



Artículo

Composición de entomofauna presente en cinco sistemas de producción de cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae) y su relación con variables ambientales

Composition of entomofauna present in five cocoa production systems (*Theobroma cacao*, Malvaceae) and its relationship with environmental variables

**Thalia Flores-Choquehuanca ^{1*}, Yamil Maidana-Tuco ², Indyra Lafuente Cartagena ³
& Leslie Zegada Herbas ⁴**

¹Carrera de Ingeniería Agronómica, Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, c/Landaeta, esq. Héroes del Acre, La Paz, Bolivia

²Carrera de Biología, Facultad de Ciencias Puras, Universidad Mayor de San Andrés, c/27 Cota Cota, s/n, La Paz, Bolivia

³Asociación Boliviana para la Investigación y Conservación de Ecosistemas Andino-Amazónicos, Av. José María Aguirre, La Paz, Bolivia

⁴Salud Sexual-Salud Reproductiva, Calle 9 #7806 esq. Clemente Inofuente, Calacoto, s, La Paz, Bolivia

*Autor de correspondencia: thalflores27@gmail.com

Resumen

Las condiciones ambientales ofrecidas por los diferentes sistemas de producción de cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae) podrían determinar la diversidad de la entomofauna que albergan. Se evaluó la abundancia, riqueza, dominancia y el índice de diversidad de entomofauna presente en seis tratamientos: barbecho, agroforestal sucesional, agroforestal orgánico, agroforestal convencional, monocultivo convencional y monocultivo orgánico, en cacao producido en Alto Beni, La Paz, Bolivia. Así también se evaluó la relación de esta entomofauna con las variables ambientales de cada caso. La colecta de muestras se realizó en dos variedades de cacao (IIa22 y TSH-565) con el método de muestreo *pan traps* de tres colores. Como resultado se capturó doce ordenes de insectos siendo los más representativos Hemiptera, Diptera, Hymenoptera y Coleoptera. La variedad de cacao no mostró significancia en la composición de entomofauna, en cambio el tratamiento sí tuvo un efecto con la abundancia, pero no con la riqueza, dominancia e índice de diversidad. Ninguna de las variables ambientales estuvo relacionada con la abundancia, sin embargo, la riqueza tuvo una relación positiva con el porcentaje de flores abiertas, de igual modo tanto la dominancia como el índice de diversidad mostraron una relación negativa con el porcentaje de frutos en descomposición. Y la variable índice de iluminación de copa (Categoría 3) mostró una relación negativa con el índice de diversidad. Este estudio muestra que el tipo de tratamiento influye en la dinámica de poblaciones de la entomofauna según los recursos disponibles, por tanto, comprender estas dinámicas podría favorecer a un mejor manejo del cultivo.

Palabras clave : Cacao, Cultivo, Diversidad, Entomofauna, *pan traps*.

Abstract

The environmental conditions offered by the different cocoa (*Theobroma cacao*, Malvaceae) production systems could determine the diversity of the entomofauna they host. The abundance, richness, dominance and diversity index of entomofauna present in six treatments were evaluated: fallow, successional agroforestry, organic agroforestry, conventional agroforestry, conventional monoculture and organic monoculture, in cocoa produced in Alto Beni, La Paz, Bolivia. Thus, the relationship of this entomofauna with the environmental variables of each case was also evaluated. Sample collection was carried out in two varieties of cocoa (IIa22 and TSH-565) with the three-color pan trap sampling method. As a result, twelve orders of insects were captured, the most representative being Hemiptera, Diptera, Hymenoptera and Coleoptera. The variety of cocoa did not show significance in the composition of the entomofauna, however the treatment did have an effect with the abundance, but not with the richness, dominance and diversity index. None of the environmental variables was related to abundance, however, richness had a positive relationship with the percentage of open flowers, likewise both dominance and the diversity index showed a negative relationship with the percentage of decomposing fruits. And the canopy illumination index variable (Category 3) showed a negative relationship with the diversity index. This study shows that the type of treatment influences the population dynamics of the entomofauna according to the available resources, therefore, understanding these dynamics could favor better management of the crop.

Key words: Cacao, Crop, Diversity, Insect fauna, *pan traps*.

Introducción

El cacao (*Theobroma cacao*) se originó hace millones de años al este de los Andes, siendo la especie más conocida de las 22 especies del género *Theobroma*, Malvaceae, (IICA 2017). Las técnicas de producción de cacao pueden variar desde monocultivos a sistemas agroforestales sucesionales o dinámicos, siendo este último una alternativa al aprovechamiento de la biodiversidad y la conservación del medio ambiente (Landeros-Sánchez *et al.* 2011). Sistemas de agricultura poco intensivos como este pueden presentar una estructura heterogénea con diferentes estratos que pueden modificar la dinámica de viento, humedad, temperatura y radiación solar de la plantación (Jennings *et al.* 1999, Indriati *et al.* 2020). De esta manera, forman hábitats con microclimas aptos para albergar diferentes especies de vida silvestre (Naoki *et al.* 2017, Limachi *et al.* 2018, Picucci 2020).

El cacao es una especie perenne con flores hermafroditas que presentan una estructura compleja, limitando su polinización hacia un grupo de insectos de tamaño reducido, pues las anteras de la flor se encuentran recubiertas por una capsula formada por los pétalos (cogulla) (Bravo *et al.* 2010). Esto se hace más relevante sabiendo que la mayoría de las variedades de cacao tienden a ser autoincompatibles, lo que hace que su polinización sea de tipo cruzada y estrictamente entomófila (Frimpong *et al.* 2009, Adjaloo & Oduro 2013).

Las plantas de cacao prosperan mejor bajo sombra (ya sea por los requerimientos térmicos o lumínicos) y dependen de su regulación por medio de árboles acompañantes y podas (Bravo *et al.* 2010). Sin embargo, un manejo inadecuado en la densidad de plantas de dosel (maderables y frutales) puede influenciar en la presencia de hojarasca, suelo desnudo, frutos en descomposición, la entrada de luz, que a su vez este afecta a la temperatura y humedad, además de la floración y, por consiguiente, afectando a la oferta de recursos para la entomofauna (Frimpong *et al.* 2011, Indriati *et al.* 2019, Vásquez *et al.* 2020). Pues algunos autores encontraron que la oscilación de estos componentes puede influenciar en el desarrollo del ciclo de diferentes insectos (Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013). No obstante, cabe mencionar que la intensidad de floración también es influenciada por la variedad del cacao, la época del año y visitantes florales (Groeneveld *et al.* 2010, Adjaloo *et al.* 2012, Picucci 2020).

Existen diferentes estudios sobre la composición del ensamblaje de insectos polinizadores y visitantes esporádicos en el cultivo de cacao (Frimpong *et al.* 2009, Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013, Chumacero *et al.* 2016). Empero, pocos estudios han comparado estos ensamblajes entre diferentes sistemas de producción (Herren 2015, Zegada *et al.* 2020). Estos estudios resultan

esenciales para conocer las condiciones óptimas para el manejo de este cultivo y entender uno de los servicios ecosistémicos más importantes ofrecidos por estos insectos como es el de la polinización (Ramos 2011, Groeneveld *et al.* 2010).

En diferentes partes del mundo se cree que la polinización del cacao se da casi exclusivamente por dípteros de las familias Ceratopogonidae (géneros *Forcipomyia*, *Dasyhelea*, *Atrichopogon*) y Cecidomyiidae (géneros *Lestodiplosis* y *Clinodiplosis*) (Frimpong *et al.* 2009, Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013). Sin embargo, algunas investigaciones realizadas en el norte del departamento de La Paz, Bolivia demuestran que las abundancias de insectos de estas familias son muy bajas, reportando a moscas de la familia Phoridae (Diptera), trips (Thysanoptera), hormigas, algunos microhimenopteros (ambos Hymenoptera) y pulgones (Hemiptera) como los más abundantes (Chumacero *et al.* 2016, Zegada *et al.* 2020). Esta variabilidad de visitantes esporádicos en las flores del cacao puede estar determinado por las condiciones ambientales de cada caso. Por ello, determinar las condiciones óptimas para sustentar una comunidad de insectos, sería importante para mejorar el rendimiento adecuado en la producción de cacao (Adjaloo & Oduro 2013).

El presente estudio tuvo como objetivos: (1) evaluar la composición de la entomofauna presente en cinco sistemas de producción de cacao y su comparación con parcelas en estado de barbecho en la finca de Sara Ana, Alto Beni, Bolivia y (2) evaluar si las condiciones ambientales a nivel de los árboles de cacao influyen en dicha composición de entomofauna. La hipótesis de trabajo fue que la diversidad de entomofauna depende de las condiciones ambientales de un ecosistema que podría estar modificado por el tipo de sistema de producción. Por consiguiente, esperamos que los diferentes sistemas de producción de cacao presenten distinta composición de entomofauna debido a sus estrategias de manejo. Además, esperamos encontrar mayor índice de diversidad en sistemas de cultivos heterogéneos como son los sistemas agroforestales.

El cacao (*Theobroma cacao*) se originó hace millones de años al este de los Andes, siendo la especie más conocida de las 22 especies del género *Theobroma*, Malvaceae, (IICA 2017). Las técnicas de producción de cacao pueden variar desde monocultivos a sistemas agroforestales sucesionales o dinámicos, siendo este último una alternativa al aprovechamiento de la biodiversidad y la conservación del medio ambiente (Landeros-Sánchez *et al.* 2011). Sistemas de agricultura poco intensivos como este pueden presentar una estructura heterogénea con diferentes estratos que pueden modificar la dinámica de viento, humedad, temperatura y radiación solar de la plantación (Jennings *et al.* 1999, Indriati *et al.* 2020). De esta manera, forman

hábitats con microclimas aptos para albergar diferentes especies de vida silvestre (Naoki *et al.* 2017, Limachi *et al.* 2018, Picucci 2020).

El cacao es una especie perenne con flores hermafroditas que presentan una estructura compleja, limitando su polinización hacia un grupo de insectos de tamaño reducido, pues las anteras de la flor se encuentran recubiertas por una capsula formada por los pétalos (cogulla) (Bravo *et al.* 2010). Esto se hace más relevante sabiendo que la mayoría de las variedades de cacao tienden a ser autoincompatibles, lo que hace que su polinización sea de tipo cruzada y estrictamente entomófila (Frimpong *et al.* 2009, Adjaloo & Oduro 2013).

Las plantas de cacao prosperan mejor bajo sombra (ya sea por los requerimientos térmicos o lumínicos) y dependen de su regulación por medio de árboles acompañantes y podas (Bravo *et al.* 2010). Sin embargo, un manejo inadecuado en la densidad de plantas de dosel (maderables y frutales) puede influenciar en la presencia de hojarasca, suelo desnudo, frutos en descomposición, la entrada de luz, que a su vez este afecta a la temperatura y humedad, además de la floración y, por consiguiente, afectando a la oferta de recursos para la entomofauna (Frimpong *et al.* 2011, Indriati *et al.* 2019, Vásquez *et al.* 2020). Pues algunos autores encontraron que la oscilación de estos componentes puede influenciar en el desarrollo del ciclo de diferentes insectos (Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013). No obstante, cabe mencionar que la intensidad de floración también es influenciada por la variedad del cacao, la época del año y visitantes florales (Groeneveld *et al.* 2010, Adjaloo *et al.* 2012, Picucci 2020).

Existen diferentes estudios sobre la composición del ensamblaje de insectos polinizadores y visitantes esporádicos en el cultivo de cacao (Frimpong *et al.* 2009, Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013, Chumacero *et al.* 2016). Empero, pocos estudios han comparado estos ensamblajes entre diferentes sistemas de producción (Herren 2015, Zegada *et al.* 2020). Estos estudios resultan esenciales para conocer las condiciones óptimas para el manejo de este cultivo y entender uno de los servicios ecosistémicos más importantes ofrecidos por estos insectos como es el de la polinización (Ramos 2011, Groeneveld *et al.* 2010).

En diferentes partes del mundo se cree que la polinización del cacao se da casi exclusivamente por dípteros de las familias Ceratopogonidae (géneros *Forcipomyia*, *Dasybelea*, *Atrichopogon*) y Cecidomyiidae (géneros *Lestodiplosis* y *Clinodiplosis*) (Frimpong *et al.* 2009, Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013). Sin embargo, algunas investigaciones realizadas en el norte del departamento de La Paz, Bolivia demuestran que las abundancias de insectos de estas familias son muy bajas, reportando a moscas de la familia

Phoridae (Diptera), trips (Thysanoptera), hormigas, algunos microhimenopteros (ambos Hymenoptera) y pulgones (Hemiptera) como los más abundantes (Chumacero *et al.* 2016, Zegada *et al.* 2020). Esta variabilidad de visitantes esporádicos en las flores del cacao puede estar determinado por las condiciones ambientales de cada caso. Por ello, determinar las condiciones óptimas para sustentar una comunidad de insectos, sería importante para mejorar el rendimiento adecuado en la producción de cacao (Adjaloo & Oduro 2013).

El presente estudio tuvo como objetivos: (1) evaluar la composición de la entomofauna presente en cinco sistemas de producción de cacao y su comparación con parcelas en estado de barbecho en la finca de Sara Ana, Alto Beni, Bolivia y (2) evaluar si las condiciones ambientales a nivel de los árboles de cacao influyen en dicha composición de entomofauna. La hipótesis de trabajo fue que la diversidad de entomofauna depende de las condiciones ambientales de un ecosistema que podría estar modificado por el tipo de sistema de producción. Por consiguiente, esperamos que los diferentes sistemas de producción de cacao presenten distinta composición de entomofauna debido a sus estrategias de manejo. Además, esperamos encontrar mayor índice de diversidad en sistemas de cultivos heterogéneos como son los sistemas agroforestales.

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en la finca de Sara Ana, ubicada en el cantón de San Juan de Suapi, municipio Alto Beni, provincia de Caranavi, departamento La Paz (15°27'36"S, 67°28'17"O, 400 m) (Zegada *et al.* 2020). Esta finca forma parte del ensayo de "Comparación de sistemas de producción de cacao a largo plazo" (Heuschkel 2013) y fue establecido el 2009 en un terreno de barbecho de 20 años. El ensayo cuenta con aproximadamente cinco hectáreas de parcelas de investigación. Allí, se compara cinco sistemas de producción de cacao y parcelas de barbecho (cuatro repeticiones en cada uno). Dichos sistemas de producción son: monocultivo convencional (MC), monocultivo orgánico (MO), agroforestal orgánico (AO), agroforestal sucesional (AS) y agroforestal convencional (AC) (Fig. 1). La descripción detallada del diseño del ensayo, así como la descripción de los sistemas está disponible en Naoki *et al.* (2017) y Schneidder *et al.* (2016).

El clima se caracteriza por ser cálido y lluvioso la mayor parte del año, con inviernos secos, desde junio a agosto con una precipitación menor a 60 mm mensuales (Ripa & Naoki 2021). La precipitación promedio anual es de 1.645 ± 244 mm por año (datos promedio de cinco años); la época húmeda inicia en diciembre y termina en marzo con una precipitación mayor a 200 mm por mes (Ripa & Naoki 2021). La temperatura máxima promedio es de 37 °C y el promedio mínimo es de 10 °C (Picucci 2020).

Métodos

Las parcelas de investigación tenían un área de 48 × 48 m, dentro de los cuales se encontraban subparcelas de 24 × 24 m para la toma de datos con el fin de reducir el efecto de borde (Herren 2015). Cada parcela de investigación contaba con doce variedades de cacao diferentes (excepto

las parcelas de barbecho, donde no se contó con ninguna planta de cacao), se seleccionó para esta investigación una variedad local (IIa22) y una variedad clonal (TSH-565), ambas elegidas por su tolerancia a enfermedades, rendimiento alto e intensidad de floración mayor respecto a las otras variedades (Picucci 2020).

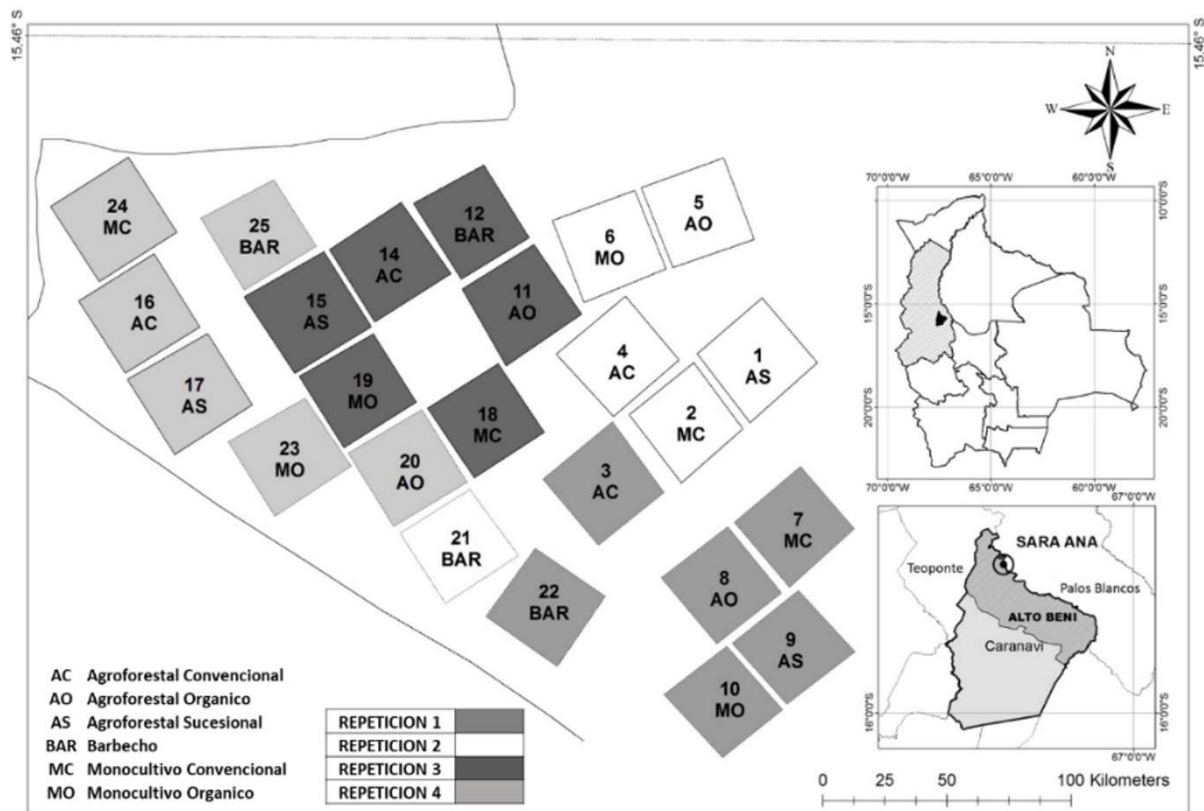


Figura 1. Ubicación geográfica de la finca de Sara Ana que forma parte del ensayo de “Comparación de sistemas de producción de cacao a largo plazo”.

Muestreo de la entomofauna voladora

La colecta se realizó del 30 de octubre al 03 de noviembre de 2021 considerando solamente la época seca del año y no así la época de floración, en este tiempo las trampas permanecieron activas de manera constante. El método de muestreo utilizado para la captura de insectos fue *pan traps* o platos trampa en colores amarillo, azul y blanco, dado que en estudios previos estos colores demostraron ser efectivos para diferentes grupos de insectos (Frimpong *et al.* 2009, MMAyA 2020).

La instalación de *pan traps* se realizó distribuyendo una trampa de cada color (amarillo, blanco y azul) por cada árbol de cacao o punto de muestreo en el caso de parcelas de barbecho. Esta instalación de las trampas se realizó a una altura de 1.50 m sobre la superficie del suelo, vertiendo 250 ml de solución agua-detergente como

agente tensioactivo a cada *pan trap*. Por otro lado, con el fin de obtener un control de comparación y observar la diversidad de entomofauna presente en el crecimiento secundario, también se instaló *pan traps* en parcelas de barbecho, pero debido a que en estas parcelas no se tuvo árboles de cacao, se seleccionó puntos aleatorios como submuestras respetando el área de investigación o la subparcela (24 × 24 m).

En total, en cada repetición se trabajó con seis submuestras, teniendo así 18 *pan traps*/repetición, y un total de 72 trampas tratamiento. Los individuos capturados en las trampas, fueron trasladados de las parcelas al laboratorio del lugar en frascos separados con sus respectivas etiquetas, para luego ser cambiadas de la solución agua-detergente a una solución de alcohol al 70 %.

Para la comparación entre tratamientos, se consideró como unidad de evaluación al conjunto de *pan traps* utilizados por cada submuestra (árbol de cacao o punto de muestreo en el caso de parcelas de barbecho). Nuestra unidad de respuesta fue el conjunto de los seis árboles de cacao presentes en cada parcela, considerando así a cada parcela como repetición, dando un total de 24 repeticiones, 4 repeticiones por tratamiento: sistemas de producción y parcelas en estado de barbecho (P. Feisinger 2024, com pers.).

Para la evaluar la relación de la entomofauna con las variables ambientales, se consideró a cada árbol como unidad de respuesta porque las variables ambientales (variables independientes) fueron tomadas en a ese nivel. Sin embargo, consideramos al tipo de tratamiento como efecto aleatorio, debido a la posible influencia de este sobre las variables ambientales. Lo cual dio lugar a 144 réplicas (árboles de cacao) y seis niveles de efecto aleatorio (cinco sistemas de producción de cacao y barbecho).

La identificación taxonómica se realizó separando los individuos a nivel de orden bajo el asesoramiento de J. I. Rodríguez (Laboratorio Boliviano de Biota y desarrollo – BIOSBO) y bibliografía consultada (Rafael *et al.* 2012). No se contabilizó insectos del orden Lepidoptera debido a que tuvieron una descomposición rápida bajo la solución agua-detergente.

Registro de las variables ambientales

Considerando que cada tratamiento podría ofrecer un micro hábitat determinado para los diferentes grupos de artrópodos (Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013) se registró: a) Índice de Iluminación de Copa (IIC): utilizando la propuesta de Dawkins (1958), se registró el IIC que presentó cada submuestra, clasificándolo en tres categorías (categoría 1: copa del árbol no iluminada de manera directa vertical o lateralmente; categoría 2: copa del árbol iluminada lateralmente; categoría 3: copa del árbol con iluminación vertical directa). Estos datos fueron registrados en un día soleado, en un rango de 10:00 am a 12:30 pm. b) Temperatura (TEM) y humedad del ambiente (HUM): estas variables fueron registradas con la ayuda del *datalogger* PASCO SPARK LXi (PS-3600A), en un rango horario de 10:00 am a 12:30 pm, para cada submuestra se destinó 30 segundos de registro de datos en la aplicación, estos datos fueron promediados por submuestras para los posteriores análisis estadísticos. c) Porcentaje de flores abiertas (FLA): para cada unidad de muestreo se calculó el porcentaje de flores abiertas en relación al número total de flores, es decir, flores abiertas y flores en botón, a excepción del tratamiento de barbecho, ya que este carece de plantas de cacao. Se utilizaron para esto los mismos rangos de muestreo que Zegada *et al.* (2020), cubriendo un área vertical de 100

cm, a partir de los 50 cm sobre la superficie del suelo. d) Cobertura del suelo: Se registró el porcentaje de hojarasca (HO), porcentaje de suelo desnudo (SD), porcentaje de herbáceas (HE), porcentaje de frutos abiertos (FA) y porcentaje de frutos en descomposición (FD) en relación al área del suelo cubierto por la proyección vertical de la copa del árbol de estudio o submuestra, en un área circular de un diámetro promedio de 3 m, en el caso del tratamiento de barbecho se trazó un área circular imaginaria alrededor del punto de muestreo (submuestra).

Análisis estadístico

Se descartó de los análisis estadísticos a los insectos de la familia Formicidae debido a que este grupo mostró una alta abundancia relativa en algunos tratamientos, como es el caso de barbecho, superando el 80 % de su abundancia relativa y por consiguiente traslapándose sobre los otros grupos de insectos.

Se calculó la abundancia, riqueza, la dominancia de Simpson y el índice de diversidad inverso de Simpson para cada tratamiento con el software R 4.3.3 (R Core Team 2024), utilizando el paquete “vegan” (Oksanen *et al.* 2022). Para evaluar la completitud de las muestras se realizó análisis de rarefacción en base a extrapolaciones (1000 iteraciones al 95% de confianza), utilizando el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell *et al.* 2024) (no incluido en este artículo). Se realizó gráficos de rango-abundancia para comparar el rango de distribución de las abundancias de órdenes identificados entre los seis sistemas de estudio.

Previo a la ejecución de los modelos estadísticos, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman, de las variables ambientales, utilizando los paquetes “car” y “psych” (Fox & Weisberg 2019, Revelle 2024) y considerando una alta correlación a valores superiores de ± 0.5 . Es así que, se trabajó con las variables IIC, TEM, % FLA, % HO, % HE y % FD como variables explicativas. La humedad del ambiente (HUM) y el porcentaje de suelo desnudo (SD) fueron descartados por presentar una correlación negativa con la temperatura (TEM) (-0.98) y la hojarasca (HO) (-0.92) respectivamente. Se optó por trabajar con estas últimas variables debido a que la temperatura favorece en la actividad del vuelo de diferentes insectos (Bale *et al.* 2002) y la hojarasca favorece en el desarrollo del ciclo de vida de ciertos grupos de insectos voladores (Bravo *et al.* 2010, Córdoba *et al.* 2013). Del mismo modo no se consideró al % FA ya que no se registró algún dato de esta variable en campo.

Utilizamos modelos lineales generalizados (GLMs) para evaluar el efecto de cada tratamiento sobre las variables de respuesta (abundancia, riqueza, dominancia y el índice de diversidad), considerando que los valores de riqueza y abundancia fueron obtenidos del promedio de 6 árboles

(unidades de respuesta) por parcela (repeticiones) y que además fueron datos de tipo conteo, se utilizó una distribución de residuos tipo “Poisson” para la riqueza y “Binomial negativa” del paquete “MASS” (Oksanen *et al.* 2022) para datos con sobre dispersión de la abundancia (Buckley 2000). En cambio, para las variables de respuesta índice de diversidad y dominancia se consideró una distribución de residuales de tipo “Gaussian”. Para todos los tipos de distribución (excepto el binomial negaivo) se utilizó el enlace “log” y el factor de diseño fue el tipo de tratamiento, con 6 niveles: monocultivo convencional, monocultivo orgánico, barbecho, agroforestal convencional, agroforestal sucesional y agroforestal orgánico.

Los efectos de las variables ambientales sobre la abundancia, riqueza, índice de diversidad y dominancia fueron evaluados a través de modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), del paquete “lme4” (Bates *et al.* 2015) En todos los casos, se consideró a cada árbol como unidad de respuesta y al tipo de sistema como factor aleatorio, pues podrían estar generando variaciones en las variables ambientales que fueron tomados a nivel de cada árbol, que a la vez estaban dentro de cada parcela con su respectivo tipo de cultivo. La distribución de residuales para las variables de conteo (riqueza y abundancia) fue “Poisson” con enlace “log”, mientras que para el índice de diversidad y dominancia se ajustó la distribución de residuales a “Gaussian” con enlace “log”. En todos los casos las variables ambientales con valores numéricos fueron escalados entre 0 a 1 con la función “scale” del paquete “lme4” (Bates *et al.* 2015).

Para todos los casos, los mejores modelos fueron seleccionados siguiendo el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc), siempre y cuando la diferencia entre el mejor modelo y el siguiente mejor modelo sea mayor a 2 (Martínez *et al.* 2009). En los casos donde se obtuvo valores muy cercanos a tal valor, se utilizó la Prueba de Razón de Verosimilitud (LRT), comparando el mejor modelo con el siguiente modelo, utilizando el paquete lmtest (Zeileis & Hothorn 2002). La obtención de submodelos se realizó gracias a la función “dredge” del paquete “MuMIn” (Barton 2023). En los casos donde se encontraron varios mejores submodelos con deltas AICc menores a 2, estos fueron promediados para hallar los valores estimados de los parámetros utilizando el paquete “MuMIn” (Barton 2023). El ajuste de los modelos se realizó a través del análisis de distribución de los residuales del modelo y el parámetro de dispersión calculado

mediante la función “qqplot”. Para disminuir la complejidad de los modelos no se consideró el efecto de la variedad de cacao, ya que este no mostro una influencia de la misma hacia las variables dependientes, esto se evaluó descriptivamente a través de gráficas de boxplot con la función qqplot.

Resultados

Composición de entomofauna

Se registró un total de 46.890 individuos. Sin embargo, excluyendo a formícidos, se trabajó con 20.754 insectos distribuidos en 12 órdenes, los órdenes con mayor abundancia relativa fueron Hemiptera (46.25%), Diptera (21.16%), Hymenoptera (11.62%) y Coleoptera (11.36%) (Tabla 1). Para los cinco sistemas de producción, los hemípteros fueron más abundantes; mientras que en barbecho fueron los dípteros. En las curvas de rango abundancia se observa que el resto de ordenes presentaron abundancias bajas en todos los sistemas (Fig. 2).

La mayor abundancia se registró en el tratamiento de monocultivo orgánico con 5.319 individuos (Tabla 2); sin embargo, su riqueza fue igual al de agroforestal sucesional con 10 órdenes, pero mayor comparados con el resto de los tratamientos (agroforestal convencional, agroforestal orgánico, barbecho y monocultivo convencional) que presentaron nueve ordenes cada uno. El mayor índice de diversidad fue registrado en el agroforestal convencional con $C_{inv} = 3.842$, que a su vez este presento una de las abundancias más bajas (2.624 insectos) precediendo a barbecho (2.474 insectos), así también la mayor dominancia es ejercida por el agroforestal convencional ($D=0.75$), seguido de barbecho ($D=0.746$).

Al realizar la comparación de submodelos, en base a los AICs (Tabla 3) se observó que el tratamiento no tiene influencia en la riqueza, dominancia e índice de diversidad, pero si con la abundancia, lo cual se observa mejor en la gráfica de cajas y bigotes (Fig. 3).

Relación de variables independientes con la entomofauna

A pesar de que los mejores modelos consideraron a las variables de HO, FD, HE, TEM y FLA (Tabla 4), estos parecen no afectar significativamente a la abundancia de entomofauna presente en arboles de cacao (Tabla 5). El mejor modelo global consideró al tratamiento como efecto aleatorio, explicando una variación del 5%, (Tabla 6; prueba de razón de verosimilitud-LRT: $x^2 = 18.52$; $df = 1$, $P = <0.001$).

Tabla 1. Abundancias absolutas (n) y relativas (%) de los diferentes órdenes registrados en cada sistema de estudio. AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional, Bar: barbecho, MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico.

Orden	AC		AO		AS		Bar		MC		MO		Total	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%

Hemiptera	1073	40.8	1899	48.8	1405	43.1	267	10.8	1693	53.1	3267	61.4	9604	46.4
Díptera	609	23.2	747	19.2	737	22.6	933	37.7	620	19.5	749	14.1	4395	21.2
Hymenoptera	357	13.6	434	11.1	386	11.8	482	19.5	300	9.4	454	8.5	2413	11.6
Coleoptera	292	11.1	393	10.1	360	11.1	612	24.7	280	8.8	422	7.9	2359	11.4
Thysanoptera	173	6.6	273	7.0	278	8.5	101	4.1	170	5.3	304	5.7	1299	6.3
Psocoptera	82	3.1	96	2.5	42	1.3	16	0.6	57	1.8	70	1.3	363	1.7
Orthoptera	23	0.9	34	0.9	26	0.8	9	0.4	38	1.2	29	0.5	159	0.8
Blattodea	14	0.5	12	0.3	21	0.6	53	2.1	28	0.9	19	0.4	147	0.7
Neuroptera	1	>0.1	4	0.1	2	0.1			1	>0.1	3	0.1	11	>0.1
Mantodea											2	>0.1	2	>0.1
Dermoptera					1	0.03							1	>0.1
Phasmatodea							1	0.04					1	>0.1
Total	2624	100	3892	100	3258	100	2474	100	3187	100	5319	100	20754	100

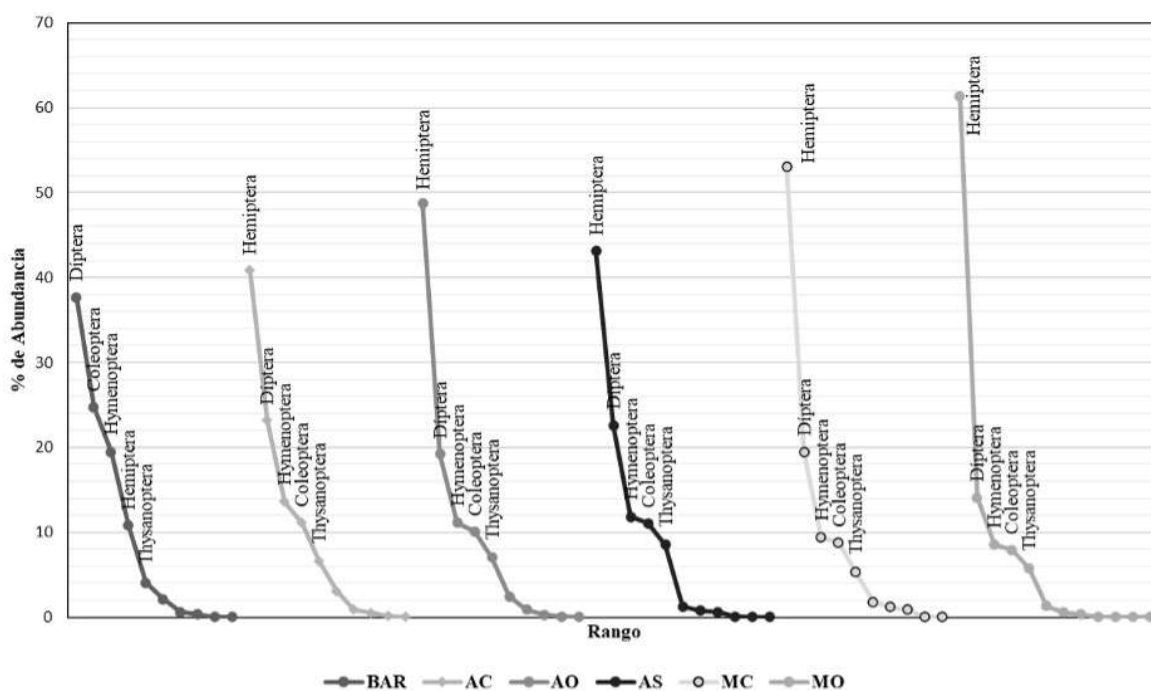


Figura 2. Gráfica rango-abundancia de los diferentes órdenes registrados según su abundancia relativa (%) en cada sistema de estudio. AS: Sistema agroforestal sucesional, AO: Agroforestal orgánico, AC: Agroforestal convencional, MO: Monocultivo orgánico, MC: Monocultivo convencional, BAR: Barbecho.

Tabla 2. Abundancia, riqueza, índice de diversidad inverso de Simpson y dominancia de Simpson de los tratamientos evaluados. AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional, Bar: barbecho, MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico.

Tratamiento	Abundancia (n)	Riqueza (S)	Índice de diversidad de Simpson inverso (Cinv)	Dominancia de Simpson (D)
AC	2624	9	3.84 ± 0.47	0.75 ± 0.04
AO	3892	9	3.37 ± 0.53	0.69 ± 0.07
AS	3258	10	3.54 ± 0.79	0.72 ± 0.09
Bar	2474	9	3.75 ± 0.51	0.75 ± 0.05
MC	3187	9	3.01 ± 0.48	0.66 ± 0.07
MO	5319	10	2.58 ± 0.43	0.59 ± 0.07

Tabla 3. Submodelos de comparación del tratamiento con las variables de respuesta.

Variables dependientes	Modelos	Intercepto	Tratamiento	g.l.	AIC	delta	weight
------------------------	---------	------------	-------------	------	-----	-------	--------

Abundancia	2	6.49		7	345.1	0	0.64
	1	6.76		2	346.2	1.14	0.36
Riqueza	1	2.13		1	98.8	0	0.99
	2	2.11	+	6	113.4	14.66	0.001
Dominancia	1	-0.36		2	-48.4	0	0.72
	2	-0.29	+	7	-46.4	1.92	0.28
Índice de diversidad	1	3.35		2	52.9	0	0.71
	2	3.75	+	7	54.7	1.81	0.29

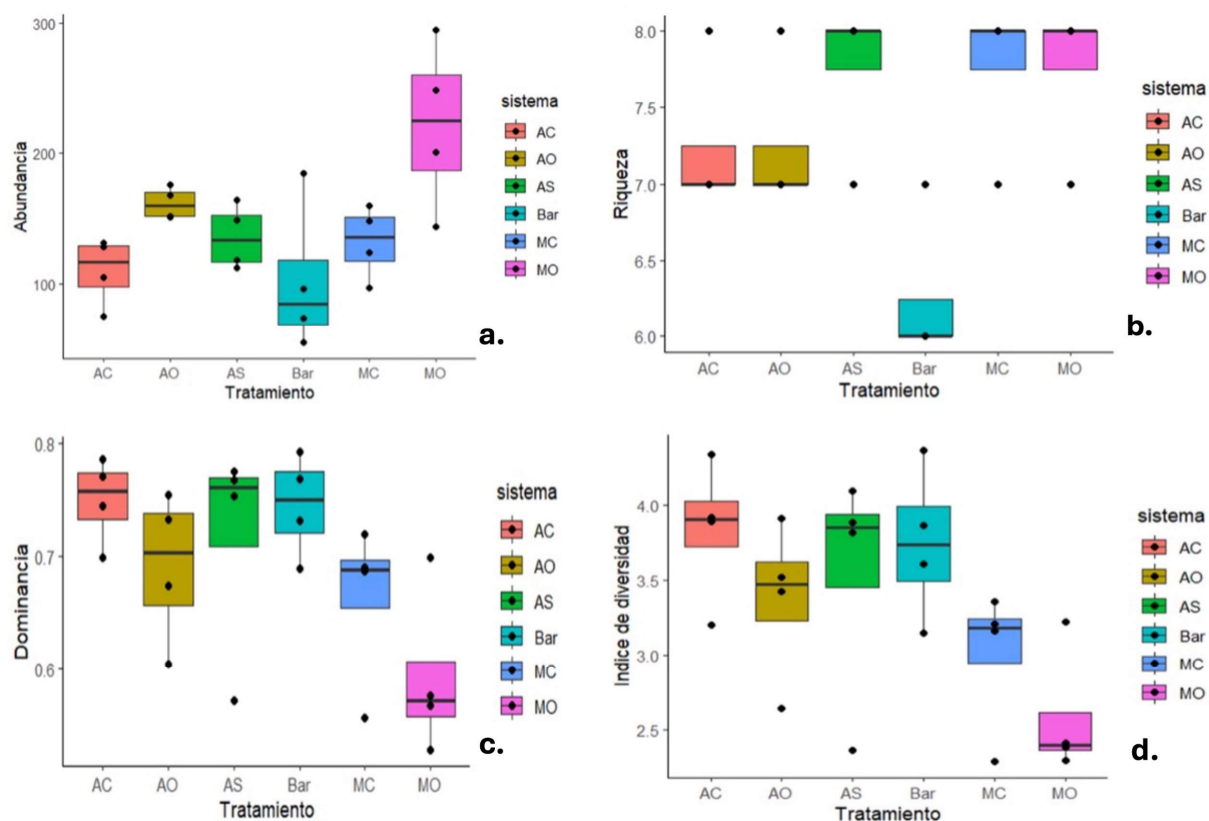


Figura 3. Cajas y bigotes para la distribución del índice de diversidad, riqueza y abundancia de entomofauna con relación al sistema de estudio. AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional, Bar: barbecho, MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico.

Tabla 4. Selección de mejores modelos en base a los AICs, considerando todas las variables independientes. **FD**: Frutos en descomposición, **FLA**: Porcentaje de flores abiertas, **HE**: Herbáceas, **HUM**: Humedad, **IIC**: Índice de iluminación de copa, **SIST**: sistema de excepción de cobertura del dosel del árbol.

Variables dependientes	Modelos	Intercepto	FD	FLA	HO	HE	TEM	df	logLik	AICc	delta	weight
Abundancia	9	4.93			-0.12			4	-774	1556	0	0.206
	11	4.93	0.047		-0.10			5	-773.2	1557	0.55	0.156
	25	4.93			-0.12		0.027	5	-773.7	1558	1.53	0.096
	13	4.93			0.027	-0.12		5	-773.7	1558	1.64	0.091
	27	4.93	0.048			-0.10		0.029	6	-772.8	1558	1.98
Riqueza	7	1.94		0.034	0.016			4	-174.5	357.2	0	0.231
	3	1.94		0.041				3	-175.6	357.3	0.12	0.218
	11	1.94		0.039			0.011	4	-175	358.2	1	0.140
	15	1.94		0.034	0.015		0.009	5	-174	358.5	1.29	0.121
	4	1.94	0.006	0.040				4	-175.4	359.1	1.89	0.090

	8	1.94	0.005	0.034	0.016		5	-174.3	359.1	1.91	0.089
	3	-0.389	-0.044				4	144.34	-280.4	0	0.27
Dominancia	11	-0.390	-0.044		0.013		5	144.87	-279.3	1,07	0.158
	7	-0.389	-0.045	-0.007			5	144.50	-278.6	1,83	0.108
	11	1.196	-0.081			0.0324	5	-167.2	344.9	0	0.166
Indice de Diversidad	3	1.197	-0.081				4	-168.5	345.2	0.29	0.144
	4	1.372	-0.077				6	-166.4	345.3	0.42	0.134
	12	1.357	-0.078			0.029	7	-165.5	345.7	0.8	0.111

Tabla 5. Promedio de los valores estimados en base a los mejores modelos con delta AICc > 2, sin el efecto aleatorio del tratamiento. Resultados significativos P <0.05.

Variables dependientes	Variables independientes	Valor estimado	Error estandar	SE Adjustado	Valor Z	P
	(Intercept)	4.965	0.037	0.037	133.835	***
Abundancia	scale(HO)	-0.022	0.039	0.040	0.563	0.57
	scale(TEM)	0.089	0.051	0.051	1.735	0.08
	scale(FD)	0.023	0.036	0.036	0.636	0.53
	scale(FLA)	0.011	0.035	0.035	0.322	0.75
Riqueza	(Intercept)	1.940	0.010	0.010	194.694	***
	scale(FLA)	0.038	0.011	0.011	3.517	***
	scale(HO)	0.008	0.012	0.012	0.699	0.48
	scale(TEM)	0.003	0.007	0.007	0.417	0.68
	scale(FD)	0.001	0.005	0.005	0.216	0.83
Dominancia	(Intercept)	-0.383	0.012	0.012	31.535	***
	scale(FD)	-0.042	0.013	0.013	3.282	**
	scale(FLA)	-0.003	0.009	0.009	0.404	0.69
	scale(HE)	-0.002	0.007	0.007	0.274	0.78
Indice de diversidad	(Intercept)	1.403	0.079	0.080	17.554	***
	scale(FD)	-0.045	0.022	0.022	2.062	*
	as.factor(IIC)2	-0.131	0.082	0.083	1.588	0.11
	as.factor(IIC)3	-0.319	0.088	0.089	3.59	***
	scale(HE)	0.000	0.000	0.000	0.002	0.99

Tabla 6. Comparación del tratamiento como efecto aleatorio con su modelo nulo a través de la Prueba de Razón de Verosimilitud (Test LRT). Resultados significativos P <0.05.

Variables dependientes	Modelos	g.l.	Chi cuadrado	P
Abundancia	1	10		
	2	9	18.52	***
Riqueza	1	7		
	2	6	1.87	0.17
Dominancia	1	9		
	2	8	9.61	**
Indice de diversidad	1	9		
	2	8	7.56	**

La riqueza presentó una relación negativa con el % FLA (Tabla 5; Fig. 4) y la prueba LRT muestra que no hay una

diferencia significativa del tratamiento considerado como efecto aleatorio (Tabla 6; prueba de razón de verosimilitud-

LRT: $\chi^2 = 1.875$; $df = 1$, $P = 0.1709$). En cambio, tanto la dominancia como el índice de diversidad presentaron una relación negativa con el porcentaje de frutos en descomposición (FD), pero además el índice de diversidad es influenciado por el índice de iluminación de copa categoría 3 (copa del árbol con iluminación vertical directa) con una relación negativa. Los sistemas con árboles pertenecientes a la categoría 3 del IIC (copa del árbol con iluminación vertical directa) fueron ambos monocultivos, coincidiendo con sistemas donde se registró mayor

dominancia ejercida por el orden Hemiptera (Fig. 2) y, por consiguiente, sistemas con un índice de diversidad bajo ($MC_{Cinv} = 3.006$; $MO_{Cinv} = 2.58$). En ambos casos el mejor modelo global considerado al tratamiento como efecto aleatorio, explicando una variación del 0.2% para la dominancia y 1 % para el índice de diversidad (Tabla 6; prueba de razón de verosimilitud-LRT dominancia: $\chi^2 = 9.61$; $g.l. = 1$, $P = 0.002$; prueba de razón de verosimilitud-LRT índice de diversidad: $\chi^2 = 7.56$; $g.l. = 1$, $P = 0.005$) (ver Anexos 1-4).

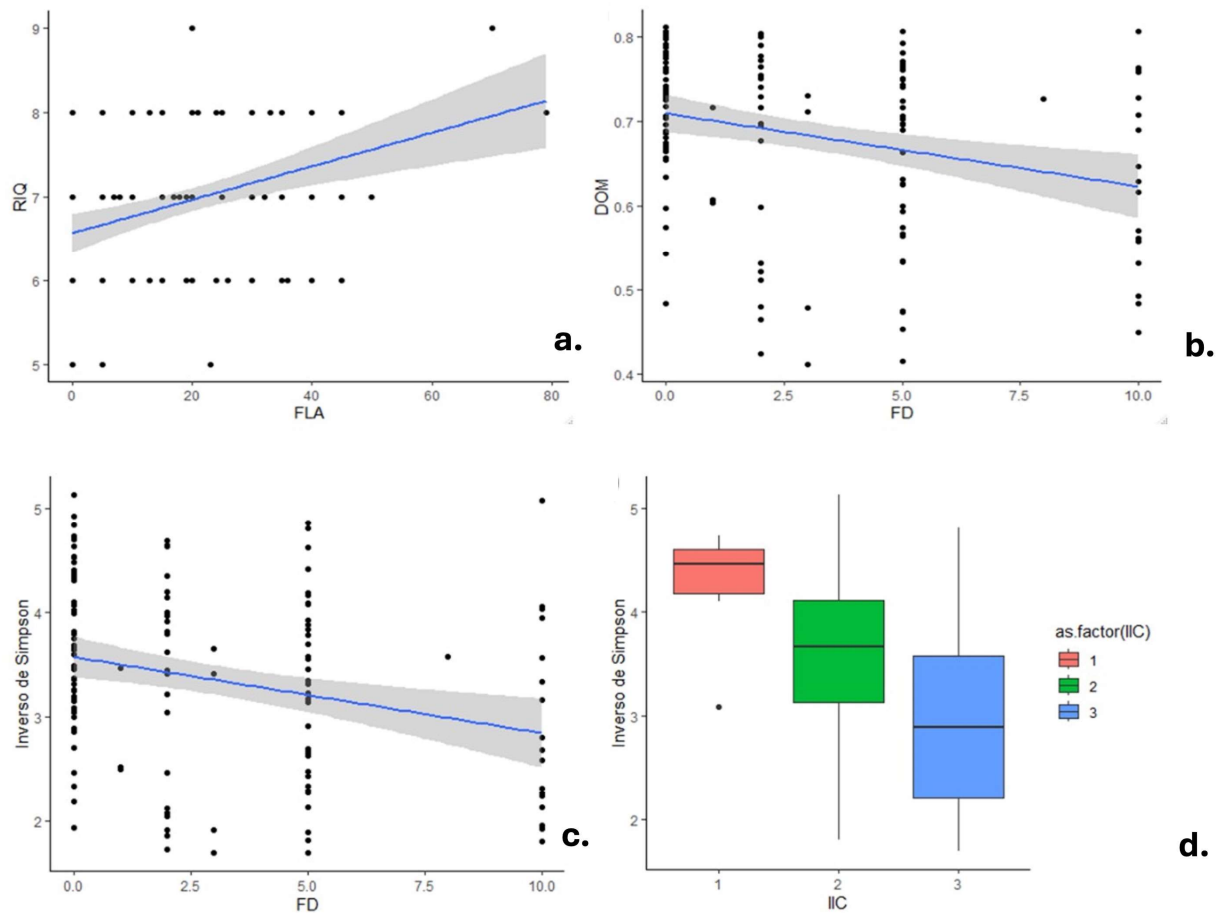


Figura 4. Variables dependientes: RIQ. Riqueza, DOM. Dominancia e Índice de diversidad con relación a sus variables explicativas: FLA. Porcentaje de flores abiertas, FD. Frutos en descomposición, IIC. Índice de iluminación de copa.

Discusión

Los resultados de este estudio muestran que el tratamiento repercute en la abundancia de entomofauna, esta influencia del sistema de producción podría explicarse por las dinámicas de reemplazo en los sitios perturbados como es el caso de parcelas en monocultivo, siendo que al existir una perturbación frecuente la comunidad biológica consistirá solo de aquellas especies resistentes, convirtiéndose éstas en

especies dominantes (Sheil & Burslem 2003), en ese sentido, la abundancia de hemípteros represento más del 50% del total de entomofauna capturada tanto en MC como en MO, un dato similar a lo encontrado por Adjaloo & Oduro (2013) en Ghana y Zegada *et al.* (2020) en Bolivia, quienes sugieren que este Orden prospera mejor en cultivos intensivos.

Mientras que en sistemas agroforestales si bien el grupo más dominante fue hemiptera, este se encontró por debajo del 49 % en los tres sistemas (agroforestal convencional, agroforestal orgánico y agroforestal sucesional), resultado diferente a lo reportado por Mazon *et al.* (2018) y Vásquez *et al.* (2020), quienes obtuvieron como grupo dominante al orden Hymenoptera, sin embargo es importante resaltar que en ambos estudios la familia Formicidae fue el grupo con mayor presencia, resultado no diferente a este estudio, no obstante al descartar este grupo para los análisis estadísticos, el orden hemiptera paso a ser el grupo más representativo. Esta dominancia posiblemente podría estar influenciada por el tipo de cultivo estudiado, ya que al momento de realizar la identificación taxonómica se notó una mayor presencia de hemípteros pertenecientes a la familia Berytidae en todos los tratamientos, a excepción de barbecho, para algunos autores la presencia de estos insectos en cultivos de cacao es común, siendo considerados insectos plaga alimentándose de brotes del cultivo o en algunos casos insectos polinizadores (Schaefer & Panizzi 2000, Panizzi & Grazia 2015, Delgado *et al.* 2023).

En el caso de Psocoptera, se observa que su abundancia en parcelas agroforestales (convencional y orgánico) y monocultivos (convencional y orgánico) es mayor en comparación a parcelas de agroforestal sucesional y barbecho, ya que estos insectos prefieren ambientes con grupos de árboles aislados, es decir poco densos, además de espacios soleados y secos (Alexander *et al.* 2015). Muy diferente a los Blattodea que prefieren espacios húmedos y densos (Gutiérrez *et al.* 2023) explicando así la alta abundancia de estos insectos en las parcelas de barbecho.

Relación de variables ambientales con la entomofauna

La abundancia no fue explicada por ninguna de las variables ambientales medidas, es posible que alguna variable no medida en este estudio este influenciando en estos resultados, ya que algunos autores mencionan que la dinámica de población de insectos puede tener un efecto según la disponibilidad de ciertos recursos como la floración, la humedad de la hojarasca, presencia de ciertas especies de plantas acompañantes al cultivo (Bravo *et al.* 2010, Rios-Moyano *et al.* 2023).

El no haber encontrado diferencia de la riqueza de entomofauna entre los tratamientos, posiblemente podría deberse al poco distanciamiento entre las parcelas de estudio como lo mencionan Zegada *et al.* (2020) que obtuvieron el mismo resultado, siendo que los diferentes insectos tienen diferentes rangos de vuelo o desplazamientos, aprovechando además las corrientes de viento para trasladarse a grandes distancias (Mazzi & Dorn 2012). Por otro lado, la floración es un proceso que puede estar influenciado por factores abióticos como la temperatura, la precipitación y el índice de iluminación de copa como lo

mencionan Adjaloo *et al.* (2012), quienes encontraron un menor porcentaje de floración en época seca, un resultado no diferente a lo obtenido en el presente estudio.

La relación negativa del IIC con el índice de diversidad de entomofauna podría deberse a que las características de la radiación que llega a un determinado lugar afectan de forma muy significativa al funcionamiento general de los ecosistemas, y por consiguiente al hábitat de diferentes animales, ya sea de manera directa en los regímenes de temperatura y humedad, o de manera indirecta a través del efecto en la formación vegetativa (Jennings 1999, Valladares 2006).

Así también, si bien para estos análisis no se consideró la presencia de hormigas, es inevitable no resaltar su posible influencia en estos resultados, ya que estos insectos pudieron afectar la disponibilidad de recursos, debido a su asociación con muchas plantas y animales, presentándose como una competencia fuerte para la abundancia de otros artrópodos (Limachi *et al.* 2018).

Conclusiones

La abundancia de entomofauna varía en relación al tratamiento evaluado, pero no así la riqueza, dominancia e índice de diversidad. La composición de entomofauna es representada por Hemiptera, Diptera e Hymenoptera en todos los sistemas de producción de cacao y por Coleoptera, Diptera e Hymenoptera en barbecho.

En cuanto a la relación de la composición de entomofauna con las variables ambientales, la abundancia no mostró ninguna relación con las variables ambientales medidas, esto posiblemente ocasionado por la ausencia de algunas variables no registradas. Por otro lado, la riqueza de entomofauna presenta una relación positiva con el porcentaje de flores abiertas, esto probablemente influenciado por los diferentes mecanismos de atracción que generan las flores para los grupos entomófilos. La dominancia y el índice de diversidad de entomofauna muestran una dependencia negativa con el porcentaje de frutos en descomposición, así también el índice de diversidad presenta una relación negativa con el índice de iluminación de copa (categoría 3), sugiriendo que a mayores espacios abiertos a luz vertical directa (como es el caso de monocultivos), menor diversidad de entomofauna.

Agradecimientos

El estudio fue realizado con apoyo financiero y logístico del FiBL-Instituto de Investigaciones para la Agricultura Orgánica (Forschungs Institut für Biologischen Landbau) y el Instituto de Ecología - Universidad Mayor de San Andrés en el marco del estudio "Densidad de polinizadores de cacao (*Theobroma cacao*) en cinco sistemas de producción en Sara Ana, Alto Beni, Bolivia", parte del ensayo SysCom ("Comparación de Sistemas de Producción a largo plazo en el trópico"), financiado por la Cooperación Suiza para el

Desarrollo (COSUDE), Licchtenstein Development Service (LED), la fundación Biovision y Coop Sustainability Fund. Agradecemos Jaime Iván Rodríguez Fernández por el asesoramiento y guía en la identificación taxonómica de los diferentes insectos. A ambos revisores anónimos quienes colaboraron en mejorar esta versión.

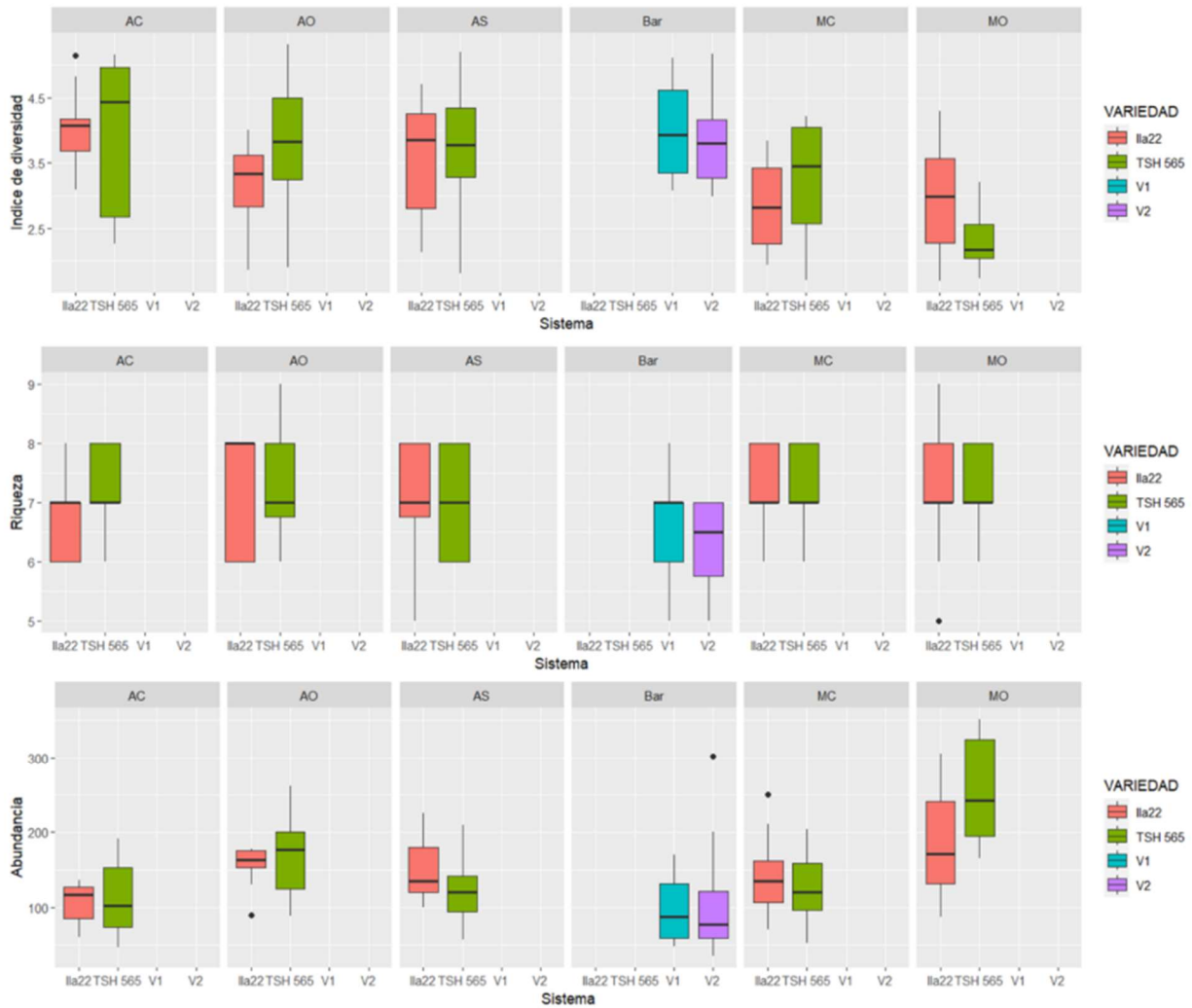
Referencias

- Adjaloo, M.K. & W. Oduro. 2013. Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences* 62: 4582-4594.
- Adjaloo, M.K., Oduro, W. & B.K. Banful. 2012. Floral Phenology of Upper Amazon Cocoa Trees: Implications for Reproduction and Productivity of Cocoa. *International Scholarly Research Network* 1: 1-8.
- Alexander, K., I. Rivera & A. Melic. 2015. Orden psocóptera. *Revista IDE@ - SEA50*: 1-13.
- Bale, J.S., G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar *et al.* 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16.
- Barton, K. 2023. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.47.5 <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker & S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1-48.
- Bravo, J.C., E. Somarriba & G. Arteaga. 2010. Factores que afectan la abundancia de insectos polinizadores del cacao en sistemas agroforestales. *Revista de Ciencias Agrícolas* 28: 119-131.
- Buckley, B.C. 2000. Interactive multimedia and model-based learning in biology. *International Journal of Science Education* 22: 895-935.
- Chumacero, C., M. Kessler, I. Hensen & T. Tschardt. 2016. Abundance and diversity of flower visitors on wild and cultivated cacao (*Theobroma cacao* L.) in Bolivia. *Agroforestry Systems* 92: 117-125.
- Colwell, R.K., Margarita, Daniel, B.A. Málaga, V. Romero, L.P. Soldan, G. Mary, Xi Liu., J.A. Solís, A. Velásquez *et al.* 2022. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, EstimateS.
- Córdoba, C., R. Cerda, O. Deheuvels, E. Hidalgo y F. Declerck. 2013. Polinizadores, polinización y producción potencial de cacao en sistemas agroforestales de Bocas del Toro, Panamá. *Agroforestería en las Américas* 49: 26-32.
- Dawkins, H.C. 1958. The management of tropical high forest with special reference to Uganda. *Imperial Forestry, University of Oxford, Oxford.*
- Delgado C., G. Couturier, L. Balcazar & A. Chichipe. 2023. Insect pest of *Theobroma cacao* (Malvaceae) in the Peruvian Amazon. *Tropical Agriculture* 100: 110-114.
- Flowers, R.W. & C. De la Rosa. 2010. Ephemeroptera. *Revista Biología Tropical* 58: 63-93.
- Frimpong, E., I. Gordon, P. Kwapong & B. Gemmill-Herren 2009. Dynamics of cocoa pollination: tools and applications for surveying and monitoring cocoa pollinators. *International Journal of Tropical Insect Science* 29: 62-69.
- Groeneveld, J., T. Tschardt, G. Moser & Y. Clough. 2010. Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 183-191.
- Gutierrez, A.C. M.V. Micieli & A. Macia. 2023. Orden Blattodea. Pp. 24-32. En: Micieli, M.V., A. Macia & G.R. Spinelli (eds.) *Entomología Médica y Veterinaria: Biología y Sistemática de Artrópodos de Interés Médico y Veterinario en Argentina*. Libros de cátedra, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Herren, P. 2015. The pollination-ratio of cacao flowers in different production systems. *Forschungsinstitut für biologischen Lanbau, Sara Ana, La Paz*. Informe no publicado.
- Heuschkel, Z. 2013. ¿Qué contribuye la agricultura orgánica al desarrollo sostenible?, Proyecto de investigación Sara Ana, Proyecto: Comparaciones de sistema de producción de cacao a largo plazo/Instituto de Investigación para la Agricultura Orgánica (Forschungsinstitut für biologischen Landbau), Fundación Ecotop, Instituto de Ecología, Fundación PIAF-El Ceibo, Asociación de Organizaciones de Productores Ecológicos de Bolivia, Fundación PROINPA, La Paz.
- Indriati, G. Susilawati & M. Puspitasari. 2020. Insect diversity of cacao (*Theobroma cacao* L.) plantation under different shade trees in Pakuwon, Sukabumi. *IOP Conference Series Earth and Environmental Science* 418. DOI: 10.1088/1755-1315/418/1/012017
- IICA (Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura). 2017. Buenas prácticas del manejo del cacao. Pp. 11-14. En: Arvelo, M.A., D. González, S. Maroto, T. Delgado & D. Montoya (eds.) *Manual Técnico del Cultivo de Cacao*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.
- Jennings, S.B., N.D. Brown & D. Sheil. 1999. Assessing forestall canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 71(1): 59-73.

- Landeros-Sánchez, C., Moreno, J.C., Nikolskii, L. & O. Bakhlaeva. 2011. Impacto de la agricultura sobre la biodiversidad. pp. 477-491. En: Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. La biodiversidad en Veracruz. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Veracruzana, Veracruz.
- Limachi, M., K. Naoki & L. Armengot. 2018. Efecto de diferentes sistemas de producción de cacao de 3-4 años sobre la composición de un ensamble de hormigas terrestres. *Ecología en Bolivia* 53: 113-127.
- Martínez, D., J.L. Albín, J.C. Cabaleiro, T.F. Pena, F.F. Rivera & V. Blanco. 2009. El criterio de información de Akaike en la obtención de modelos estadísticos de rendimiento. Pp. 439-444. En: Memorias XX Jornadas de Paralelismo, La Coruña.
- Mazon, M., D. Sanchez-Angarita, F.A. Diaz, N. Gutierrez & R. Jaimez. 2018. Entomofauna associated with agroforestry systems of timber species and cacao in the southern region of the Maracaibo Lake Basin (Mérida, Venezuela). *Insects* 9(2): <https://doi.org/10.3390/insects9020046>
- Mazzi, D. & S. Dorn. 2012. Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology* 160(2): 97-113.: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00533.x>
- MMAyA (Ministerio de Medio Ambiente y Agua=. 2020. Guía de identificación y monitoreo de abejas polinizadoras de la castaña amazónica en Bolivia. FAO, La Paz.
- Naoki, K, I. Gómez, & M. Schneider. 2017. Selección de diferentes sistemas de producción de cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae) por aves en Alto Beni, Bolivia - una prueba de cafetería en el campo. *Ecología en Bolivia* 52: 100-115.
- Oksanen, J., G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. O'Hara, P. Solymos, M. Stevens, E. Szoecs *et al.* 2022. Community ecology package. R package version 2.6-4 <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Picucci, M.F. 2020. Evaluation of local and international Cacao (*Theobroma cacao* L.) cultivars in monoculture and agroforestry systems. Department of Geosciences and Natural Resource Management, University of Copenhagen, Copenhagen.
- R Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>
- Rafael, J.A., G.A. Melo, C.J. de Carvalho, S. Casari & R. Constantino. 2012. Insetos do Brasil. Diversidade e Taxonomia. Conselho Nacional de Ciencia e Tecnologia y Fundación de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas, editorial Holos XXI, Ribeirão Preto.
- Ramos, R.M. 2011. Estudio de la diversidad de insectos polinizadores en sistemas agroforestales de cacao y su relación con la productividad y diversidad de especies del dosel. Tesis de licenciatura en ingeniería agronómica, Universidad de San Pedro de Sula, San Pedro.
- Revelle, W. 2024. Psych: procedures for psychological, psychometric, and personality research. Northwestern University, Evanston, Illinois. R package version 2.4.3 <https://CRAN.R-project.org/package=psych>
- Schaefer, C. & A. Panizzi. 2000. Heteroptera of economic importance. 1ra Edic., CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9781420041859>
- Schneider, M., C. Andres, G. Trujillo, F. Alcon, P. Amurrio, E. Perez, E. Weibel & J. Milz. 2016. Cocoa and total system yields of organic and conventional agroforestry vs. monoculture systems in a long-term field trial in Bolivia. *Experimental Agriculture* 53: 351-374.
- Shein, D. & D. Burslem. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 18:18-26.
- Valladares, F. 2006. La disponibilidad de luz bajo el dosel de los bosques y matorrales ibéricos estimada mediante fotografía hemisférica. *Ecología* 20: 11-30.
- Vásquez, V., L. García, J. Olaya & M. Martínez. 2020. Insectos polinizadores en sistemas de producción de *Theobroma cacao* L. en la zona central del litoral ecuatoriano. *Ciencias Agrarias* 13(2): 23-30.
- Weisberg, S. 2019. An R companion to applied regression. 3ra. Edic., Sage publications, Los Angeles.
- Zegada L.J., I. Lafuente, K. Naoki & L. Armengot. 2020. Variación en la composición de visitantes florales de cacao (*Theobroma cacao*) entre cinco sistemas de producción en Sara Ana, Alto Beni, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 55(3): 145-159.
- Zeileis, A. & T. Hothorn. 2002. Diagnostic checking in regression relationships. *R News*2(3): 7-10.
- Zumbado, M.A. & D. Azofeifa. 2018. Insectos de importancia agrícola. Guía básica de entomología. Programa Nacional de Agricultura Orgánica, Heredia.

ANEXOS

Anexo 1. Diagrama de ajas y bigotes de comportamiento de las diferentes variables dependientes con la variedad de cacao. SA: Sistema agroforestal sucesional, AO: Agroforestal orgánico, AC: Agroforestal convencional, MO: Monocultivo orgánico, MC: Monocultivo convencional, BAR: Barbecho.



Anexo 2. Análisis de correlación de variables mediante el método Spearman. Se consideró correlación alta a valores superiores a ± 0.5 . FLA: Flores abiertas, HO: Hojarasca, SD: Suelo desnudo, HE: Herbáceas, FD: Frutos en descomposición, TEM: Temperatura del ambiente, HUM: Humedad relativa del ambiente.

	FLA	HO	SD	HE	FD	TEM	HUM	IIC
FLA	1	0.43	-0.40	-0.18	0.21	0.14	-0.15	0.19
HO		1	-0.92	-0.32	0.17	0.19	-0.24	0.13
SD			1	-0.06	-0.23	-0.23	0.27	-0.15
HE				1	-0.17	0.06	-0.05	-0.05
FD					1	0.06	-0.07	0.28
TEM						1	-0.98	0.19
HUM							1	-0.19
IIC								1

Anexo 3. Abundancia, riqueza, dominancia e índice de diversidad de entomofauna registrada en cada repetición de los tratamientos.

Tratamiento	Repetición	Abundancia (n)	Riqueza (S)	Dominancia de Simpson (D)	Índice de diversidad de Simpson inverso (Cinv)
AC	AC 1	131	7	0.699	3.204
AC	AC 2	75	8	0.786	4.343
AC	AC 3	105	7	0.745	3.898
AC	AC 4	128	7	0.771	3.923
AO	AO 1	151	7	0.674	3.429
AO	AO 2	168	7	0.605	2.644
AO	AO 3	152	8	0.755	3.912
AO	AO 4	176	7	0.733	3.526
AS	AS 1	164	8	0.768	3.890
AS	AS 2	149	8	0.572	2.362
AS	AS 3	118	8	0.754	3.822
AS	AS 4	112	7	0.775	4.095
Bar	B 1	73	7	0.793	4.369
Bar	B 2	185	6	0.689	3.152
Bar	B 3	54	6	0.732	3.611
Bar	B 4	96	6	0.769	3.868
MC	MC 1	160	8	0.557	2.289
MC	MC 2	124	8	0.687	3.211
MC	MC 3	97	8	0.720	3.360
MC	MC 4	148	7	0.690	3.163
MO	MO 1	144	8	0.699	3.223
MO	MO 2	249	7	0.528	2.300
MO	MO 3	201	8	0.576	2.410
MO	MO 4	295	8	0.568	2.387

Anexo 4. Variables ambientales. **FLA**: Flores abiertas, **IIC**: Índice de iluminación de copa, **HO**: Hojarasca, **SD**: Suelo desnudo, **HE**: Herbáceas, **FD**: Frutos en descomposición, **TEM**: Temperatura del ambiente, **HUM**: Humedad relativa del ambiente registradas en cada árbol de estudio o punto de muestreo.

N°	Tratamiento	Repetición (N° de parcela)	N° Arbol	FLA	IIC	HO	SD	HE	FD	TEM	HUM
1	AC	AC 14	1	20	2	98	0	0	2	36.14	53.91
2	AC	AC 14	10	10	2	90	0	2	8	35.88	51.04
3	AC	AC 14	15	20	2	90	0	0	10	25.14	76.54
4	AC	AC 14	34	10	2	95	0	0	5	36.21	49.79
5	AC	AC 14	6	25	2	95	0	0	5	25.55	76.75
6	AC	AC 14	9	15	2	93	0	2	5	25.40	76.35
7	AC	AC 16	1	40	3	90	0	5	5	31.73	64.81
8	AC	AC 16	11	10	2	98	0	0	2	26.16	76.25
9	AC	AC 16	20	10	2	95	0	0	5	26.12	76.34
10	AC	AC 16	23	20	2	100	0	0	0	32.19	65.88
11	AC	AC 16	26	15	2	95	0	0	5	26.32	76.35
12	AC	AC 16	3	40	2	98	0	2	0	32.22	66.00
13	AC	AC 3	11	30	2	95	0	0	5	35.41	52.52
14	AC	AC 3	15	35	2	95	0	0	5	25.55	76.08

15	AC	AC 3	25	25	2	98	0	0	2	25.44	75.66
16	AC	AC 3	31	40	2	93	0	2	5	35.68	51.80
17	AC	AC 3	4	15	2	90	0	0	10	25.40	76.73
18	AC	AC 3	E	40	2	98	0	0	2	36.22	50.83
19	AC	AC 4	10	30	2	90	0	0	10	32.28	64.56
20	AC	AC 4	25	35	2	100	0	0	0	25.82	75.75
21	AC	AC 4	3	17	3	95	0	3	2	32.61	64.42
22	AC	AC 4	5	35	2	89	0	1	10	32.35	64.24
23	AC	AC 4	7	30	2	98	0	1	1	26.34	75.72
24	AC	AC 4	9	40	2	96	0	2	2	26.14	77.21
25	AO	AO 11	1	10	2	95	2	2	1	35.84	51.65
26	AO	AO 11	10	10	2	95	0	3	2	37.57	48.71
27	AO	AO 11	15	10	2	98	0	2	0	35.38	53.83
28	AO	AO 11	24	70	2	98	0	2	0	34.84	55.83
29	AO	AO 11	29	10	2	95	0	5	0	35.33	55.35
30	AO	AO 11	34	10	3	93	0	2	5	37.22	49.45
31	AO	AO 20	1	40	2	95	0	5	0	25.68	77.62
32	AO	AO 20	11	19	3	90	0	5	5	25.56	77.19
33	AO	AO 20	20	17	2	93	0	2	5	25.35	77.78
34	AO	AO 20	23	40	2	93	0	5	2	25.47	75.95
35	AO	AO 20	26	20	2	98	0	2	0	25.41	77.50
36	AO	AO 20	3	30	2	94	0	5	1	25.52	79.28
37	AO	AO 5	11	20	2	91	2	5	2	37.32	48.97
38	AO	AO 5	13	15	2	78	7	15	0	36.69	49.51
39	AO	AO 5	15	25	2	93	2	5	0	35.60	54.05
40	AO	AO 5	31	10	3	93	2	3	2	37.00	51.17
41	AO	AO 5	4	20	2	95	0	5	0	35.60	53.51
42	AO	AO 5	R7	20	2	90	0	10	0	35.75	54.53
43	AO	AO 8	10	20	2	88	2	5	5	25.23	78.35
44	AO	AO 8	25	10	2	90	0	5	5	25.15	76.81
45	AO	AO 8	3	15	3	50	35	10	5	25.71	78.38
46	AO	AO 8	5	20	2	80	10	10	0	25.59	77.68
47	AO	AO 8	7	13	2	90	0	5	5	25.36	78.84
48	AO	AO 8	9	19	2	88	2	10	0	25.53	77.25
49	AS	AS 1	11	20	2	55	15	20	10	31.56	68.72
50	AS	AS 1	13	50	2	60	5	35	0	32.05	65.45
51	AS	AS 1	15	30	2	85	5	5	5	35.40	53.87
52	AS	AS 1	31	5	2	75	0	20	5	31.69	69.39
53	AS	AS 1	4	5	2	73	15	10	2	35.98	52.22
54	AS	AS 1	R7	10	2	85	0	5	10	36.23	51.65
55	AS	AS 15	1	20	2	90	0	5	5	25.16	77.68
56	AS	AS 15	10	15	2	93	0	2	5	25.62	77.52
57	AS	AS 15	15	79	2	93	0	2	5	25.62	78.47
58	AS	AS 15	24	21	2	92	0	3	5	25.46	80.02
59	AS	AS 15	29	24	2	10	75	5	10	25.45	78.27
60	AS	AS 15	34	30	2	85	0	10	5	25.40	75.53
61	AS	AS 17	1	25	3	78	2	15	5	31.51	68.11

62	AS	AS 17	11	20	2	93	2	5	0	36.18	52.85
63	AS	AS 17	20	15	2	86	2	10	2	35.95	52.10
64	AS	AS 17	23	40	2	90	0	10	0	31.75	65.71
65	AS	AS 17	26	30	2	80	5	15	0	35.98	52.64
66	AS	AS 17	3	45	2	63	2	30	5	31.96	67.05
67	AS	AS 9	10	20	2	93	0	5	2	25.17	74.62
68	AS	AS 9	25	13	2	88	5	5	2	25.37	76.65
69	AS	AS 9	3	30	2	90	0	10	0	25.58	76.66
70	AS	AS 9	5	30	2	86	2	10	2	25.96	75.14
71	AS	AS 9	7	33	2	60	15	20	5	25.31	79.51
72	AS	AS 9	9	36	2	96	0	2	2	25.26	80.02
73	Bar	B 12	P1	0	1	70	0	30	0	25.25	81.98
74	Bar	B 12	P2	0	1	60	0	40	0	25.36	79.24
75	Bar	B 12	P3	0	1	80	0	20	0	25.32	81.79
76	Bar	B 12	P4	0	1	90	0	10	0	25.39	79.80
77	Bar	B 12	P5	0	1	90	0	10	0	25.40	79.59
78	Bar	B 12	P6	0	3	95	0	5	0	25.19	76.95
79	Bar	B 21	P1	0	2	0	95	5	0	26.50	76.71
80	Bar	B 21	P2	0	2	0	98	2	0	26.54	76.12
81	Bar	B 21	P3	0	3	0	90	10	0	26.42	78.41
82	Bar	B 21	P4	0	2	0	98	2	0	26.16	78.81
83	Bar	B 21	P5	0	1	0	95	5	0	26.25	79.42
84	Bar	B 21	P6	0	2	0	90	10	0	26.05	77.66
85	Bar	B 22	P1	0	2	0	95	5	0	25.33	79.64
86	Bar	B 22	P2	0	3	0	90	10	0	25.45	78.87
87	Bar	B 22	P3	0	2	0	95	5	0	25.44	80.71
88	Bar	B 22	P4	0	2	0	98	2	0	25.41	80.22
89	Bar	B 22	P5	0	2	0	98	2	0	25.20	81.61
90	Bar	B 22	P6	0	2	0	90	10	0	25.35	81.79
91	Bar	B 25	P1	0	2	40	0	60	0	25.10	81.20
92	Bar	B 25	P2	0	2	50	0	50	0	25.17	75.64
93	Bar	B 25	P3	0	2	70	0	30	0	25.27	74.56
94	Bar	B 25	P4	0	2	80	0	20	0	25.18	76.29
95	Bar	B 25	P5	0	2	70	0	30	0	24.85	79.23
96	Bar	B 25	P6	0	2	80	0	20	0	24.94	79.82
97	MC	MC 18	1	45	3	86	2	2	10	34.64	56.22
98	MC	MC 18	10	10	3	90	0	5	5	34.23	55.93
99	MC	MC 18	15	10	3	95	0	0	5	32.68	67.03
100	MC	MC 18	24	5	3	95	0	0	5	32.24	68.16
101	MC	MC 18	29	35	3	92	0	5	3	32.24	65.97
102	MC	MC 18	34	20	3	88	0	2	10	34.69	54.97
103	MC	MC 2	11	10	3	88	0	2	10	25.62	75.20
104	MC	MC 2	13	10	3	70	5	15	10	25.75	75.23
105	MC	MC 2	15	30	3	85	0	5	10	25.12	77.35
106	MC	MC 2	31	20	3	95	0	0	5	25.93	75.06
107	MC	MC 2	4	24	3	85	0	5	10	25.30	78.45
108	MC	MC 2	R7	7	3	96	0	2	2	25.45	79.58

109	MC	MC 24	1	15	3	91	5	2	2	34.47	55.76
110	MC	MC 24	11	45	3	85	0	5	10	32.84	65.55
111	MC	MC 24	20	15	3	96	2	0	2	32.02	67.11
112	MC	MC 24	23	30	3	95	0	5	0	35.39	55.39
113	MC	MC 24	26	40	3	88	0	2	10	32.75	66.18
114	MC	MC 24	3	25	3	95	0	0	5	34.97	54.48
115	MC	MC 7	10	35	3	93	2	0	5	25.02	75.63
116	MC	MC 7	24	26	3	67	10	20	3	25.53	79.51
117	MC	MC 7	25	18	3	90	0	5	5	25.55	79.10
118	MC	MC 7	3	15	3	88	2	5	5	25.84	75.55
119	MC	MC 7	5	30	3	98	0	0	2	25.84	75.45
120	MC	MC 7	9	32	3	95	0	5	0	25.15	79.69
121	MO	MO 10	3	45	3	80	0	20	0	39.28	49.43
122	MO	MO 10	5	20	3	90	0	5	5	25.02	80.12
123	MO	MO 10	7	5	3	83	2	15	0	37.14	51.96
124	MO	MO 10	9	10	3	68	2	30	0	37.06	51.79
125	MO	MO 10	C4	8	3	95	0	5	0	25.37	79.15
126	MO	MO 10	C6	25	3	95	0	5	0	25.47	77.76
127	MO	MO 19	1	30	3	93	0	5	2	26.21	74.57
128	MO	MO 19	10	45	3	93	0	5	2	25.84	74.29
129	MO	MO 19	15	10	3	86	2	10	2	36.13	51.70
130	MO	MO 19	24	15	3	80	0	10	10	36.39	51.21
131	MO	MO 19	29	20	3	68	2	30	0	36.55	50.30
132	MO	MO 19	34	40	3	93	0	5	2	26.03	74.53
133	MO	MO 23	1	23	3	85	0	10	5	25.44	80.47
134	MO	MO 23	11	25	3	77	0	20	3	36.78	50.28
135	MO	MO 23	20	25	3	83	0	15	2	37.27	51.43
136	MO	MO 23	23	18	3	80	0	15	5	25.56	80.44
137	MO	MO 23	26	20	3	73	5	20	2	36.92	51.33
138	MO	MO 23	3	20	3	70	10	15	5	25.34	78.10
139	MO	MO 6	11	45	3	90	0	7	3	25.95	76.44
140	MO	MO 6	13	35	3	87	3	5	5	25.87	74.25
141	MO	MO 6	15	25	3	50	5	40	5	36.17	50.88
142	MO	MO 6	19	25	3	45	10	40	5	36.40	51.55
143	MO	MO 6	31	30	3	96	2	2	0	25.73	74.14
144	MO	MO 6	4	15	3	45	10	35	10	35.99	52.60