

## Efecto de diferentes sistemas de producción de cacao de 3-4 años sobre la composición de un ensamble de hormigas terrestres

Effect of different 3-4 year old cacao farming systems over the composition of terrestrial ants assemblage

Miguel Limachi<sup>1\*</sup>, Kazuya Naoki<sup>2</sup> & Laura Armengot<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Colección Boliviana de Fauna - Museo Nacional de Historia Natural, Calle 26 Cota Cota, La Paz, Bolivia.

\*Autor de correspondencia: miguelhormiga@gmail.com

<sup>2</sup>Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Calle 27 Cota Cota, La Paz, Bolivia

<sup>3</sup>Instituto de Investigaciones de Agricultura Orgánica (FiBL), Ackerstrasse 113, CH-5070 Frick, Suiza

### Resumen

Las hormigas son consideradas como uno de los componentes biológicos más importantes en términos de biomasa en los ecosistemas tropicales y agroecosistemas como el del cacao. En la región del Alto Beni en Bolivia, se evaluó cómo cinco sistemas de producción de cacao (monocultivo convencional, monocultivo orgánico, agroforestal convencional, agroforestal orgánico y agroforestal sucesional) afectan a los ensambles de hormigas utilizando trampas de caída en los años 2011 y 2012. Durante el estudio se registraron 56 especies de hormigas, la mayoría perteneciente a grupos funcionales característicos de la vegetación de sucesión temprana. Se detectaron variaciones en la composición de ensambles de hormigas entre el sistema agroforestal más complejo (SAFS) y los otros sistemas de producción de cacao; sin embargo, no se observaron diferencias en la diversidad. Las parcelas de SAFS fueron caracterizadas por la mayor frecuencia de algunas especies de hormigas como *Atta cephalotes* y *Pheidole* sp3., y por la baja presencia de algunas especies comunes en otros tipos de cultivos de cacao como *Pogonomyrmex* sp. y *Camponotus* sp. El número de especies registradas aumentó de 43 en 2011 a 51 en 2012; este cambio fue caracterizado por la aparición de algunas especies como *Solenopsis* spp., *Paratrechina* sp. y *Pogonomyrmex* sp. La falta de correlación entre la diversidad de hormigas y la complejidad de los sistemas de producción de cacao es probablemente debida a que estos cultivos tienen solamente 3-4 años de edad, y por lo tanto aún no han desarrollado una marcada diferencia de estructura vegetal.

**Palabras clave:** Alto Beni, Ensamblajes de hormigas, Sistemas de producción agrícola.

### Abstract

Ants are considered one of the most important biological components, in terms of biomass, in tropical ecosystems and agroecosystems such as cacao farms. In the Alto Beni region of Bolivia, we evaluated how five cacao production systems (conventional monoculture, organic monoculture, conventional agroforestry, organic agroforestry, and successional agroforestry) affect ant assemblages using pitfall traps in 2011 and 2012. During the study, we recorded 56 ant species, most of which belonged to functional groups typical of early successional vegetation. The ant species composition varied between the most complex agroforestry system (SAFS)

and the other cacao production systems; however, no differences in species diversity were observed. The SAFS system was characterized by higher frequency of some ant species such as *Atta cephalotes* and *Pheidole* sp3., and by the low presence of some common species in other cacao production systems such as *Pogonomyrmex* sp. and *Camponotus* sp. The number of species recorded increased from 43 species in 2011 to 51 species in 2012; this change was characterized by the appearance of some species such as *Solenopsis* spp., *Paratrechina* sp., and *Pogonomyrmex* sp. The lack of correlation between ant diversity and the complexity of the cacao production system is probably due to their young age, between 3-4 years, and lack of development of marked differences in vegetation structure.

**Keywords:** Agricultural production systems, Ant assemblages, Alto Beni.

## Introducción

La conservación de la biodiversidad es una de las agendas importantes del siglo XXI (Millennium Ecosystem Assessment 2005). La degradación de hábitats por medio de la deforestación y el cambio de cobertura de la tierra son las principales amenazas que afectan la biodiversidad (Groom *et al.* 2006). Desde hace aproximadamente dos décadas, Bolivia sufre una alta tasa de pérdida del bosque primario (FAO 2010) y una gran extensión de las áreas boscosas en Bolivia han sido deforestadas y convertidas en tierras agrícolas (Killeen *et al.* 2007). Esta conversión de la vegetación natural para aprovechamiento humano, ha tenido diversas consecuencias sobre la biodiversidad nativa, y los efectos producidos por los diferentes tipos de agricultura han sido sumamente variables: algunas tierras convertidas causan impactos devastadores sobre la biodiversidad, mientras otras siguen cumpliendo distintos roles para la conservación de especies del bosque (Hughes *et al.* 2002, Estrada & Coates-Estrada 2005). Por ejemplo, los cultivos arbóreos como los huertos frutales y las plantaciones de café y cacao, preservan una mayor biodiversidad. De la misma manera, los sistemas agrícolas que mantienen árboles nativos para sombra mantienen una mayor biodiversidad que los sistemas de monocultivo (Greenberg *et al.* 1997, Abrahamczyk *et al.* 2008); efecto contrario a los pastizales para la producción

de ganado, las plantaciones de árboles exóticos como las plantaciones de plátanos y los cultivos sin árboles que atentan contra la biodiversidad (Petit *et al.* 1999, Estrada & Coates-Estrada 2005, Harvey & González 2007).

Actualmente, existen 101.967 km<sup>2</sup> de plantaciones de cacao a nivel mundial, siendo uno de los cultivos comerciales más importantes en África occidental, sudeste de Asia, Centro y Sudamérica (FAOSTAT 2016). El cacao (*Theobroma cacao*, Malvaceae) es un árbol pequeño de 4-8 m de altura, que se originó en el sotobosque del bosque tropical húmedo de la Amazonía y fue diseminado por el hombre a lo largo de Mesoamérica (Clement *et al.* 2010, Thomas *et al.* 2012). Aunque la extracción de frutos de cacao de árboles silvestres sigue practicándose localmente, la mayoría de la producción del cacao en Bolivia se realiza en fincas familiares utilizando variedades comerciales (Bazoberry & Salazar 2008). A la vez, las plantaciones de cacao se consideran hábitats aptos para muchas especies de vida silvestre. Sin embargo, su importancia para la conservación de la fauna parece depender de la región y de las características de las plantaciones (Schroth & Harvey 2007, Clough *et al.* 2009).

En el Neotrópico se han realizado pocos estudios sobre la mirmecofauna en los diversos ecosistemas y muy pocos sobre agroecosistemas de cacao; a pesar de que las hormigas juegan un papel importante

como ingenieros del ecosistema (Jones *et al.* 1994, Folgarait 1998), influenciando procesos biogeoquímicos que pueden afectar la disponibilidad de recursos, los flujos de materiales, las condiciones de humedad y temperatura del suelo, que afectan a otros organismos y procesos del sistema (Gutiérrez & Jones 2006, Huhta 2007, Da Silva *et al.* 2009). Además, las hormigas son excelentes bioindicadores de disturbio de hábitat debido a su alta diversidad y abundancia, a la variedad de nichos que ocupan, a su rápida respuesta a cambios ambientales y a su identificación relativamente fácil; pudiendo ser útiles en la evaluación de respuestas bióticas frente a prácticas agrícolas como la fertilización, la fumigación y las quemas (Folgarait 1998, Peck *et al.* 1998, Graham *et al.* 2008).

Por otro lado, las hormigas son consideradas como el componente más importante de la biomasa de fauna en ecosistemas naturales tropicales (Lattke 2003, Armbrecht *et al.* 2006, Delgado *et al.* 2008). En ecosistemas boscosos, pueden llegar a representar hasta el 40 por ciento de la biomasa de la fauna presente. En los sistemas modificados por humanos, los ensambles de hormigas comprenden un complejo mosaico de especies dominantes y territoriales, con un conjunto distinto de especies asociadas y subordinadas (Leston 1971, Room 1971, Majer 1993, Majer & Delabie 1994); este patrón de organización de ensamble es similar a la que se encuentra en bosques naturales (Greenberg 2014).

En un estudio que comparó ensambles de hormigas entre diferentes sistemas de producción de cacao (Jacobi *et al.* 2014), se encontró que la diversidad de hormigas fue mayor en los sistemas agroforestales complejos, menor en los agroforestales simples y pobre en los monocultivos, mostrando la relación positiva que existe entre la complejidad de un cultivo y la diversidad de hormigas. De esta forma nace la pregunta de que si ¿sistemas de

producción de cacao recientes (3-4 años) presentan algún efecto sobre la diversidad y composición de hormigas? El objetivo del presente estudio es comparar la diversidad y la composición de los ensambles de hormigas en cinco sistemas diferentes de producción de cacao establecidos bajo condiciones experimentales.

## Área de estudio

El muestreo de hormigas se realizó en el ensayo de “Comparación de sistemas de producción de cacao a largo plazo” en la localidad de Sara Ana (región del Alto Beni), Departamento de La Paz, Bolivia (15°27'36"S - 67°28'17"O, 400 m) durante la primera semana de diciembre de 2011 y 2012. La temperatura media anual del área es de  $25.2 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  y la precipitación anual de  $1.441 \pm 243$  mm para Sapecho, a 19 km SE de Sara Ana (SENAMHI 2012). La época seca se extiende desde mayo hasta septiembre, lapso en el que llueve menos de 100 mm por mes. El ensayo fue establecido en 2008 después de un cultivo de maíz (*Zea mays*, Poaceae) con una cobertura vegetativa sobre el suelo (*Canavalia ensiformis*, Fabaceae). El ensayo compara cinco sistemas de producción de cacao: (1) monocultivo convencional sin sombra permanente con el uso de herbicidas y fertilización química (MC), (2) monocultivo orgánico sin sombra permanente (MO), (3) agroforestal convencional (AC), cacao y especies frutales y maderables con el uso de herbicidas y fertilización química; (4) agroforestal orgánico (AO), cacao y especies frutales y maderables y (5) sistema agroforestal sucesional (SAFS), que además de cacao presenta especies emergentes maderables, cítricos, yuca, café y otras especies silvestres. En el ensayo, se establecieron 20 parcelas de 48 x 48 m (2.304 m<sup>2</sup>), las cuales fueron divididas en cuatro bloques de cinco parcelas cada uno; en cada bloque, las cinco parcelas fueron asignadas a cinco diferentes sistemas de cacao, de manera aleatoria. Más información acerca

de cada sistema de producción de cacao, se encuentran en Naoki *et al.* (2017).

## Métodos

### Cuantificación de ensamblajes de hormigas

En la parte central de cada parcela (24 x 24 m), se instalaron cinco trampas de caída, dispuestas equidistantemente en forma de cruz, manteniendo más de 10 m entre las trampas. Para las trampas de caída se utilizaron vasos llenos (3/4) con alcohol al 70% y un poco de detergente, dispuesto al ras del suelo. Se dejaron las trampas por 24 horas y luego se recolectó cuidadosamente su contenido en viales con sus respectivos códigos. Este procedimiento se lo realizó en las 20 parcelas del ensayo de cacao. Las muestras fueron procesadas en laboratorio, realizando la limpieza, separación, montaje, identificación y etiquetado, y fueron depositadas en la Colección Boliviana de Fauna. La identificación de las hormigas se realizó utilizando las claves de Lattke (2004) y Fernández & Palacio (2006) a nivel de subfamilias y géneros. Para la asignación de morfotipos se utilizaron parámetros morfológicos propios de cada grupo genérico identificado; tales tareas se hicieron utilizando un estéreo microscopio Wild de 50x.

### Análisis estadístico

Para caracterizar los ensamblajes de hormigas, se calcularon la riqueza de especies, el índice recíproco de diversidad de Simpson y la composición de especies en cada parcela. Para calcular el índice recíproco de Simpson y la composición, se utilizó la proporción de trampas en las cuales una especie de hormiga cayó en cada parcela, sin importar el número de individuos colectados. Para cuantificar la composición de hormigas, se utilizaron análisis de correspondencia (CA en inglés) para reducir la dimensionalidad de los datos.

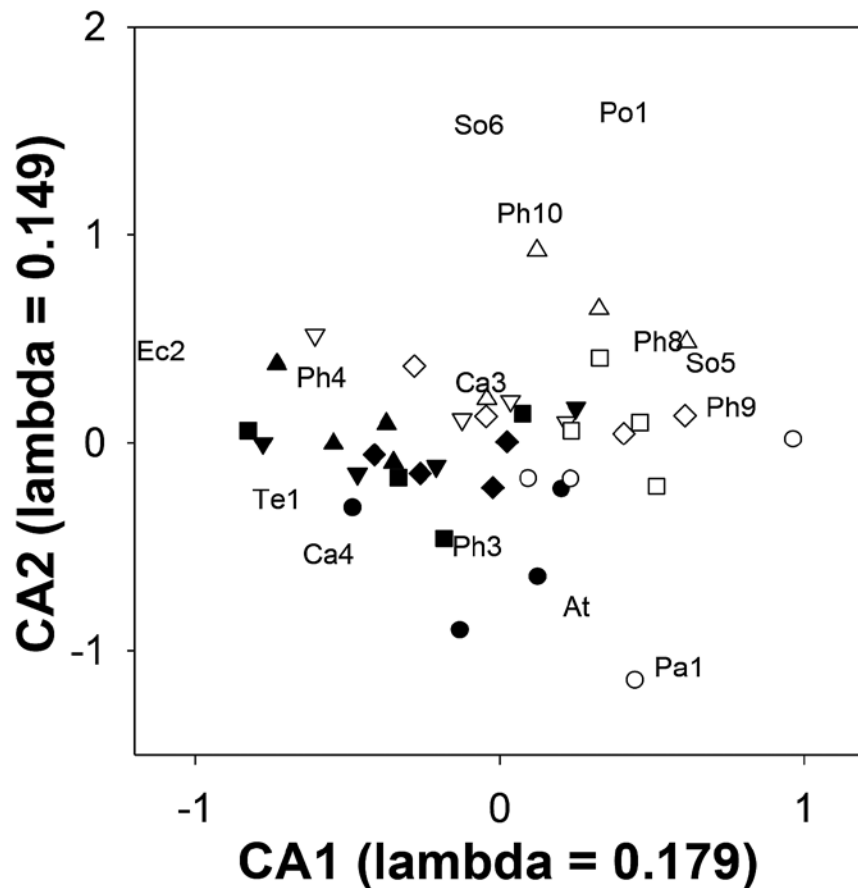
Para evaluar el efecto de los sistemas de producción de cacao sobre el ensamblaje de hormigas, se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs) con tres factores, considerando la riqueza de especies, la diversidad de Simpson y los valores de los primeros tres ejes del CA como las variables dependientes, y los tipos de cultivo de cacao, los años y los bloques de parcelas como factores. No se incluyeron las interacciones entre los años y los bloques ya que se consideraron como los factores de efecto aleatorio. Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.1 (R Development Core Team 2012), utilizando el paquete Vegan (Oksanen *et al.* 2013) para el cálculo de los índices de diversidad y la realización del CA.

## Resultados

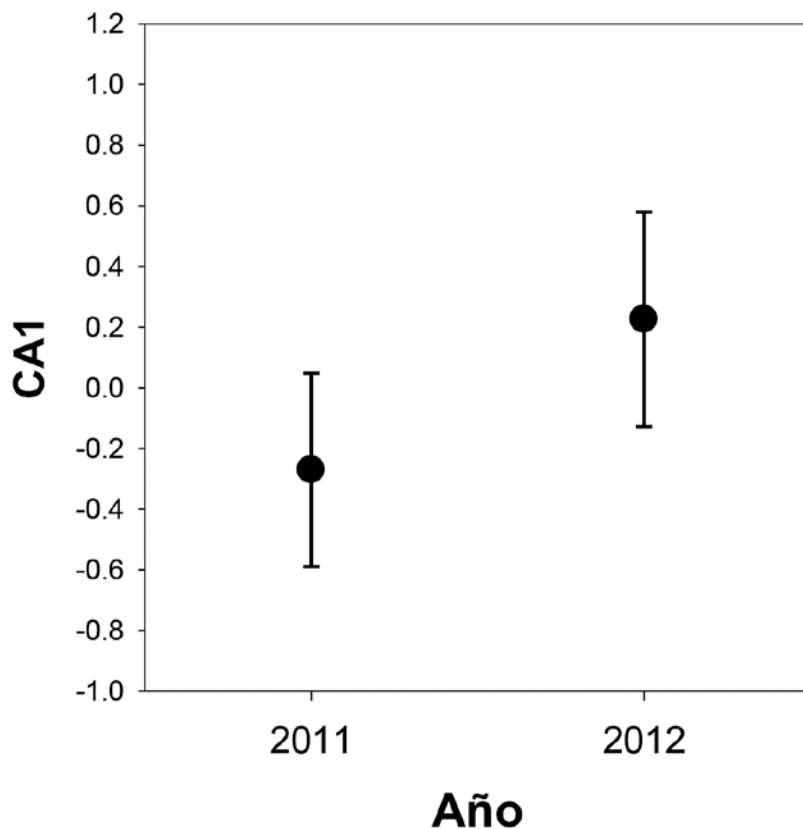
Durante el estudio, se registraron 945 individuos de 56 diferentes especies de hormigas (43 durante el 2011 y 56 durante el 2012), pertenecientes a seis subfamilias (Anexo 1). No se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies y el índice recíproco de diversidad de Simpson entre los sistemas de producción de cacao ( $F_{4,31} = 1.9$ ,  $P = 0.14$ ;  $F_{4,31} = 1.7$ ,  $P = 0.17$  para la riqueza de especies y la diversidad, respectivamente) ni entre años ( $F_{1,31} = 0.20$ ,  $P = 0.66$ ;  $F_{1,31} = 0.93$ ,  $P = 0.34$  para la riqueza de especies y la diversidad, respectivamente). Los ensamblajes de hormigas en las parcelas fueron ordenados por medio del análisis de correspondencia (Inercia 1.80; Eigenvalues:  $\lambda$  (CA1) = 0.179,  $\lambda$  (CA2) = 0.149 y  $\lambda$  (CA3) = 0.135 en Fig.1). Algunas especies fueron comunes y se registraron en todos los sistemas de cultivo y en ambos años: *Pheidole* spp. 1 y 2, *Camponotus* sp. 1, *Solenopsis* sp. 1, *Pachycondyla* spp. 1 y 2. El primer eje del análisis de correspondencia (CA1) varió entre años ( $F_{1,31} = 28.1$ ,  $P < 0.0001$  en Figs. 1 y 2). El año 2012 fue caracterizado por la aparición y el aumento de varias especies, respecto al

2011, como *Solenopsis* spp. 5 y 6, *Paratrechina* sp. 1, *Pheidole* spp. 8, 9 y 10, *Pogonomyrmex* sp. 1 y la ausencia de *Ectatoma* sp. 2, *Camponotus* sp. 4 y *Technomyrmex* sp. 1 (Fig. 1, Anexo 1). El segundo eje (CA2) varió entre los sistemas de producción de cacao ( $F_{4,31} = 11.0$ ,  $P < 0.0001$ ; en Figs. 1 y 3) y entre años ( $F_{1,31} = 12.5$ ,  $P = 0.0013$ ). La comparación de post-hoc de Tukey reveló que la diferencia en CA2 se encontró entre SAFS y los otros tipos de cultivos ( $P < 0.05$  para las cuatro parejas de comparación).

Las parcelas de SAFS fueron caracterizadas por la mayor frecuencia de algunas especies de hormigas como *Atta cephalotes*, *Pheidole* sp. 3, *Trachymyrmex* sp. 1 y por la baja presencia de algunas especies comunes en otros tipos de parcelas como *Pogonomyrmex* sp. 1, *Camponotus* sp. 3 y *Pheidole* sp. 4 (Fig. 1, Anexo 1). El tercer eje (CA3) varió entre los bloques ( $F_{3,31} = 5.0$ ,  $P = 0.006$ ) y entre los sistemas de producción de cacao ( $F_{4,31} = 3.2$ ,  $P = 0.026$ ).



**Figura 1.** Análisis de correspondencia de ensambles de hormigas: Símbolos: ▲ = monocultivo convencional, ▼ = monocultivo orgánico, ■ = agroforestal convencional, ◆ = agroforestal orgánico, ● = agroforestal sucesional; negro = 2011, blanco = 2012. At = *Atta cephalotes*, So = *Solenopsis* spp., Pa = *Paratrechina* sp., Ph = *Pheidole* spp., Po = *Pogonomyrmex* sp., Ec = *Ectatoma* sp., Ca = *Camponotus* sp. y Te = *Technomyrmex* sp.

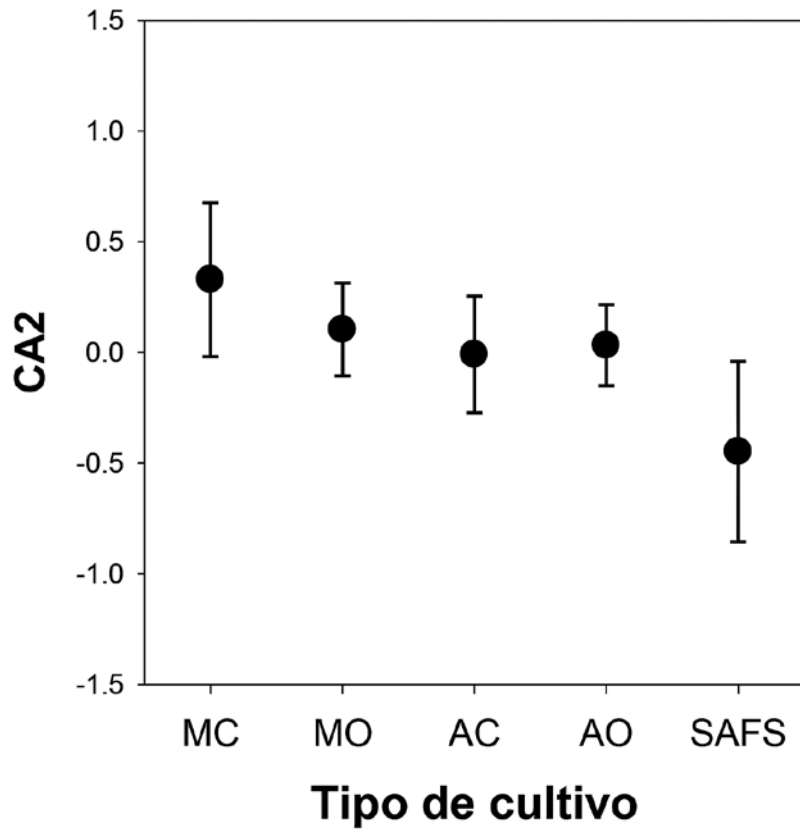


**Figura 2.** Diferencia de la composición de ensamblajes de hormigas (el primer eje del análisis de correspondencia) entre 2011 y 2012. Las barras de error indican la desviación estándar.

### Discusión

En este estudio diferentes sistemas de producción de cacao afectaron únicamente la composición de ensamblajes de hormigas, siendo distinta entre el sistema agroforestal sucesional (SAFS) y el resto de sistemas, pero no afectaron la diversidad. Este resultado difiere del estudio de mirmecofauna realizado en plantaciones maduras de cacao en la misma región del Alto Beni (Jacobi *et al.* 2014), donde se encontró una diversidad de hormigas de hojarasca significativamente mayor en los cultivos de SAFS respecto a monocultivos y también de los orgánicos respecto a los convencionales. Estos cultivos de cacao en

Sara Ana tenían en el momento del muestreo 3-4 años desde su implementación, por lo que no presentaban aun un marcado contraste en cuanto a composición, complejidad de los estratos de vegetación y otras condiciones que afectan a la mirmecofauna. Al respecto, Jaffé *et al.* (1986) indicaron que el ensamblaje de especies de hormigas en las plantaciones jóvenes de cacao aún no está bien establecido y los problemas de plagas y enfermedades son más frecuentes. Además, las parcelas de los diferentes sistemas de producción de cacao están ubicadas próximas entre sí en el ensayo de Sara Ana y las especies de hormigas que tienen rangos amplios de área de forrajeo, como *Pachycondyla crassinoda*, *Paraponera*



**Figura 3.** La variación de la composición de ensamblajes de hormigas (el segundo eje del análisis de correspondencia) entre los sistemas de producción de cacao. MC = monocultivo convencional, MO = monocultivo orgánico, AC = agroforestal convencional, AO = agroforestal orgánico, SAFS = agroforestal sucesional. Las barras de error indican la desviación estándar.

*clavata*, *Odontomachus* sp., *Atta cephalotes*, *Solenopsis* sp., *Labidus coecus* y *Gigantiops destructor*, pueden encontrarse en varios tipos de parcelas a la vez. De la misma forma este fenómeno podría estar ocurriendo con especies que provienen de la matriz circundante a las parcelas. Esta matriz es a la vez muy heterogénea ya que presenta barbechos de distintos tipos y edades. Adicionalmente, si bien no se encontró diferencia significativa en la diversidad de hormigas epigeas entre los sistemas agroforestales y monocultivos, se presume que el panorama sería distinto

con un diseño metodológico que permitiera estudiar a la comunidad de hormigas arbóreas exclusivas que no son capturadas por las trampas de caída.

La mayoría de las especies de hormigas encontradas en el ensayo de Sara Ana pertenece a grupos funcionales característicos a estados de sucesión, según la catalogación de Andersen (2000): especies del tipo pionero frecuentemente en asociación a monocultivos (Figura 1) (*Solenopsis* y *Forelius*), generalistas (*Solenopsis*, *Pheidole*, *Hypoponera*) y herbívoras (*Atta cephalotes*, *Cyphomyrmex*). Sin embargo,

también se registraron morfoespecies de funcionalidades más específicas y beneficiosas, como ser del tipo predador especialista de edafofauna (*Gnamptogenys*), que regulan a muchas poblaciones de micro artrópodos del suelo; cultivadores de hongos (*Apterostigma*), controladores de plagas (*Dolichoderus*), predadores de otros artrópodos (*Labidus coecus*), entre otros. Sin embargo, estas especies fueron obtenidas con una baja cantidad de individuos, como por ejemplo *L. coecus*, con un solo individuo registrado en el SAFS.

Una de las posibles razones de la asociación de *Trachymyrmex* sp. y en particular de *Atta cephalotes* con los SAFS es el carácter de gran herbívoro generalista (Hölldobler & Wilson 1999) y también las condiciones de sustrato conformado por una gama variada de hojas de diferentes especies que requiere el cultivo de hongos por estas hormigas defoliadoras (Wirth *et al.* 2003). Por lo tanto, las condiciones ofertadas por los monocultivos y los sistemas agroforestales simples en el ensayo no son adecuadas para estas especies.

Se observó un cambio en la composición de hormigas del 2011 al 2012 por la presencia de nuevos individuos que pertenecen a los géneros *Pheidole*, *Solenopsis*, *Paratrechina* y *Pogonomyrmex* y la ausencia de *Ectatoma* sp. y *Camponotus* sp. La mayoría de estas especies tiene hábito generalista y este ajuste no necesariamente indica el cambio direccional asociado a la sucesión vegetal, sino uno estocástico debido a la variación anual no direccional de un ensamblaje de hormigas.

Estudios de diversidad realizados con otros grupos de fauna en la misma zona y los mismos años, como las aves (Naoki *et al.* 2017) y anfibios (Aparicio *et al.* en prep.), muestran un efecto positivo respecto la complejidad de los sistemas de cultivo. Sin embargo, se pudo evidenciar que este no es el caso para las hormigas en estos sistemas de producción relativamente jóvenes. Por lo tanto, es necesario continuar con estas evaluaciones para poder determinar el tiempo en que los

sistemas de producción del cacao muestran tal efecto sobre la diversidad de hormigas.

## Conclusiones

Los diferentes sistemas de cultivo de cacao tuvieron efecto solamente en la composición en los ensamblajes de las hormigas y entre años, y no así en su diversidad. Especies como *Trachymyrmex* sp. y *Atta cephalotes*, se asociaron a sistemas complejos como el SAFS, haciendo que la composición de especies hormigas encontrada en dicho sistema se distinga de las demás. Por otro lado, el cambio de composición de hormigas entre años, corresponde a un efecto estocástico, más que a factores temporales o estructurales.

Así mismo se evidenció que gran parte de especies de hormigas registradas pertenecen a grupos funcionales característicos a los primeros estadios de la sucesión, y que se asocian sobre todo a los monocultivos. También se encontraron algunas especies de hábitos alimenticios más específicos, propios de ambientes en proceso más avanzados de complejización vegetal, como lo son el AF y el SAFS.

Se requiere más tiempo para que los sistemas de cultivos complejos como el SAFS cuenten con toda la variedad y cantidad de nichos asentados que permita mayor grado de colonización por especies de hormigas de hábitos especialistas y que lleven a cabo tareas importantes como de degradación, polinización, dispersión de semillas, entre otros.

Si bien en el presente estudio no se encontraron diferencias en cuanto a diversidad de hormigas entre distintos tipos de sistemas de cultivos de cacao de corta edad (3-4 años) y entre dos años contiguos (2011 y 2012), se recomienda realizar la misma comparación en un intervalo de tiempo mayor a cinco años, cuando los diferentes tipos de cultivos muestren mayor desarrollo y diferencias entre sí.



## Agradecimientos

El presente estudio fue realizado en el marco del programa SYSCOM, implementado por el Instituto de Investigación para la Producción Orgánica (FiBL), conjuntamente con los socios Ecotop, Instituto de Ecología y Píaf-El Ceibo. El estudio fue realizado con apoyo financiero de SDC, LED, Biovision y The Coop Sustainability Fund.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., M. Kessler, D.D. Putra, M. Waltert & T. Tscharntke. 2008. The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International* 18: 349-362.
- Andersen, A.N. 2000. Global ecology of rainforest ants. Pp. 25-35. En: Agosty, D., J.D. Majer, L. E. Alonzo & T.R. Schultz (eds.) *Ants, Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Biological Diversity Handbook Series*, Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Armbrecht, I., P. Chacón, M. Gallego & L. Rivera. 2006. Efecto de latecnificación del cultivo de café sobre las hormigas cazadoras de Risaralda (Capítulo 13). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. 480 p.
- Bazoberry, O.C. & C.C. Salazar. 2008. El cacao en Bolivia: una alternativa económica de base campesina indígena. Centro de Investigación y Promoción del Campesinado, La Paz. 282 p.
- Brown, W. L. 2000. Diversity of ants. Pp. 45-79. En: Agosty, D., J.D. Majer, L.E. Alonzo & T.R. Schultz (eds.) *Ants, Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Biological Diversity Handbook Series*, Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Clement, C.R., M. de Cristo-Araújo, G.C. d' Eeckenbrugge, A.A. Pereira & D. Picanço-Rodrigues. 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity* 2: 72-106.
- Clough, Y.H. Faust & T. Tscharntke. 2009. Cacao boom and bust: sustainability of agroforests and opportunities for biodiversity conservation. *Conservation Letters* 2: 197-205.
- Da Silva, M.K., E.F. Da Gama, A.C. Gama-Rodriguez, R.C. Mahado & V.C. Baligar. 2009. Soil and litter fauna of cacao agroforestry systems in Bahia, Brazil. *Agroforestry Systems* 76: 127-138.
- Delgado, S., C. Cobian & C. Ugarte. 2008. Distribución de la riqueza, composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre Laquipanpa. *Ecología Aplicada* 7: 89-103.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2005. Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man-made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14: 1719-1734.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010: main report. Naciones Unidas, Roma. 340 p.
- FAOSTAT. 2016. FAO statistical database. Available from: <http://faostat3.fao.org/home/index.html>. Accedido el 14 de mayo de 2018.
- Fernandez, F. & E.E. Palacio. 2006. Familia Formicidae Pp. 521-538. En Fernandez, F. & M.J. Sharkey (eds.) *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia*, Bogotá.
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.

- Graham, J.H., A.J. Krzysik, D.A. Kovacic, J.J. Duda, D.C. Freeman, J.C. Zak, W.R. Long, M.P. Wallace, C. Chamberlin-Graham, J.P. Nutter & H.E. Balbach. 2008. Ant community composition across a gradient of disturbed military landscapes at fort Benning. *Georgia Southern Naturalist* 7: 429-448.
- Greenberg, R. 2014. Biodiversity in the cacao agrosystem: shade management and landscape considerations. Smithsonian Migratory Bird Center, Washington, D C. 17 p.
- Greenberg, R., P. Bichier & J. Sterling. 1997. Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica* 29: 501-514.
- Groom, M.J., G.K. Meffe & C.R. Carroll. 2006. Principles of conservation biology. 3ra edic. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 793 p.
- Gutierrez, J. L. & C.G. Jones. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56: 227-236.
- Harvey, C.A. & J.A. González. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16: 2257-2292.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1999. The ants. The Belknap press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Hughes, J.B., G.C. Daily & P.R. Ehrlich. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* 5: 121-129.
- Huhta, V. 2007. The role of soil fauna in ecosystems: a historical review. *Pedobiologia* 50:489-495.
- Jacobi, J., M. Schneider, M.I. Pillco, S. Huber, S. Weidmann & S. Rist. 2014. La contribución de la producción del cacao orgánico a la resiliencia socio-ecológica en el contexto del cambio climático en el Alto Beni - La Paz. *Acta Nova* 6: 351-383.
- Jaffé, K., P.A. Tablante & P. Sanchez. 1986. Ecología de Formicidae en plantaciones de cacao en Barlovento, Venezuela. *Revista Theobroma* 16: 189-197.
- Jones, C.G., J.H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Killeen, T.J., V. Calderon, L. Soria, B. Quezada, M.K. Steininger, G. Harper, L.A. Solórzano & C.J. Tucker. 2007. Thirty years of land-cover change in Bolivia. *Ambio* 36: 600-606.
- Lattke, J. E. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Cap. 4. Biogeografía de las hormigas neotropicales. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. 65 p.
- Lattke, J.E. 2004. Clave para la determinación de hormigas neotropicales basados en las obreras. Pp. 117-148. En: Jaffé, K. (ed.) *El Mundo de las Hormigas*. Ediciones de la Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Leston, D. 1971. Ants, capsids and swollen shoot in Ghana: interactions and the implications for pest control. Pp. 205-221. En: Proceedings of International Cocoa Research Conference, Accra, 23-29 November 1969. Cocoa Research Institute, Tafo.
- Majer, J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on ant diversity. Pp. 115-141. En: La Salle, J. & I.D. Gauld (eds.) *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Oxford.
- Majer, J.D. & J.H.C. Delabie. 1994. Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forest at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux* 41: 343-359.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC. 86 p.

- Naoki, K., M.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., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens & H. Wagner. 2013. Vegan: community ecology package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Peck, S.L., B. McQuaid & C.L. Campbell. 1998. Using ant species (Hymenoptera: Formicidae) as a biological indicator of agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27: 1102-1110.
- Petit, L.J., D.R. Petit, D.G. Christian & H.D. W. Powell. 1999. Bird communities of natural and modified habitats in Panama. *Ecography* 22: 292-304.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena.
- Room, P.M. 1971. The relative distributions of ant species in Ghana's cocoa farms. *Journal of Animal Ecology* 40: 735-751.
- SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología). 2012. SisMet: la base de datos oficial del SENAMHI. <http://www.senamhi.gob.bo/sismet/index.php>. Accedido el 18 de septiembre de 2012.
- Schroth, G. & C.A. Harvey. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity and Conservation* 16: 2237-2244.
- Thomas, E., M. van Zonneveld, J. Loo, T. Hodgkin, G. Galluzzi & J. van Etten. 2012. Present spatial diversity patterns of *Theobroma cacao* L. in the Neotropics reflect genetic differentiation in pleistocene refugia followed by human-influenced dispersal. *PLoS ONE* 10: 1-17.
- Wirth, R., H. Herz, R.J. Ryel, W. Beyschlag & B. Hölldobler. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants: a case of study of *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer Science & Business Media, Berlin. 164 p.

Manejado por: Lilian Painter

Recibido en: 12 junio 2018

Aceptado el: 22 agosto 2018

**Anexo 1.** Lista de especies de hormigas registradas durante el estudio. El número indica la proporción de trampas donde fueron colectadas cada morfoespecie, organizado por sistemas de producción de cacao y años. Categorías de biología y grupo funcional son obtenidas según Brown (2000).

Subfamilia	Morfoespecie	MC			MO			AC			AO			SAFS			Biología	Grupo funcional
		2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012			
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	Forrjero generalista	Especialistas en clima tropical y frío
Dolichoderinae	<i>Dorynymex</i> sp.1	0	0.05	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Forrjero generalista	Oportunista
Dolichoderinae	<i>Forelius</i> sp.1	0	0	0.05	0	0.1	0	0.05	0	0	0.05	0	0	0.05	0	0	Forrjero generalista	Dolichoderinas dominantes
Dolichoderinae	<i>Technomyrmex</i> sp.1	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	Forrjero generalista	Oportunista
Dolichoderinae	<i>Technomyrmex</i> sp.2	0.05	0.05	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	Forrjero generalista	Oportunista
Ectoninae	<i>Eciton</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.05	0.05	Hormigas soldado	Especialistas en clima tropical
Ectoninae	<i>Labidus coectus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	Hormigas soldado	Especialistas en clima tropical
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.1	0.55	0.3	0.45	0.35	0.65	0.85	0.75	0.7	0.7	0.75	0.75	0.75	0.7	0.75	0.75	Forrjero generalista	Camponotinos subordinados
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.2	0.4	0.1	0.15	0.35	0.2	0.2	0.3	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.1	0.1	Generalistas subordinados	Camponotinos subordinados
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.3	0.35	0.35	0.1	0.05	0.45	0.4	0.3	0.2	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	Generalistas subordinados	Camponotinos subordinados
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.4	0.05	0	0.1	0	0.05	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	Generalistas subordinados	Camponotinos subordinados
Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	Generalistas subordinados	Camponotinos subordinados
Formicinae	<i>Gigantiops destructor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.05	Forrjeros sobre plantas	Forrjeros sobre plantas
Formicinae	<i>Paratrechina</i> sp.1	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0.15	Forrjero generalista	Oportunista
Myrmicinae	<i>Apterostigma</i> sp.1	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Atta cephalotes</i>	0.1	0.05	0	0	0.25	0.2	0.05	0	0.25	0.4	0.25	0.4	0.25	0.4	0.4	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical

Subfamilia	Morfoespecie	MC		MO		AC		AO		SAFS		Biología	Grupo funcional	
		2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012			
Myrmicinae	<i>Cephalotes</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.05	Consumidores de polen	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Cephalotes</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.05	Consumidores de polen	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Crematogaster</i> sp.1	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.1	0.05	0	Forrjero generalista	Mirmicinas generalistas
Myrmicinae	<i>Crematogaster</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	Forrjero generalista	Mirmicinas generalistas
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex</i> sp.1	0.2	0.35	0.1	0.1	0.25	0.55	0.3	0.25	0.15	0.25	0.25	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Cyphomyrmex</i> sp.2	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0.05	0	0.05	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Mlycocephurus</i> sp.1	0.8	0.4	0.3	0.4	0.45	0.55	0.45	0.3	0.25	0.35	0.35	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.1	0.95	0.75	0.8	0.5	0.9	0.7	0.95	0.15	0.45	0.6	0.6	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.2	0.7	0.7	0.6	0.6	0.95	0.75	0.65	0.7	0.7	0.8	0.8	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.3	0.1	0	0.15	0.1	0.1	0.15	0.15	0	0.2	0.3	0.3	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.4	0.65	0.15	0.4	0.4	0.35	0.05	0.2	0.4	0.2	0.1	0.1	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.5	0.4	0.15	0.05	0.15	0.25	0.1	0.2	0.15	0.05	0.3	0.3	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.6	0.05	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0.05	0	0	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.05	0.05	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina

Subfamilia	Morfoespecie	MC				MO				AC				AO				SAFS				Biología	Grupo funcional				
		2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012						
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.8	0.05	0.65	0	0.55	0.05	0.8	0	0.5	0	0.55	0	0.55	0	0.55	0	0.55	0	0.55	0	0.55	0	0.55	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina		
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.9	0	0.15	0.05	0	0.05	0.25	0	0.1	0	0.15	0	0.15	0	0.15	0	0.15	0	0.15	0	0.15	0	0.15	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina		
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.10	0	0.15	0.05	0.15	0	0.05	0	0.2	0.05	0	0.05	0	0.2	0.05	0	0.05	0	0.05	0	0.05	0	0.05	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalista mirmicina		
Myrmicinae	<i>Pogonomyrmex</i> sp.1	0.1	0.65	0	0	0.1	0.2	0	0	0	0.05	0.2	0	0	0	0.05	0.05	0	0.05	0	0.05	0	0.05	Forrageros generalistas y dispersores de semillas	Especialistas en clima cálido		
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.1	0.75	0.75	0.4	0.7	0.55	0.65	0.3	0.5	0.15	0.45	0.65	0.3	0.5	0.15	0.45	0.65	0.3	0.5	0.15	0.45	0.65	0.3	0.5	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.2	0.15	0.1	0.05	0	0.15	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1	0.05	0.1	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.3	0.05	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0.05	0	0	0	0	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.4	0	0	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0	0	0.05	0.05	0.05	0.05	0	0	0	0	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.5	0	0.1	0	0	0	0	0	0.1	0	0.15	0	0	0.1	0	0.15	0	0	0.15	0	0.15	0	0.15	0	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp.6	0	0.1	0	0.05	0	0	0	0.05	0	0.05	0	0	0.05	0	0.05	0	0	0.05	0	0.05	0	0.05	0	Recolectores de semillas, muchos omnívoros	Generalistas crípticos	
Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp.1	0.05	0	0.05	0.05	0.1	0.05	0.05	0.05	0.1	0.15	0.05	0.05	0.05	0.1	0.15	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1	0.15	0.15	0.15	Cultivadores de hongos	Especialistas en clima tropical	
Ponerinae	<i>Ectatoma</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.05	0.05	0	0	0.05	0	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	Predadores, también liban nectarios	Oportunista

Subfamilia	Morfoespecie	MC		MO		AC		AO		SAFS		Biología	Grupo funcional
		2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012	2011	2012		
Ponerinae	<i>Ectatoma</i> sp.2	0.35	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	Predadores, también liban nectarios	Oportunista
Ponerinae	<i>Gnaptogenys</i> sp.1	0	0	0.05	0.1	0.1	0	0.05	0	0.1	0	Predadores y excavadores	Especialistas en clima tropical
Ponerinae	<i>Hypoponera</i> sp.1	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	Forrajero generalista	Crípticos
Ponerinae	<i>Hypoponera</i> sp.2	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	Forrajero generalista	Crípticos
Ponerinae	<i>Odontomachus</i> sp.1	0.15	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0.1	0.05	Predadores	Oportunistas, predadores especialistas
Ponerinae	<i>Odontomachus</i> sp.2	0.05	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	Predadores	Oportunistas, predadores especialistas
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.1	0.65	0.7	0.45	0.4	0.35	0.7	0.5	0.5	0.45	0.3	Predadores	Predadores especialistas
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.2	0.2	0.15	0.3	0.1	0.3	0.6	0.4	0.7	0.5	0.4	Predadores	Predadores especialistas
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.3	0	0	0.05	0.1	0	0	0.15	0.05	0	0	Predadores	Predadores especialistas
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	Predadores	Predadores especialistas
Ponerinae	<i>Pachycondyla</i> sp.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	Predadores	Predadores especialistas
Ponerinae	<i>Paraponera clavata</i>	0	0	0	0.05	0.05	0	0	0	0.05	0	Predadores generalistas	Predadores generalistas
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	0.15	0.15	0.05	0.05	0.05	0.1	0.15	0	0.2	0.05	Predador generalista tropical	Especialistas en clima tropical
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	Predador generalista tropical	Especialistas en clima tropical