyecto mediante la *Latin American Small Grant*. Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para estudios de doctorado al primer autor (Reg. 421424). Damos las gracias a los propietarios, autoridades académicas y civiles, y la Finca Cholula por las facilidades otorgadas para el desarrollo de esta investigación. Estamos

agradecidos con la División Académica de Ciencias Biológicas (DACBiol-UJAT) por su apoyo en la logística del proyecto. Queremos agradecer a todos quienes colaboraron en la toma de datos en campo y el análisis de muestras en laboratorio por su invaluable apoyo.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., Dwi Putra, D., Waltert, M., & Tschardt, T. (2008). The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International*, 18(4), 349–362. <https://doi.org/10.1017/S0959270908007570>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Arizmendi, M. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L., & Lira, R. (2016). Hummingbird Conservation in Mexico: The Natural Protected Areas System. *Natural Areas Journal*, 36(4), 366–376. <https://doi.org/10.3375/043.036.0404>
- Barbosa, M., Fernandes, G. W., Lewis, O. T., & Morris, R. J. (2017). Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 327–336. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12626>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic network. *PNAS*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1998). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38, 139–164.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., & Kunz, T. H. (2011). Economic importance of bats in agriculture (Supplementary material). *Science*,

- 332(6025), 41–42. <https://doi.org/10.1126/science.1201366>
- Castro-Luna, A. a., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 219–228. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2007\)9\[219:QPBADT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2007)9[219:QPBADT]2.0.CO;2)
- Centurión, D., Espinoza, J., Poot, J. E., & Cázares, J. G. (2003). *Cultura alimentaria tradicional de la región Sierra de Tabasco*. Villahermosa, Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143. Retrieved from <http://www.r-project.org>.
- Córdova, C. E., Jaramillo, J. L., Córdova, V., Carranza, I., & Morales, J. (2018). Estudios Sociales Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo regional. *Estudios Sociales: Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo Regional*, 52(28), 1–27. <https://doi.org/10.24836/es.v28i52.577>
- Correa, J., Castro, S., & Coy, J. (2014). Estado de la moniliasis del cacao causada por *Moniliophthora roreri* en Colombia. *Acta Agronómica*, 63(4), 388–399.
- Cosson, J.-F., Pons, J.-M., & Masson, D. (1999). Effects of forest fragmentation on

- frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 515–534. Retrieved from <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.1644/BWG-125>
- Costa, G. (2011). La inseguridad en América Latina ¿Cómo estamos? *Revista Brasileira de Segurança Pública*, 5(8), 6–37.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1198/016214502760047131>
- Dammert, L. (2009). Drogas Inseguridad en América Latina: Una Relación Compleja. *Nueva Sociedad*, 222, 112–131.
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Defries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., & Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 3(3), 178–181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Diario Oficial de la Federación. (2019). Reglas de Operación del Programa Apoyos para el Desarrollo Forestal Sustentable 2019. Retrieved from [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019)
- Díaz-José, O., Aguilar-Avila, J., Rendón-Medel, R., & Santoyo-Cortés, V. H. (2013). Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*, 40(2), 279–289. <https://doi.org/10.4067/S0718-16202013000200004>
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2009). Package “bipartite”. Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.



<https://doi.org/10.1002/sim.4177>>

Espinosa-García, J. A., Uresti-Gil, J., Vélez-Izquierdo, A., Moctezuma-López, G., Inurreta-Aguirre, H. D., & Góngora-González, S. F. (2015). Productividad y rentabilidad potencial del cacao ( *Theobroma cacao* L .) en el trópico mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6(5), 1015–1063.

FAO, F. and A. O. of the U. N. (2018). FAOSTAT. Retrieved from [www.fao.org/faostat/en/#data](http://www.fao.org/faostat/en/#data)

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 531–542.

<https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>

Faria, D., & Baumgarten, J. (2007). Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(2), 291–312. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-8346-5>

Faria, D., Laps, R. R., Baumgarten, J., & Cetra, M. (2006). Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia , Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 15, 587–612. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2089-1>

Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 57–74.

Galindo-González, J. (2007). Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. In G. Sánchez-Rojas & A. Rojas-Martínez (Eds.), *Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos* (Vol. 1, pp.

- 97–114). Hidalgo, México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Galindo-González, J., Vázquez-Domínguez, G., Saldaña-Vázquez, R. A., & Hernández-Montero, J. R. (2009). A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 205–209.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467409005859>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12(6), 561–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gobierno de México. (2019). Programa Sembrando Vida. Retrieved from <https://www.gob.mx/bienestar/acciones-y-programas/programa-sembrando-vida>
- Gonçalves, A., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 43–49. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1>
- Gorresen, P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688–697. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Griffith, B., & Youtie, B. A. (1988). Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover.pdf. *Wildlife Society Bulletin*, 16, 206–210.
- Guimarães, J. P. R., & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of

- nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U., & Carrillo, E. (2001). Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería En Las Américas*, 8, 7–11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 4–9.
- Harvey, C. A., & González, J. A. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv*, 16, 2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>
- Hernández, E., Hernández, J., Avedañi, C. H., López, G., Garrido, E. R., Romero, J., & Nava, C. (2015). Socioeconomic and parasitological factors that limits cocoa production in Chiapas , Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 33, 232–246.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2018). Package 'iNEXT'. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Ibarra, A. C., Arriaga-Weiss., S., & Estrada, A. (2001). Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalapa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 17(34), 101–112.
- INEGI. (2017). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Retrieved from [www3.inegi.org.mx/datos\\_geograficos](http://www3.inegi.org.mx/datos_geograficos)
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Wilig, M. R., & Racey, P. A. (2009). Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species*

- Research*, 8(1–2), 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal. Conceptos y aplicaciones* (pp. 17–41). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : An overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: Diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153(1–2), 319–333. <https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kim, Y., & Zangerling, B. (2016). *Mexico Urbanization Review. Managing Spatial Growth for Productive and Livable Cities in Mexico*. Washington, D.C.: International Bank for Reconstruction and Development / The World Bank. Retrieved from <http://elibrary.worldbank.org/doi/book/10.1596/978-1-4648-0916-3>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 46, 203–213. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2664.2007.0

- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., ... Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415), 290–293. <https://doi.org/10.1038/nature11318>
- Martín, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity: An International Journal on Biocomplexity in the Environment and Theoretical Ecology*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martins, A. C. M., Willig, M. R., Presley, S. J., & Marinho-Filho, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 391, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez, O. (2008). Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. México, D. F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3), 478–485.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks:

- Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6(2), 1–10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & Martinez, M. A. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131–140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611.  
<https://doi.org/10.1080/01496395.2011.625388>
- Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726.  
<https://doi.org/10.1111/j.>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Muñoz, D., Estrada, A., & Naranjo, E. (2005). Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology. *Universidad y Ciencia*, II (ns), 35–44.
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4), 573–590.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>

- Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122(1), 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013>
- Olea-Wagner, A. V., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D., & León-Paniagua, L. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 191–200. Retrieved from <http://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/#register:000027091:::331240>
- Olea Y Wagner, A. V., Lorenzo Monterrubio, C., Ramírez Marcial, N., León Paniagua, L., & Naranjo Piñera, E. J. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México, 49.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L., & Castro-Luna, A. A. (2015). Frugivorous bat diversity and composition in secondary forests of Tabasco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>
- Oporto, S., Hidalgo-Mihart, M. G., Collado-Torres, R. A., Castro-Luna, A. A., Gama-Campillo, L. M., & Arriaga-Weiss, S. L. (2019). Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico. *Agroforestry Systems*, 1–11.
- Pérez-De la Cruz, M., Sánchez-Soto, S., Ortiz-García, C. F., Zapata-Mata, R., &

- De la Cruz-Pérez, A. (2007). Diversity of Insects Captured by Weaver Spiders (Arachnida: Araneae) in the Cocoa Agroecosystem in Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 36(1), 90–101. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100011>
- Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R. E., & Brashares, J. S. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS*, 105(52), 20770–20775. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806080105>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Meneses, A., García-López, E., Obrador-Olán, J. J., Ruiz-Rosado, O., & Camacho-Chiu, W. (2013). Diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 29(3), 215–230.
- Ramírez González, S. I. (2008). La moniliasis un desafío para lograr la sostenibilidad del sistema cacao en México. *Tecnología En Marcha*, 21(1), 97–110.
- Ramos-Reyes, R., Palma-Lopez, D. J., Ortiz-Solorio, C. A., Ortiz-Garcia, C. F., & Díaz-Padilla, G. (2004). Change of Land Use by Means of Geographical Information Systems in a Cacao Region. *Terra Latinoamericana*, 22(3), 267–278.



- Ramos-Reyes, R., Sánchez-Hernández, R., & Gama-Campillo, L. M. (2016). Análisis de cambios de uso del suelo en el municipio costero de Comalcalco, Tabasco, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 3(8), 151–160.
- Rice, R. A., & Greenberg, R. (2000). Cacao Cultivation and the Conservation of Biological Diversity. *AMBIO*, 29(3), 167–173. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.3.167>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2111–2124. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9829-6>
- Schroth, G., & Harvey, C. A. (2007). Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2237–2244. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9195-1>
- Schulze, M. D., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1), 174. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0174:acotpb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0174:acotpb]2.0.co;2)
- Secretaría de Energía. (2018). Refinería permitirá generar hasta 135 mil empleos directos e indirectos. Retrieved from [https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín 92 - 9 diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ](https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín%2092%20diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ)

- Straube, F. C., & Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8, 150–152.
- Tudela, F. (1992). *La modernización forzada del tropic: el caso de Tabasco*. México, D. F.: Proyecto integrado del Golfo. CINVESTAV, IFIAS, UNRISD.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- USGS. (2017). EarthExplorer. Retrieved from <https://earthexplorer.usgs.gov/>
- Valenzuela-Córdova, B., Mata-Zayas, E. E., Pacheco-Figueroa, C. J., Chávez-Gordillo, E. J., Díaz-López, H. M., Gama Campillo, L. M., & Valdez-Leal, J. D. D. (2015). Ecotourism potencial of the cacao (*Theobroma cacao* L.) farming ecosystem with black howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray) in La chontalpa, Tabasco. *Agroproductividad*, 8(5), 3–10.
- Van Bael, S. A., Bichier, P., Ochoa, I., & Greenberg, R. (2007). Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2245–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9193-3>
- Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Verea, C., & Solórzano, A. (2005). Avifauna asociada al sotobosque de un plantación de cacao del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 16(1), 1–14.
- Vleut, I., Galindo-González, J., de Boer, W. F., Levy-Tacher, S. I., & Vazquez, L. B.

(2015). Niche differentiation and its relationship with food abundance and vegetation complexity in four frugivorous bat species in Southern Mexico.

*Biotropica*, 47(5), 606–615. <https://doi.org/10.1111/btp.12238>

Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G., & Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification : Meeting the Ecological Challenges of Agricultural Change.

*Journal of Applied Ecology*, 40, 984–993.

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>

Zequeira-Larios, C. (2014). *La producción de cacao (Theobroma cacao) en México: Tabasco, estudio de caso*. Universidad Veracruzana.

## Lista de cuadros

1.-Valores promedio de variables locales y de paisaje de ocho agrosistemas de cacao en la Chontalpa, Tabasco. Abreviaturas: Altura de dosel (AD), cobertura de dosel (CD), cobertura sotobosque (CS), área del agrosistema (AA), distancia al centro urbano (DU) y el porcentaje de agrosistemas de cacao (PC)

2.-Parámetros de las redes de redes de interacciones murciélago-planta en ocho agrosistemas de cacao en la Chontalpa, Tabasco. Abreviaturas: tamaño de la red (Tr), riqueza de murciélagos (Rm), riqueza de plantas (Rp), NODF, significancia de NODF (P), diversidad de Shannon (H'), conectancia (Co), grado de especialización (H2), robustez de murciélagos (RoM) y robustez de plantas (RoP)

3.-Modelos parsimoniosos para las variables de respuesta Tamaño de la red (Tr), NODF, Significancia de NODF (P), Diversidad de Shannon (H'), conectancia (Co), grado de especialización (H2), robustez de murciélagos (RoM) y robustez de plantas (RoP), usando las variables locales: Altura de dosel (AD), cobertura de dosel (CD), cobertura sotobosque (CS); y de paisaje: área del agrosistema (AA), distancia al centro urbano (DU) y el porcentaje de agrosistemas de cacao (PC) como predictoras. D.R.= Devianza residual, G.L.= Grados de libertad, D.E.= Devianza explicada.

<b>Sitio</b>	<b>AD (m)</b>	<b>CD (%)</b>	<b>CS (%)</b>	<b>AA (ha)</b>	<b>DU (km)</b>	<b>PC (%)</b>
<b>Benito Juárez</b>	16.5	88.02	47.08	9.9	7274	21.92
<b>Cúlico</b>	16.5	93.75	8.96	4.1	6645	27.2
<b>DAMC</b>	19.81	95.31	11.04	32.5	1667	35.22
<b>Finca Cholula</b>	20.29	93.76	11.56	10.5	173	30.3
<b>Iquinuapa</b>	17.28	81.69	29.38	4.8	3647	29.78
<b>Miguel Hidalgo</b>	12.21	81.25	40.42	1.5	8227	31.94
<b>Rancho La Roca</b>	15.44	82.44	14.79	4.4	740	14.37
<b>Tierras Peliadas</b>	17.91	75.52	23.85	2.9	1678	3.9

	Tr	Rm	Rp	NODF	P	H'	Co	H2	RoM	RoP
<b>General</b>	371	10	27	27.87	0	3.34	0.26	0.30	0.69	0.81
<b>Benito Juárez</b>	36	3	8	42.81	0.91	1.97	0.46	0.50	0.59	0.81
<b>Cúlico</b>	42	4	9	35.64	0.62	2.28	0.36	0.37	0.57	0.75
<b>DAMC</b>	116	8	14	34.35	0	3.01	0.32	0.31	0.69	0.79
<b>Finca Cholula</b>	38	5	14	26.44	0.83	2.54	0.26	0.47	0.55	0.78
<b>Iquinuapa</b>	33	3	6	51.86	0.63	1.98	0.56	0.18	0.63	0.83
<b>Miguel Hidalgo</b>	36	7	14	26.15	0.39	3.00	0.24	0.44	0.62	0.71
<b>Rancho La Roca</b>	46	5	13	28.42	0.87	2.29	0.28	0.47	0.56	0.75
<b>Tierras Peliadas</b>	24	3	10	43.27	0.55	2.38	0.47	0.34	0.57	0.86

Variable de respuesta	Familia	Nivel	Variable explicativa	p
TR	Quasipoisson	Local	Cobertura de dosel	0.028
<i>D.R.=53.10</i>	<i>G.L.=6</i>	<i>D.E.=0.46</i>		
TR	Quasipoisson	Paisaje	Área de la plantación	<0.001
<i>D.R.=11.09</i>	<i>G.L.=6</i>	<i>D.E.=0.89</i>		
P	Gaussian	Local	No significativas	
P	Gaussian	Paisaje	No significativas	
H'	Gaussian	Local	No significativas	
H'	Gaussian	Paisaje	No significativas	
Co	Gaussian	Local	No significativas	
Co	Gaussian	Paisaje	No significativas	
H2	Gaussian	Local	No significativas	
H2	Gaussian	Paisaje	No significativas	
RoM	Gaussian	Local	No significativas	
RoM	Gaussian	Paisaje	Área de la plantación	0.022
<i>D.R.=0.008</i>	<i>G.L.=6</i>	<i>D.E.=0.50</i>		
RoP	Gaussian	Local	Altura de dosel	0.001
			Cobertura de dosel	<0.001
			Cobertura de sotobosque	<0.05
<i>D.R.=0.002</i>	<i>G.L.=4</i>	<i>D.E.=0.88</i>		
RoP	Gaussian	Paisaje	No significativas	

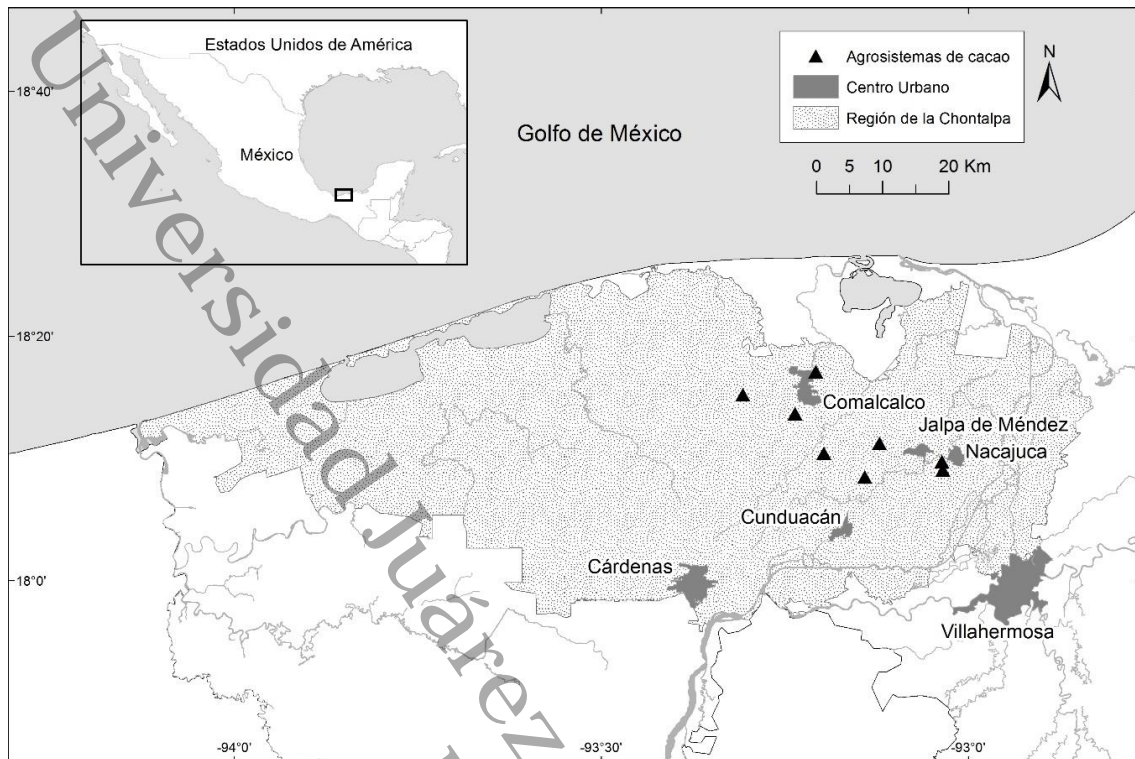
## Lista de figuras

Figura 1. Agrosistemas de cacao donde se registraron las interacciones murciélago-planta, en la región de la Chontalpa, al sureste de México

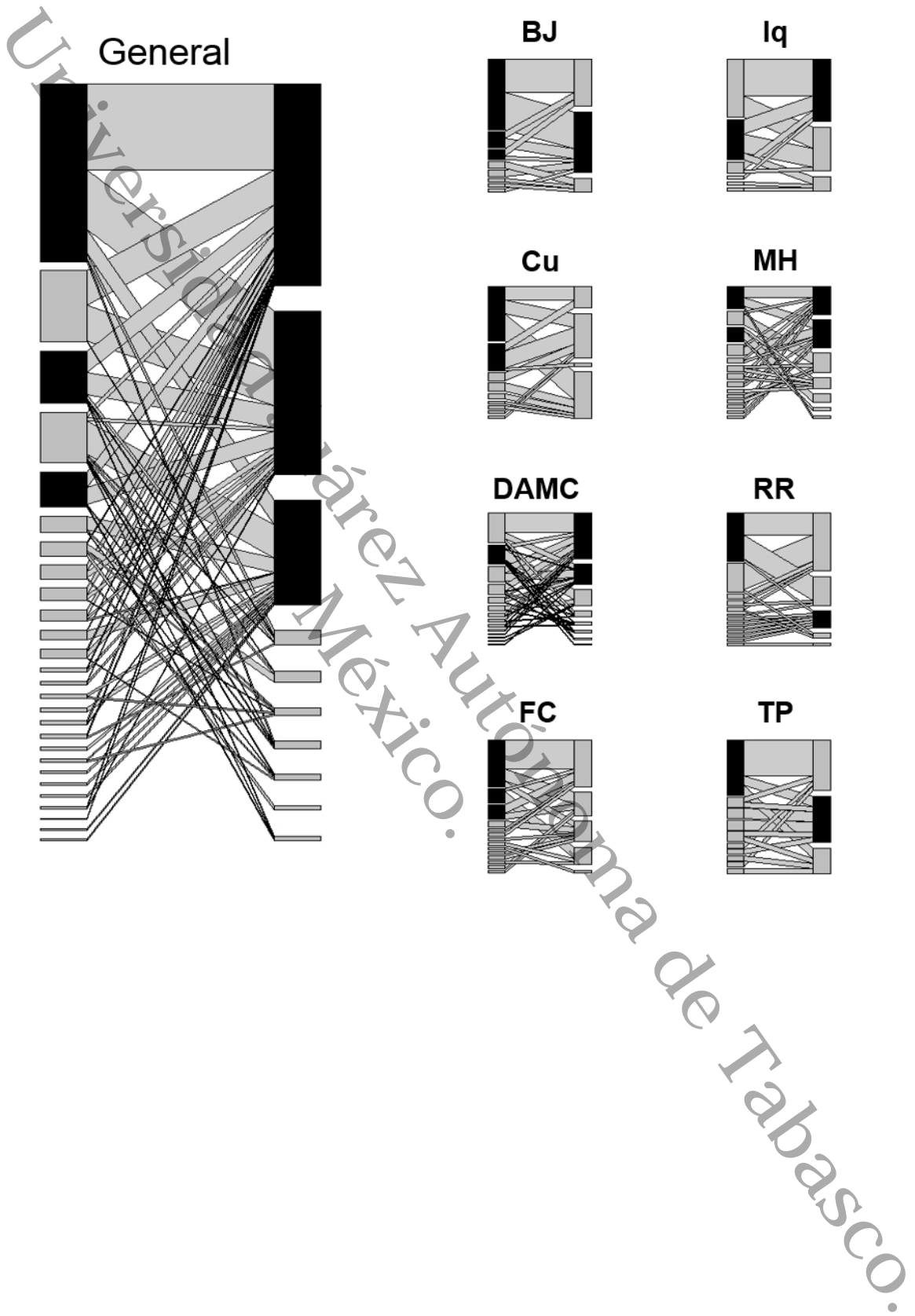
Figura 2. Gráficas de redes de interacciones general y por agrosistema de cacao. A la izquierda de cada red se muestran las especies de planta y a la derecha las especies de murciélagos, el tamaño de las cajas y los enlaces están ponderados por el grado. En color negro se resaltan las especies centrales determinadas por el método de Dáttilo et al. (2013). Abreviaturas: Benito Juárez (BJ), Cúlico (Cu), División Académica Multidisciplinaria de Comalcalco (DAMC), Finca Cholula (FC), Miguel Hidalgo (MH), Rancho La Roca (RR) y Tierras Peliadas (TP).

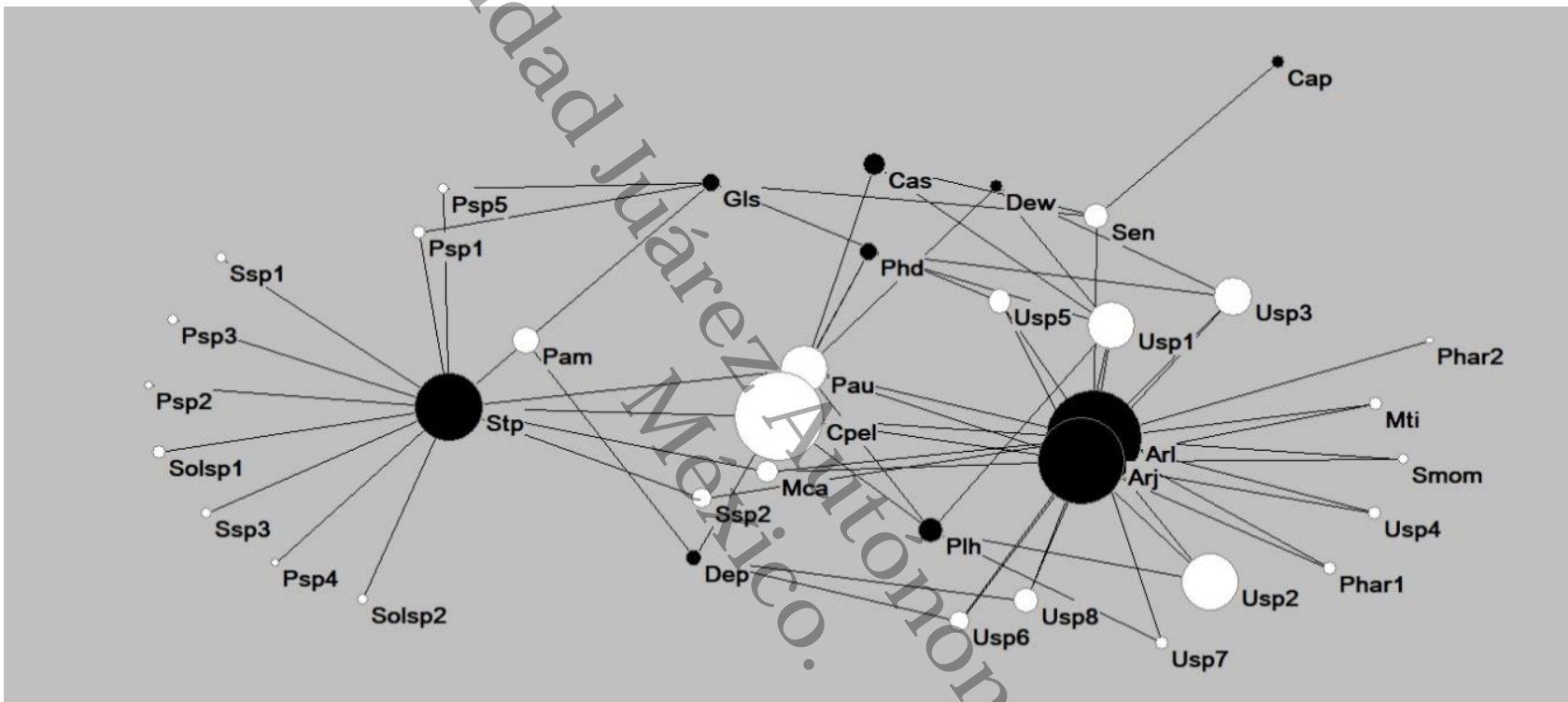
Figura 3. Gráfica de interacciones generada con el algoritmo de Kamada-Kawai. El tamaño de los nodos es una ponderación de los grados por especie. Los círculos negros indican las especies de murciélagos frugívoros y los círculos blancos las especies de plantas.





Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.





## DISCUSIÓN GENERAL

La superficie de agrosistemas de cacao en la Chontalpa ha decrecido considerablemente desde principios de siglo. Esta tendencia ha sido atribuida a la expansión de la moniliasis (obs.pers.). Sin embargo, la magnitud del cambio de uso en relativamente poco tiempo es el resultado de un cúmulo de factores sociales, económicos y ambientales. Aquí comprobé que la distancia a los centros urbanos y el tipo de tenencia de la tierra influyeron sobre el cambio de uso de los agrosistemas de cacao. Pero también se han reportado cambios en las actividades económicas, la escolaridad de la población en edad de trabajar e incluso en los usos y costumbre como resultado de la globalización (ver Zequeira-Larios 2014), que pueden influir sobre la continuidad de los agrosistemas de cacao.

Los factores que han llevado a la caída de casi el 50% de la superficie plantada con cacao no son exclusivos de esta región. En el resto de la distribución del cacao desde México y en general en América Latina existen condiciones socioeconómicas similares e incluso más adversas (Costa, 2011). En gran parte de Latinoamérica existe una descomposición social, un clima de violencia y bajos recursos económicos (ver Dammert 2009; Costa 2011). En este panorama, es inviable para muchos productores dedicar grandes esfuerzos económicos y en mano de obra para contrarrestar las altas pérdidas ocasionadas por la moniliasis. Además, como se discute en el capítulo uno sobre el caso de La Chontalpa, la distribución de los apoyos económicos puede incentivar cambios a otras actividades productivas, específicamente hacia la ganadería, a donde se destinan montos considerablemente más altos. Aunado a esto el interés de las nuevas generaciones

por mudarse a las ciudades y desarrollar otro tipo de actividades económicas (ver Zequeira-Larios 2014; Kim and Zangerling 2016), dan como resultado, la alta tasa de cambio que hemos reportado.

Los cambios de agrosistemas de cacao a pastizales para ganadería implican una gran pérdida de la cobertura forestal en la Chontalpa, con los consecuentes efectos ambientales que esto implica. Lo anterior sumado a los cambios en las estructuras de los cacaotales por el manejo contra la moniliasis ocasionan cambios en los sistemas naturales. En la Chontalpa, tanto el ensamblaje de murciélagos como las redes de interacciones de estos con las plantas son sensibles a las condiciones ambientales.

A nivel local, las diferencias en las variables del dosel influyeron sobre la abundancia y riqueza de murciélagos, el tamaño de las redes de interacciones y la robustez de las plantas. Esto denota la importancia de este estrato para los murciélagos y los procesos ecológicos en los que participan. Como se ha mencionado, los murciélagos obtienen del dosel recursos alimentarios (Faria et al., 2006). En los agrosistemas con mayor cobertura de dosel los murciélagos fueron más abundantes y con mayor riqueza, las redes fueron más grandes y las plantas más robustas (con menor riesgo ante la desaparición de una especie de murciélagos en la red).

Considerando la importancia del dosel en estos parámetros, la alternativa de reducirlo para contrarrestar los efectos de la moniliasis, puede ocasionar la disminución en la riqueza y abundancia de los ensamblajes de murciélagos frugívoros, la disminución en el tamaño de las redes de murciélagos y plantas, y aumentar el riesgo de extinción de las plantas en estas redes.

El sotobosque es otro estrato arbóreo que se afecta con la producción de cacao. El sotobosque tiende a ser menos diverso y abundante en plantas en comparación con ambientes sin plantaciones (Verea & Solórzano, 2005). Esto se debe al mantenimiento de las plantaciones que incluye la reducción o eliminación del sotobosque para facilitar el acceso a las plantas (Van Bael, Bichier, Ochoa, & Greenberg, 2007). A pesar de la perturbación, se ha reportado que el sotobosque de agrosistemas de cacao puede ser aprovechado por la fauna silvestre (Verea & Solórzano, 2005). En La Chontalpa este estrato también es importante para los murciélagos frugívoros y sus interacciones con las plantas. Mis resultados muestran que en niveles más altos de la cobertura de sotobosque se registra una mayor riqueza de murciélagos y robustez de las plantas en las redes de interacciones.

Por lo anterior, mantener el sotobosque podría ser una alternativa para que los agrosistemas de cacao mantengan una mayor riqueza de murciélagos y redes de interacciones con menor riesgo ante eventos de extinción local. Sin embargo, esta propuesta estaría condicionada con la determinación de que esta acción no influya sobre la productividad de las plantas de cacao. De lo contrario sería necesario buscar el umbral de cobertura de sotobosque que beneficie para la conservación de los murciélagos frugívoros y las plantas.

A nivel de paisaje, el tamaño de los agrosistemas de cacao afectó positivamente la abundancia de los murciélagos frugívoros, el tamaño de las redes de interacciones y la robustez de los murciélagos (la capacidad de resistir las extinciones locales de especies de plantas). Esto se lo he atribuido a que una mayor superficie de cacao representa una mayor cantidad de recursos para los murciélagos y las plantas, por lo que la capacidad de carga de agrosistemas de cacao más grandes es mayor,

soportando una mayor cantidad de murciélagos, aumentando el número de interacciones de murciélagos con las plantas. Esto mismo sucede con el efecto del porcentaje del área muestreada ocupada por agrosistemas de cacao sobre la abundancia y diversidad de murciélagos. Ya que un mayor porcentaje significa una mayor superficie plantada con cacao, lo que a su vez implica mayor cantidad y variedad de recursos para los murciélagos frugívoros.

En el caso de la robustez, se ha demostrado que una abundancia mayor de las especies dominantes puede aumentar la robustez en las redes (Barbosa, Fernandes, Lewis, & Morris, 2017). Esto puede explicar que la robustez de los murciélagos sea mayor en los ambientes en los que la abundancia es más alta, debido al aumento las especies dominantes presentaron valores de abundancia considerablemente más altos en los agrosistemas con mayor tamaño.

Las especies *Artibeus lituratus* y *A. jamaicensis* fueron las dominantes en agrosistemas de pequeño y gran tamaño en este estudio. Esto se debe a que estas especies son resistentes a la perturbación de su hábitat y a pesar de ser de tamaño relativamente grande, se ha descrito que pueden satisfacer sus requerimientos en fragmentos pequeños (Schulze, Seavy, & Whitacre, 2000). Sin embargo, otras especies no tienen tanto éxito en ambientes con alto grado de perturbación como los de la Chontalpa. Por ejemplo, la presencia y abundancia de algunas especies como *Centurio senex*, *Uroderma bilobatum* fue muy baja.

Lo descrito en este estudio es el resultado de un conjunto de factores y un historial de perturbación específico. Sin embargo, puede ser una muestra de la situación que prevalece en el neotrópico. Los murciélagos han sido usados en muchos estudios como modelos para medir el estado de los ecosistemas (Schulze et al., 2000)

porque son abundantes y diversos. A pesar de que pueden desplazarse entre fragmentos para satisfacer sus requerimientos (Schulze et al., 2000), en este estudio nos permitieron observar los efectos de la perturbación en sus ensamblajes. Por lo tanto, es importante considerar que hay grupos de organismos que no son tan exitosos, que pueden ser afectados en mayor grado, y estar en situaciones críticas ante los altos niveles de perturbación en la Chontalpa y en general en el Neotrópico.

Los agrosistemas de sombra son considerados importantes para mantener la biodiversidad local. Pero en este estudio queda demostrado que el papel de los agrosistemas para la conservación depende de la calidad de los mismos. Como suele suceder, hace falta estudiar más este tema. Sin embargo, con los conocimientos actuales es suficiente para establecer que los agrosistemas de cacao en la Chontalpa son importantes para la diversidad de murciélagos frugívoros y las plantas con las que interactúan. También se puede establecer que la reducción de cacao desde principios de siglo ha sido considerablemente alta, lo que pone en riesgo a la biodiversidad que en ellos habita y los servicios ambientales que nos proveen.

Actualmente, las políticas de desarrollo en México parecen estar considerando alternativas ambientales. Ahora se están implementando programas como sembrando vida, en el que se busca recuperar la cobertura forestal de grandes extensiones del sureste del país (Gobierno de México, 2019), así como la sostenibilidad en la región mediante la siembra de árboles maderables y frutales que a la larga pueden proveer recursos económicos para los productores (Diario Oficial de la Federación, 2019). Los agrosistemas de sombra como los cacaotales,



pueden ser alternativas sostenibles que generen recursos económicos y mantengan la diversidad biológica en la región.

También es importante considerar que muy cerca de la Chontalpa se construye actualmente la Refinería Dos Bocas. Este proyecto tiene como uno de sus objetivos el desarrollo regional mediante la generación de empleos (Secretaría de Energía, 2018). Desde el punto de vista ambiental, las alternativas de empleo generadas con este proyecto pueden seguir incentivando el abandono del campo en la búsqueda de otro tipo de actividades económicas. Es importante tener esto en consideración para generar los incentivos en el campo en la búsqueda de mantener la sostenibilidad alimentaria y recursos naturales.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., Dwi Putra, D., Waltert, M., & Tschardt, T. (2008). The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International*, 18(4), 349–362. <https://doi.org/10.1017/S0959270908007570>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>
- Arizmendi, M. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L., & Lira, R. (2016). Hummingbird Conservation in Mexico: The Natural Protected Areas System. *Natural Areas Journal*, 36(4), 366–376. <https://doi.org/10.3375/043.036.0404>
- Barbosa, M., Fernandes, G. W., Lewis, O. T., & Morris, R. J. (2017). Experimentally reducing species abundance indirectly affects food web structure and robustness. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 327–336. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12626>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic network. *PNAS*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D., & Somarriba, E. (1998). Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38, 139–164.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., & Kunz, T. H. (2011). Economic importance of bats in agriculture (Supplementary material). *Science*,

- 332(6025), 41–42. <https://doi.org/10.1126/science.1201366>
- Castro-Luna, A. a., Sosa, V. J., & Castillo-Campos, G. (2007). Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 219–228. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2007\)9\[219:QPBADT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2007)9[219:QPBADT]2.0.CO;2)
- Centurión, D., Espinoza, J., Poot, J. E., & Cázares, J. G. (2003). *Cultura alimentaria tradicional de la región Sierra de Tabasco*. Villahermosa, Tabasco, México: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143. Retrieved from <http://www.r-project.org>.
- Córdova, C. E., Jaramillo, J. L., Córdova, V., Carranza, I., & Morales, J. (2018). Estudios Sociales Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo regional. *Estudios Sociales: Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo Regional*, 52(28), 1–27. <https://doi.org/10.24836/es.v28i52.577>
- Correa, J., Castro, S., & Coy, J. (2014). Estado de la moniliasis del cacao causada por *Moniliophthora roreri* en Colombia. *Acta Agronómica*, 63(4), 388–399.
- Cosson, J.-F., Pons, J.-M., & Masson, D. (1999). Effects of forest fragmentation on

- frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 515–534. Retrieved from <https://academic.oup.com/jmammal/article-lookup/doi/10.1644/BWG-125>
- Costa, G. (2011). La inseguridad en América Latina ¿Cómo estamos? *Revista Brasileira de Segurança Pública*, 5(8), 6–37.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1198/016214502760047131>
- Dammert, L. (2009). Drogas Inseguridad en América Latina: Una Relación Compleja. *Nueva Sociedad*, 222, 112–131.
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122(11), 1643–1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Defries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., & Hansen, M. (2010). Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nature Geoscience*, 3(3), 178–181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Diario Oficial de la Federación. (2019). Reglas de Operación del Programa Apoyos para el Desarrollo Forestal Sustentable 2019. Retrieved from [http://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019](http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5551178&fecha=26/02/2019)
- Díaz-José, O., Aguilar-Avila, J., Rendón-Medel, R., & Santoyo-Cortés, V. H. (2013). Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*, 40(2), 279–289. <https://doi.org/10.4067/S0718-16202013000200004>
- Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2009). Package “bipartite”. Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices.

<https://doi.org/10.1002/sim.4177>>

Espinosa-García, J. A., Uresti-Gil, J., Vélez-Izquierdo, A., Moctezuma-López, G., Inurreta-Aguirre, H. D., & Góngora-González, S. F. (2015). Productividad y rentabilidad potencial del cacao ( *Theobroma cacao* L .) en el trópico mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6(5), 1015–1063.

FAO, F. and A. O. of the U. N. (2018). FAOSTAT. Retrieved from [www.fao.org/faostat/en/#data](http://www.fao.org/faostat/en/#data)

Faria, D. (2006). Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 531–542.

<https://doi.org/10.1017/S0266467406003385>

Faria, D., & Baumgarten, J. (2007). Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(2), 291–312. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-8346-5>

Faria, D., Laps, R. R., Baumgarten, J., & Cetra, M. (2006). Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia , Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 15, 587–612. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2089-1>

Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73, 57–74.

Galindo-González, J. (2007). Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. In G. Sánchez-Rojas & A. Rojas-Martínez (Eds.), *Tópicos en Sistemática, Biogeografía, Ecología y Conservación de Mamíferos* (Vol. 1, pp.

- 97–114). Hidalgo, México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Galindo-González, J., Vázquez-Domínguez, G., Saldaña-Vázquez, R. A., & Hernández-Montero, J. R. (2009). A more efficient technique to collect seeds dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 205–209.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467409005859>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12(6), 561–582.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gobierno de México. (2019). Programa Sembrando Vida. Retrieved from <https://www.gob.mx/bienestar/acciones-y-programas/programa-sembrando-vida>
- Gonçalves, A., Gaona, O., & Medellín, R. A. (2008). Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 43–49. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1>
- Gorresen, P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape Responses of Bats To Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688–697. <https://doi.org/10.1644/BWG-125>
- Griffith, B., & Youtie, B. A. (1988). Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover.pdf. *Wildlife Society Bulletin*, 16, 206–210.
- Guimarães, J. P. R., & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of

- nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U., & Carrillo, E. (2001). Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería En Las Américas*, 8, 7–11.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 4–9.
- Harvey, C. A., & González, J. A. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv*, 16, 2257–2292. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9194-2>
- Hernández, E., Hernández, J., Avedaño, C. H., López, G., Garrido, E. R., Romero, J., & Nava, C. (2015). Socioeconomic and parasitological factors that limits cocoa production in Chiapas , Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 33, 232–246.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2018). Package 'iNEXT'. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- Ibarra, A. C., Arriaga-Weiss., S., & Estrada, A. (2001). Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalapa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 17(34), 101–112.
- INEGI. (2017). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Retrieved from [www3.inegi.org.mx/datos\\_geograficos](http://www3.inegi.org.mx/datos_geograficos)
- Jones, G., Jacobs, D. S., Kunz, T. H., Wilig, M. R., & Racey, P. A. (2009). Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species*

- Research*, 8(1–2), 93–115. <https://doi.org/10.3354/esr00182>
- Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal. Conceptos y aplicaciones* (pp. 17–41). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits : An overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Kalko, E. K. V., & Handley, C. O. (2001). Neotropical bats in the canopy: Diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153(1–2), 319–333. <https://doi.org/10.1023/A:1017590007861>
- Kim, Y., & Zangerling, B. (2016). *Mexico Urbanization Review. Managing Spatial Growth for Productive and Livable Cities in Mexico*. Washington, D.C.: International Bank for Reconstruction and Development / The World Bank. Retrieved from <http://elibrary.worldbank.org/doi/book/10.1596/978-1-4648-0916-3>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klingbeil, B. T., & Willig, M. R. (2009). Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 46, 203–213. <https://doi.org/10.1111/j.1365->



2664.2007.0

- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobo, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Rendeiro, J., Kalka, M., Bradshaw, C. J. A., Sloan, S. P., ... Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489(7415), 290–293. <https://doi.org/10.1038/nature11318>
- Martín, A. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity: An International Journal on Biocomplexity in the Environment and Theoretical Ecology*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Martins, A. C. M., Willig, M. R., Presley, S. J., & Marinho-Filho, J. (2017). Effects of forest height and vertical complexity on abundance and biodiversity of bats in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 391, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.039>
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez, O. (2008). Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. México, D. F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellin, R. A., & Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3), 478–485.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks:

- Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6(2), 1–10.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & Martinez, M. A. (2011). The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131–140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611.  
<https://doi.org/10.1080/01496395.2011.625388>
- Meyer, C. F. J., & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726.  
<https://doi.org/10.1111/j.>
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Muñoz, D., Estrada, A., & Naranjo, E. (2005). Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology. *Universidad y Ciencia*, II (ns), 35–44.
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4), 573–590.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00026.x>

- Numa, C., Verdú, J. R., & Sánchez-Palomino, P. (2005). Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation*, 122(1), 151–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.013>
- Olea-Wagner, A. V., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D., & León-Paniagua, L. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 191–200. Retrieved from <http://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/#register:000027091:::331240>
- Olea Y Wagner, A. V., Lorenzo Monterrubio, C., Ramírez Marcial, N., León Paniagua, L., & Naranjo Piñera, E. J. (2005). Diversidad de frutos y vuelo de forrajeo en tres especies de murciélagos (Chiroptera: phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México, 49.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L., & Castro-Luna, A. A. (2015). Frugivorous bat diversity and composition in secondary forests of Tabasco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>
- Oporto, S., Hidalgo-Mihart, M. G., Collado-Torres, R. A., Castro-Luna, A. A., Gama-Campillo, L. M., & Arriaga-Weiss, S. L. (2019). Effects of land tenure and urbanization on the change of land use of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems in southeast Mexico. *Agroforestry Systems*, 1–11.
- Pérez-De la Cruz, M., Sánchez-Soto, S., Ortiz-García, C. F., Zapata-Mata, R., &

- De la Cruz-Pérez, A. (2007). Diversity of Insects Captured by Weaver Spiders (Arachnida: Araneae) in the Cocoa Agroecosystem in Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 36(1), 90–101. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100011>
- Prugh, L. R., Hodges, K. E., Sinclair, A. R. E., & Brashares, J. S. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS*, 105(52), 20770–20775. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806080105>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Meneses, A., García-López, E., Obrador-Olán, J. J., Ruiz-Rosado, O., & Camacho-Chiu, W. (2013). Diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en Cárdenas, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 29(3), 215–230.
- Ramírez González, S. I. (2008). La moniliasis un desafío para lograr la sostenibilidad del sistema cacao en México. *Tecnología En Marcha*, 21(1), 97–110.
- Ramos-Reyes, R., Palma-Lopez, D. J., Ortiz-Solorio, C. A., Ortiz-Garcia, C. F., & Díaz-Padilla, G. (2004). Change of Land Use by Means of Geographical Information Systems in a Cacao Region. *Terra Latinoamericana*, 22(3), 267–278.

- Ramos-Reyes, R., Sánchez-Hernández, R., & Gama-Campillo, L. M. (2016). Análisis de cambios de uso del suelo en el municipio costero de Comalcalco, Tabasco, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 3(8), 151–160.
- Rice, R. A., & Greenberg, R. (2000). Cacao Cultivation and the Conservation of Biological Diversity. *AMBIO*, 29(3), 167–173. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.3.167>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R., & López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2111–2124. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9829-6>
- Schroth, G., & Harvey, C. A. (2007). Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2237–2244. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9195-1>
- Schulze, M. D., Seavy, N. E., & Whitacre, D. F. (2000). A Comparison of the Phyllostomid Bat Assemblages in Undisturbed Neotropical Forest and in Forest Fragments of a Slash-and-Burn Farming Mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*, 32(1), 174. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0174:acotpb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0174:acotpb]2.0.co;2)
- Secretaría de Energía. (2018). Refinería permitirá generar hasta 135 mil empleos directos e indirectos. Retrieved from [https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín 92 - 9 diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ](https://dosbocas.energia.gob.mx/Documentos/Boletín%2092%20diciembre.pdf?fbclid=IwAR2Ed0UyJeo-wHNIV9AIDBhSpzcUTEt-084h8gbBFMsZnArk3av-B4fwAKQ)

- Straube, F. C., & Bianconi, G. V. (2002). Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical*, 8, 150–152.
- Tudela, F. (1992). *La modernización forzada del tropic: el caso de Tabasco*. México, D. F.: Proyecto integrado del Golfo. CINVESTAV, IFIAS, UNRISD.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- USGS. (2017). EarthExplorer. Retrieved from <https://earthexplorer.usgs.gov/>
- Valenzuela-Córdova, B., Mata-Zayas, E. E., Pacheco-Figueroa, C. J., Chávez-Gordillo, E. J., Díaz-López, H. M., Gama Campillo, L. M., & Valdez-Leal, J. D. D. (2015). Ecotourism potencial of the cacao (*Theobroma cacao* L.)farming ecosystem with black howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray) in La chontalpa, Tabasco. *Agroproductividad*, 8(5), 3–10.
- Van Bael, S. A., Bichier, P., Ochoa, I., & Greenberg, R. (2007). Bird diversity in cacao farms and forest fragments of western Panama. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2245–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9193-3>
- Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>
- Verea, C., & Solórzano, A. (2005). Avifauna asociada al sotobosque de un plantación de cacao del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 16(1), 1–14.
- Vleut, I., Galindo-González, J., de Boer, W. F., Levy-Tacher, S. I., & Vazquez, L. B.

(2015). Niche differentiation and its relationship with food abundance and vegetation complexity in four frugivorous bat species in Southern Mexico.

*Biotropica*, 47(5), 606–615. <https://doi.org/10.1111/btp.12238>

Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G., & Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification : Meeting the Ecological Challenges of Agricultural Change.

*Journal of Applied Ecology*, 40, 984–993.

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>

Zequeira-Larios, C. (2014). *La producción de cacao (Theobroma cacao) en México: Tabasco, estudio de caso*. Universidad Veracruzana.