



Artículo

Efecto de un gradiente de complejidad de cultivos de cacao sobre la diversidad, composición y abundancia de la mesofauna degradadora de hojarasca en un ensayo a largo plazo en la localidad de Sara Ana, La Paz, Bolivia

Effect of a complexity gradient of cocoa crops on the diversity, composition and abundance of litter-degrading mesofauna in a long-term trial in the locality of Sara Ana, La Paz, Bolivia

Miguel Limachi^{1*}, **Kazuya Naoki**¹, **Johanna Rüegg**², **Thalía Flores**³ & **Noelia Perez**⁴

¹Instituto de Ecología, Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, Calle 27 Cota Cota, La Paz, Bolivia

²Instituto de Investigaciones de para la Agricultura Orgánica (FiBL), Ackerstrasse 113, CH-5070 Frick, Suiza

³Laboratorio Boliviano de Biotología y Desarrollo – BIOSBO, La Paz, Bolivia

⁴Universidad Católica Portuguesa, R. de Diogo Botelho 1327, 4169-005 Porto, Portugal

*Autor de correspondencia: miguelhormiga@gmail.com

Resumen

La hojarasca representa una importante fuente de materia orgánica que favorece la presencia de fauna edáfica como fuente de energía y nutrientes. En un ensayo de comparación de sistemas de cultivos de cacao a largo plazo, que contrasta su producción en monocultivos y sistemas agroforestales con manejo orgánico y convencional, se evaluó cómo dichos sistemas afectan a la diversidad, composición y abundancia de la mesofauna degradadora de hojarasca, utilizando bolsas de degradación con hojas de cacao y hojas mixtas, a lo largo de doce meses. Se registraron diez grupos (nueve órdenes y una clase) de mesofauna, de los cuales los más abundantes fueron los ácaros oribátidos (80% de individuos) seguidos por gasterópodos (6.8%), dípteros (3.4%), isópodos (3.2%), entre otros. El sistema de cultivo que presentó menor abundancia fue el monocultivo convencional, así mismo la diversidad varió solamente entre épocas del año, siendo la época seca más diversa respecto a la húmeda y la de transición. Por otro lado, la composición del ensamble de mesofauna varió entre los sistemas de cultivo como también entre épocas. En este estudio no se observó influencia de diferentes sistemas de cacao sobre la riqueza y diversidad de la mesofauna. Se recomienda incluir a futuro la macrofauna y ampliar el estudio a las capas orgánicas y de rizósfera.

Palabras clave : Agroforestería, Alto Beni, Fauna del suelo, Hojarasca, Sistemas de producción agrícola.

Abstract

Leaf litter represents an important source of organic matter that favors the presence of edaphic fauna as a source of energy and nutrients. In a long-term trial comparing cocoa farming systems, which contrasts cocoa production in monocultures and agroforestry systems with organic and conventional management, it was evaluated how these systems affect the diversity, composition and abundance of the leaf litter degrading mesofauna, using decomposition bags with cocoa leaves and mixed leaves, over twelve months. Ten groups (nine orders and one class) of mesofauna were recorded, of which the most abundant were oribatid mites (80.0% of individuals) followed by gastropods (6.8%), dipterans (3.4%), isopods (3.2%), among others. The cultivation system with the lowest abundance was conventional monoculture, and diversity varied only between seasons, with the dry season being more diverse than the wet and transition seasons. On the other hand, the composition of the mesofauna assemblage varied between crop systems as well as between seasons. In this study, we found no influence of different cocoa systems on the richness and diversity of mesofauna. We recommend to include macrofauna in the future, and to extend the study to the organic and rhizosphere layers.

Key words: Agroforestry, Agricultural production systems, Alto Beni, Leaf litter, Soil fauna.

Recibido: 23.07.23, Aceptado: 20.03.24

Introducción

La hojarasca representa una importante fuente de materia orgánica sobre el suelo que favorece la presencia de la fauna edáfica gracias a que es fuente de energía y nutrientes por su contenido de carbono y nitrógeno que mejora las condiciones de hábitat y que varía de acuerdo con las

especies que hacen el aporte a esta (Da Silva *et al.* 2009). Su descomposición es un proceso importante para el mantenimiento y funcionamiento de los ecosistemas naturales y agroecosistemas, ya que libera carbono a la atmósfera y juega un papel fundamental en el ciclo de

nutrientes al suelo en formas que pueden ser utilizadas por las plantas y la producción microbiana (Duffy 2002, Chapin *et al.* 2011). La temperatura y la precipitación son los factores abióticos primordiales que afectan a la degradación (Tuomi *et al.* 2009), como también los factores físico-químicos es decir calidad de la materia vegetal y los organismos del suelo presentes (Bradford *et al.* 2016). Es así que, a pesar de que la mayoría de la descomposición de la materia orgánica es conducida por los microorganismos del suelo (Anderson & Ineson 1984, Lavelle *et al.* 1997), muchos estudios han demostrado que la edafofauna afecta a las tasas de descomposición (Hättenschwiler & Grasser 2005, Frouz & Simek 2009, Aubert *et al.* 2010), jugando un rol importante en la degradación de hojarasca, porque además de tener un efecto directo en la fragmentación y el consumo de hojarasca, puede modificar la estructura y la actividad de las comunidades microbianas (Hättenschwiler & Gasser 2005).

Conjuntamente, se ha visto que en los bosques tropicales, tanto el proceso de descomposición como la comunidad de artrópodos son remarcadamente heterogéneos (Kaspari & Yanoviak 2009), reflejando al mismo tiempo la variedad de la hojarasca (Townsend *et al.* 2008). De esta manera, se espera que diferentes grupos funcionales de artrópodos de hojarasca tengan distinto efecto en la descomposición de esta (Powers *et al.* 2009, Coq *et al.* 2010). Sin embargo, la descomposición no solo depende de esa única condición, sino también puede diferir entre suelos poco desarrollados donde se tiene poco establecimiento de la fauna edáfica y otros donde han sido transformados por algún tiempo ya, por esta misma (Frouz *et al.* 2015).

En la producción agrícola, los sistemas agroforestales, son una alternativa a la producción al de monocultivo, debido a que tienen un alto potencial de equilibrar la producción de alimentos (Schneider *et al.* 2016) y a aportar con servicios ecosistémicos como ser la biodiversidad (Naoki *et al.* 2017), la regulación del ciclo de agua (Niether *et al.* 2018) y el reciclaje de nutrientes a través de la hojarasca y los residuos de podas (Schneidewind *et al.* 2018). Es por esta razón que diferentes autores (Fassbender *et al.* 1985, Glover & Beer 1986, Russo & Budoski 1986) han demostrado el potencial que tienen los sistemas agroforestales para aportar biomasa y reciclar nutrientes a partir de la descomposición de hojarasca, la cual puede estar afectada por las especies arbóreas acompañantes utilizadas para sombra, mismas que aumentan la producción de frutos (Esche *et al.* 2023) y al mismo tiempo aportan una cantidad significativa de biomasa y nitrógeno al suelo (Schneidewind *et al.* 2018), como una forma eficiente de conservar la materia orgánica en cultivos a los

que no se adhiere fertilizantes externos (Guzman & Levy 2009).

En la medida en que estos sistemas se diferencien en la producción de biomasa aérea y de raíces, incluyendo componentes químicos como concentración de celulosa, lignina y polifenoles, que son difíciles de degradar por la comunidad descomponedora del suelo (Nyle & Weil 1999) también habrá una diferenciación en la tasa de descomposición (DaMatta & Rodríguez 2007). En los sistemas agroforestales, en comparación con el bosque natural, las actividades humanas de manejo agronómico y la selección de especies en el diseño influyen en los componentes abióticos y bióticos del agroecosistema causando cambios en dichos componentes, tanto en tiempo y espacio; por ejemplo, la disponibilidad de hojarasca en el tiempo. Esos cambios a su vez afectan la estructura y función de la biota del suelo (Liiri *et al.* 2012, Domínguez *et al.* 2014)

Uno de los grupos importantes en la biota del suelo es la mesofauna, que actúa como microingeniero del ecosistema y contribuye, de forma eficiente, en el mejoramiento de la aireación, la porosidad, la infiltración del agua y un mayor aporte de fuentes nutritivas (Seastedt & Crossley 1980, Socarras & Robaina 2011), que participa además en la mineralización del fósforo y nitrógeno (García-Álvarez & Bello 2004). A su vez, Usher *et al.* (2006) plantearon que muchos de los grupos que forman la mesofauna se consideran bioindicadores de la estabilidad y la fertilidad del suelo, debido a su sensibilidad a cambios naturales o antrópicos del medio edáfico, los cuales afectan a su composición, abundancia, incluso diversidad, llegando a afectar a la estabilidad y fertilidad del suelo (Scheu 2002). A su vez, si bien los efectos de la mesofauna sobre la descomposición son relativamente bien conocidos en bosques templados y en ecosistemas áridos, existe poca información acerca sobre los bosques tropicales (Castanho *et al.* 2012), menos aún en cultivos de estas zonas como el café o el cacao, siendo en este caso el de Villegas (2008), el único trabajo realizado en Bolivia, referente a degradación por micro y macrofauna en cacao bajo sombra, por lo que es necesario una mejor comprensión del proceso de la descomposición de la hojarasca y la participación de la fauna del suelo hacia la mejora de la productividad de sistemas de uso de la tierra (Knoepp *et al.* 2000, Wu *et al.* 2009, Meyer *et al.* 2011).

En Bolivia, desde 2008, en el municipio de Alto Beni del departamento de La Paz, se realiza el proyecto “Comparación a largo plazo de sistemas agrícolas en los trópicos para la producción del cacao (*Theobroma cacao* L.)” a cargo del Instituto de Investigaciones para la Agricultura Orgánica (FiBL: Forschungsinstitut für Biologischen Landbau), Frick (Suiza) y sus socios

bolivianos, uno de ellos el Instituto de Ecología. Este proyecto busca generar datos sólidos y científicos sobre las ventajas y desventajas de la agricultura orgánica en comparación con sistemas de producción convencional. Para esto se están investigando varios aspectos agronómicos, biológicos y ecológicos, uno de ellos de vital importancia es el de la fertilidad del suelo en relación a la diversidad edáfica y la degradación que realiza esta según el tipo de sistema de cultivo. Por lo que el presente trabajo pretende aportar con información de ¿cuál es el efecto de los distintos sistemas de cultivos de cacao sobre la riqueza, diversidad y abundancia de la mesofauna degradadora de hojarasca?

Área de estudio

La investigación 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"LS - 67°28'17"O, 390 m), durante marzo de 2021 hasta abril de 2022. Sara Ana se encuentra inmersa en las últimas estribaciones de los valles subandinos que corren paralelos a la Cordillera Oriental, constituyendo una zona de transición (ecotono) de los Andes a las tierras bajas de Bolivia (Montes de Oca 1989). La temperatura media anual es 26.9 °C. El mes más frío es en julio con la temperatura media diaria (24,5 °C), el mes más cálido es noviembre con la temperatura media diaria más alta (28.1 °C) (Ripa *et al.* 2021). La región tiene un clima tropical con verano húmedo, la precipitación promedio anual es de 1.645 mm, con una época de lluvias entre diciembre y marzo y una época más seca entre junio y agosto (SENAMHI 2021). 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). Este 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 (AS), que además de cacao presenta especies frutales, maderables y árboles de regeneración natural, tal como cultivos anuales y bianuales en los primeros años. En el ensayo, se establecieron 20 parcelas de 48 x 48 m (2.304 m²), las cuales fueron divididas en cuatro bloques de cinco parcelas cada uno; y a cada bloque, se le asignó de manera aleatoria los cinco tipos de sistemas de cultivo de cacao (para mayor información sobre el diseño experimental y los sistemas de producción de cacao, vea Schneider *et al.* 2016, Naoki *et al.* 2017).

Métodos

Instalación de las bolsas de hojarasca

Entre el 28 marzo al 7 de abril del 2021 se instalaron 384 bolsas con una malla de 2 mm de abertura la cual permite solamente la entrada de la mesofauna edáfica (Wang *et al.* 2009, Bao *et al.* 2015). El uso de bolsas de descomposición de hojarasca es un procedimiento estándar para determinar los efectos de los invertebrados del suelo en la degradación de la hojarasca (Hunter *et al.* 2002, Yang & Chen 2009, Meyer *et al.* 2011).

Las bolsas fueron llenadas con 15 g de hojas de cacao, otras con una de dos mezclas diferentes de hojas de las especies acompañantes características en los sistemas agroforestales, según el cultivo donde se instalarían (Tabla 1). La instalación se realizó a nivel de la capa de hojarasca justo abajo de cuatro árboles de la variedad IIA22 de cacao en cada una de las 20 parcelas. En el caso de los monocultivos (MC, MO), se colocó tres bolsas con hojarasca de cacao por árbol, con un subtotal de 96 bolsas. Para los sistemas agroforestales (AC, AO, AS), se instaló 6 bolsas, tres con hojarasca de cacao y otras tres con hojarasca mixta, por árbol, haciendo un subtotal de 288 bolsas.

Tabla 1. Composición de hojas que se utilizaron para los monocultivos (MC y MO), como para los sistemas agroforestales (AC y AO) y para los sucesionales (AS).

| Cacao (MC y MO) | Mezcla 1 (AC y AO) | Mezcla 2 (AS) |
|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Theobroma cacao</i> 15,0 g | <i>Theobroma cacao</i> 10.0 g | <i>Theobroma cacao</i> 8.0 g |
| | <i>Erythrina</i> sp. 3.0 g | <i>Garcinia humilis</i> 1.5 g |
| | <i>Musa paradisiaca</i> 1.0 g | <i>Swartzia</i> sp. 2.5 g |
| | <i>Inga</i> sp. 1.0 g | <i>Musa paradisiaca</i> 1.0 g |
| | Total 15.0 g | <i>Theobroma grandiflorum</i> 1.0 g |
| | | <i>Inga</i> sp. 1.0 g |
| | | Total 15.0 g |

Después de haber sido realizada la instalación de todas las bolsas bajo un esquema único en todas las parcelas, se hizo tres extracciones en distintos tiempos: una a los cuatro meses (agosto, época seca), la segunda a los ocho meses (diciembre, época húmeda) y la tercera a los 12 meses (abril, época de transición). Es decir, del total de 384 bolsas enterradas en la hojarasca, en cada medición se extrajo 128 unidades. Este procedimiento se realizó por tipo de sistema de cultivo, llegando a obtener cinco lotes de muestras en cada extracción. Para esto, las bolsas de degradación una vez sustraídas fueron puestas dentro de bolsas nylon más grandes y se fumigaron fuera de la parcela, cada una por cinco segundos con un insecticida (Baygon) para sacrificar toda la fauna edáfica colonizadora, cerrándolas inmediatamente para luego dejarlas por dos horas de manera que el insecticida haga efecto y sea fácil de separar los especímenes muertos de las hojas degradadas. Esta tarea se la realizó cuidadosamente dada la fragilidad de los invertebrados pertenecientes a dicho estrato edáfico, para esto se utilizó pinces finos y pinzas entomológicas flexibles.

Identificación taxonómica

En laboratorio, se hizo el trabajo de separación e identificación taxonómica de cada uno de los cinco lotes de muestras (cinco sistemas de cultivo). La clasificación de mesofauna se realizó hasta nivel de orden (exceptuando Diptera y Coleoptera, en los cuales solo se está tomando en cuenta las familias implicadas en degradación) y clase (Gastropoda), dado que, a esos niveles taxonómicos existe uniformidad en los hábitos alimenticios de degradación de materia orgánica. Para dicha tarea se utilizó un estereomicroscopio de 40x, textos de identificación de invertebrados como Triplehorn & Johnson (2005), Costa *et al.* (2006), entre otros, también bases fotográficas y colecciones de referencia obtenidas a partir de colectas previas en los trabajos de ajuste del método utilizado en la misma localidad de Sara Ana.

Análisis estadístico

Se elaboró el gráfico del esfuerzo de muestreo para visualizar cómo el tamaño de la muestra afectó la caracterización del ensamblaje de invertebrados edáficos. Se calcularon los índices inversos de diversidad de Simpson para diferentes tamaños de la muestra: 1 bolsa, 2 bolsas, 3 bolsas, hasta todas las bolsas instaladas y extraídas en tres tiempos dentro del mismo sistema de producción de cacao. Se utilizó el índice de Simpson, ya que es una de las medidas de diversidad más significativas y sólidas que existen (Magurran 2004). Las bolsas fueron seleccionadas aleatoriamente por el procedimiento de bootstrapping. El re-muestreo fue repetido a 1.000 veces, y se calcularon la media, la desviación estándar (DE) y el coeficiente de variación ($CV = DE / media$) de diversidad de Simpson para cada tamaño de la muestra. La relación entre el CV y

el tamaño de la muestra se graficó y evaluó visualmente para cada sistema de producción de cacao.

Para caracterizar la composición de la mesofauna, se calcularon la abundancia (el número de individuos), la riqueza de grupos (el número de grupos), el índice inverso de diversidad de Simpson en cada parcela para cada una de las tres extracciones (distintas épocas del año). Cabe aclarar que debido a la dinámica compleja que representa el movimiento permanente (entrada y salida de las bolsas) de la mesofauna, el enfoque en la interpretación de los resultados no se centra tanto en los tiempos de medición, sino más bien en la época del año donde se realiza cada uno de estos, la cual es un factor importante que determina la diversidad y abundancia de la mesofauna (Cabrera-Mireles *et al.* 2019).

Los índices fueron analizados por medio de los modelos lineales generalizados (GLMs) con los cinco sistemas de producción de cacao, las tres épocas del año, los dos tipos de hojarasca e interacción entre los sistemas y las épocas de año como las variables independientes. Se evaluó el ajuste de la distribución de errores a los supuestos de los modelos por medio del gráfico Q-Q y el gráfico de residuo. Inicialmente se utilizaron los GLMs con la distribución normal de los errores para la abundancia y la diversidad, y el GLM con la distribución de Poisson para la riqueza de grupos; sin embargo, al encontrar el problema de la sobre-dispersión de los errores, se utilizaron la distribución gamma y la función de enlace "identity" para la abundancia y la diversidad, y la distribución binomial negativa con enlace "log" para la riqueza de grupos.

La selección de las variables independientes se realizó por la comparación de modelos con el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (Burnham & Anderson 2002). Se crearon los modelos parciales mediante la simplificación del modelo global que contenía todas las variables independientes, y todos los modelos con $\Delta AICc < 2$ ($\Delta AICc = AICc$ del modelo focal - $AICc$ anidado más pequeño) fueron presentados como los mejores modelos (Symonds & Moussalli 2011). Se compararon los valores de las variables dependientes entre los sistemas de producción de cacao o las épocas de año mediante pruebas *post-hoc* de Tukey cuando se detectó efecto en los GLMs; este análisis se realizó por la estimación del intervalo de confianza al 95% para cada nivel de variable independiente.

La composición de mesofauna de cada parcela en cada época se ordenó por el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) por la disimilitud de Bray-Curtis, las tres dimensiones y 1.000 iteraciones, para su visualización. Después se comparó la composición de invertebrados entre los sistemas de producción de cacao, las épocas de año y los tipos de

hojarasca por medio del análisis multivariante de la varianza permutacional (PERMANOVA) con la disimilitud de Bray-Curtis. Este análisis permite analizar simultáneamente varias variables dependientes con la distribución no normal (p.e. la abundancia de varios grupos de invertebrados) y calcular el valor de P por medio de permutación de datos. En todos los sistemas de producción de cacao, más de 70% de individuos registrados fueron los oribátidos (Arachnida: Oribatida). Aunque son pequeños y no representan la biomasa muy dominante, son muy numerosos en la abundancia y afectan el cálculo de disimilitud de Bray-Curtis. Por lo que para reducir una posible sobre-importancia de oribátidos los análisis de composición, el NMDS y el PERMANOVA, se realizaron con y sin este grupo.

Todos los análisis se realizaron con el programa R versión 4.3.1 (R Core Team 2023), utilizando el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2022) para el cálculo de los índices de diversidad y los análisis del NMDS y PERMANOVA, el paquete *MuMIn* (Barton 2023) para el cálculo de AICc y el paquete *emmeans* (Lenth 2023) para la estimación del intervalo de confianza en los GLMs.

Resultados

Del total de bolsas, se colectaron 3.451 individuos en diez órdenes de invertebrados propios de la mesofauna edáfica degradadora de materia vegetal. El grupo más abundante fue oribátidos (80%) seguidos por gasterópodos (6.8%), dípteros (3.4%) isópodos (3.2%), coleópteros (2.7%), diplópodos (1.4%).

Análisis del esfuerzo de muestreo

El coeficiente de variación se redujo abruptamente mientras el tamaño de la muestra (el número de bolsas) se incrementó desde uno hasta 15 en el monocultivo convencional y hasta 25 en los agroforestales (Fig. 1). Con el tamaño de la muestra mayor a 15-25, no se observó la reducción fuerte del coeficiente de variación, sugiriendo que la diversidad del ensamblaje de mesofauna se quedó estable entre las muestras.

Abundancia

La abundancia de mesofauna varió entre los sistemas de producción de cacao y las épocas de año (Tabla 2, $\Delta AICc$ nulo = 20,2). Las pruebas *post-hoc* de Tukey por medio del intervalo de confianza al 95% indicaron que se observó la menor abundancia en MC, que no difería de AC y AO, pero era menor que MO y AS; además AO mostraba una abundancia significativamente menor que AS (Fig. 2a), indicando que ni el manejo (orgánico vs. convencional) ni el sistema de producción (agroforestal vs. monocultivo) tuvo un efecto. Estacionalmente se observó la mayor abundancia en época húmeda (diciembre) que en época seca (agosto) (Fig. 2b).

Riqueza de grupos

Ninguna variable considerada (el sistema de producción, la época de año, el tipo de hojarasca) explicó la variación en la riqueza de grupos de mesofauna (Tabla 3).

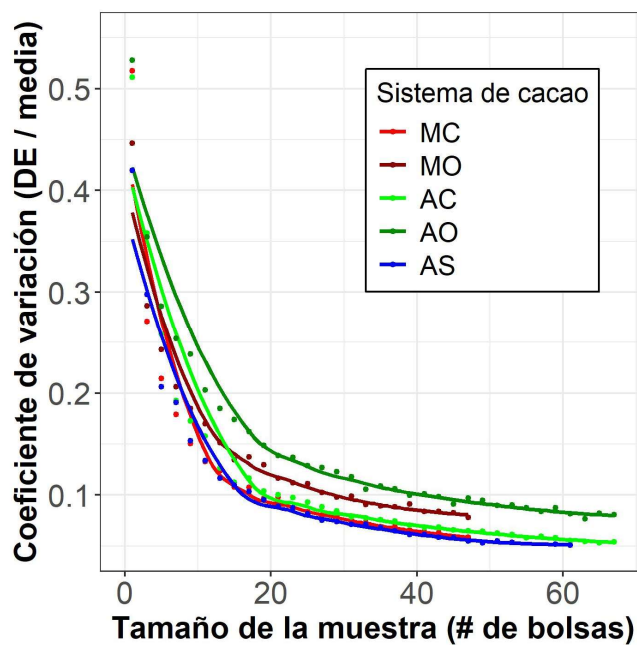


Figura 1. El efecto del tamaño de la muestra (el número de bolsas de hojarasca) en la variación de la diversidad de Simpson entre las muestras. El remuestreo de las bolsas fue repetido a 1.000 veces por el procedimiento de *bootstrapping*. Las líneas roja y morada son de monocultivos, y verde, verde amarillo y azul son de agroforestales.

Tabla 2. Comparación de los modelos para explicar la variación en la abundancia de mesofauna a nivel de parcela y época. Presenta todos los modelos cuyos $\Delta AICc < 3$ y el modelo nulo. Leyenda: k = número de parámetros, AICc = criterio de información de Akaike corregido, $\Delta AICc$ = diferencia de Akaike (AICc - AICc min), w = peso de Akaike.

| Modelo | k | AICc | $\Delta AICc$ | w |
|-----------------------------|---|-------|---------------|------|
| Sistema + Época | 8 | 552.1 | 0.0 | 0.67 |
| Sistema + Época + Hojarasca | 9 | 553.8 | 1.7 | 0.29 |
| Modelo nulo | 2 | 572.3 | 20.2 | 0.00 |

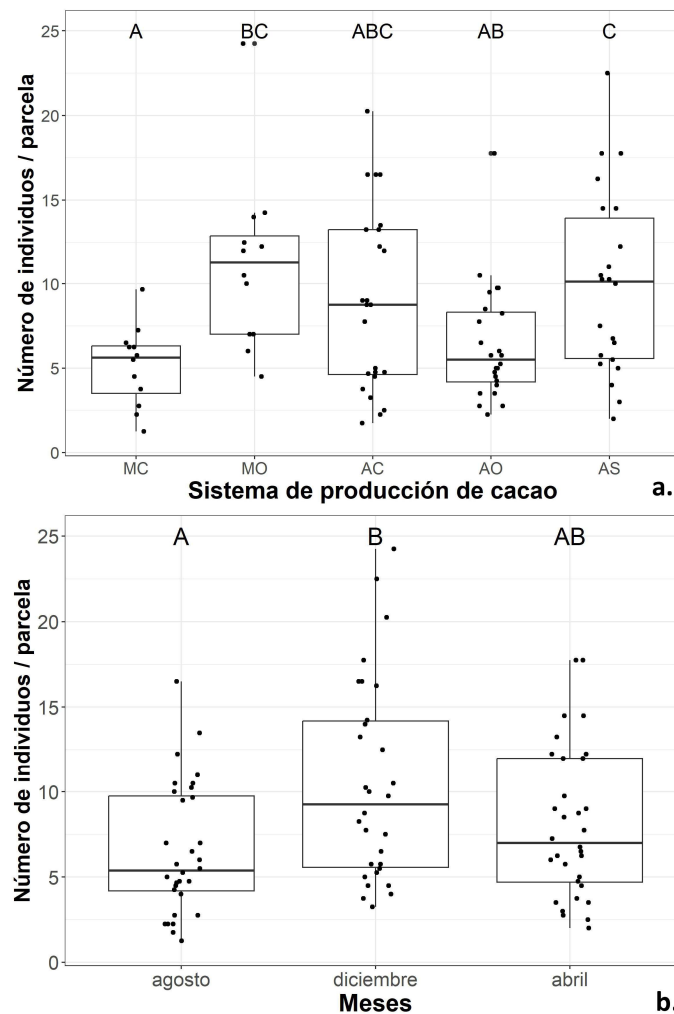


Figura 2. Diagrama de caja y bigote mostrando a. los efectos del sistema de producción de cacao y b. la época de año sobre la abundancia de mesofauna en la hojarasca: MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico, AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional. Las cajas representan el rango intercuartílico, las líneas centrales representan la mediana y los bigotes representan 1.5 veces el rango intercuartílico. Los puntos correspondientes a cada parcela y cada época de muestreo se presentan fluctuados (jitter) en sentido horizontal. Letras diferentes sobre las cajas indican diferencia por las pruebas post-hoc de Tukey.

Tabla 3. Comparación de los modelos para explicar la variación en la riqueza de grupos de mesofauna a nivel de parcela y época. Presenta todos los modelos cuyos $\Delta AICc < 3$ y el modelo nulo. Leyenda: k = número de parámetros, AICc = criterio de información de Akaike corregido, $\Delta AICc$ = diferencia de Akaike (AICc - AICc min), w = peso de Akaike.

| Modelo | k | AICc | $\Delta AICc$ | w |
|-------------|---|-------|---------------|------|
| Modelo nulo | 1 | 354.8 | 0.0 | 0.57 |
| Hojarasca | 2 | 356.4 | 1.6 | 0.26 |

Diversidad

La diversidad en mesofauna varió entre las tres épocas (Tabla 4); según prueba *post-hoc* de Tukey, la diversidad fue menor en época húmeda que época seca (Fig. 3). Aunque el

mejor modelo incluyó el tipo de hojarasca, prueba post-hoc de Tukey no detectó la diferencia en la diversidad entre dos tipos de hojarasca (cacao y mixta). Así mismo, el sistema de

producción no tuvo efecto en la diversidad, indicando que los mismos grupos estaban presentes en todos los sistemas.

Composición

La composición del ensamblaje de mesofauna varió entre los sistemas de producción de cacao (PERMANOVA: pseudo- $F_{4,80}=3.6$, $P=0.002$, $R^2=0.13$) y entre las épocas (pseudo- $F_{2,80}=4.2$, $P=0.001$, $R^2=0.07$), pero no por la interacción entre los sistemas y las épocas (pseudo- $F_{8,80}=1.3$, $P=0.15$) ni por los tipos de hojarasca (pseudo- $F_{1,80}=0.7$, $P=0.61$). No se observó la separación muy clara en la composición de invertebrados entre los sistemas de producción de cacao, excepto el agroforestal orgánico (AO), el cual mostró cierta diferencia en NMDS2 (Fig. 4). Eso

podría provenir de la baja proporción de oribátidos en AO (Fig. 5a). La variación temporal parece resultar del incremento de la proporción de este grupo durante época húmeda (diciembre en Fig. 5b).

Al analizar la variación en la composición del conjunto de mesofauna sin oribátidos, se encontró algunos patrones adicionales. Se observó la diferenciación de los monocultivos respecto a los demás sistemas en ambas dimensiones de NDMS, especialmente el monocultivo orgánico (Fig. 6). Al mismo tiempo, se observó menor abundancia de gasterópodos y mayor abundancia de isópodos en comparación con los agroforestales (Fig. 7).

Tabla 4. Comparación de los modelos para explicar la variación en la diversidad de mesofauna a nivel de parcela y época. Presenta todos los modelos cuyos $\Delta AICc < 3$ y el modelo nulo. Leyenda: k = número de parámetros, AICc = criterio de información de Akaike corregido, $\Delta AICc$ = diferencia de Akaike (AICc - AICc min), w = peso de Akaike.

| Modelo | k | AICc | $\Delta AICc$ | w |
|-------------------|---|-------|---------------|------|
| Época + Hojarasca | 5 | 142.2 | 0.0 | 0.52 |
| Época | 4 | 142.9 | 0.7 | 0.37 |
| Modelo nulo | 2 | 149.8 | 7.6 | 0.01 |

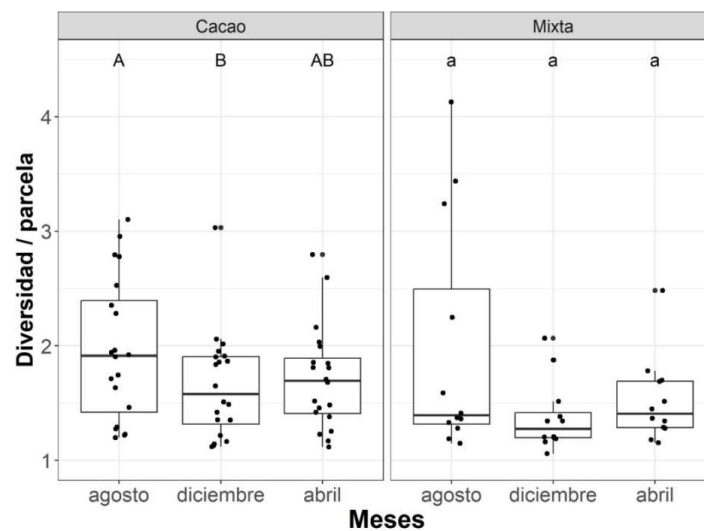


Figura 3. Diagrama de caja y bigote mostrando los efectos de la época de año y el tipo de hojarasca sobre la diversidad de mesofauna en la hojarasca. Ver la Fig. 2 para la descripción de las cajas, líneas centrales, bigotes y puntos. Letras diferentes sobre las cajas indican diferencia por las pruebas post-hoc de Tukey.

Discusión

Se conoce que la abundancia y diversidad de la mesofauna del suelo juega un papel vital en el proceso de mineralización de los nutrientes, a través del efecto de su propio metabolismo (Verhoef & Brussaard 1990, De Ruiter *et al.* 1993) y en este sentido, los ácaros oribátidos están entre los grupos de mesofauna más abundantes y dominantes de las comunidades del suelo, en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Bardgett & Cook 1998, Socarras 2013), además de tener una alta diversidad

específica (Linden *et al.* 1994, Behan-Pelletier 1999). Asimismo, aceleran la disposición de nutrientes y minerales de la hojarasca a las raíces de las plantas (Tiunov & Shew 2005, Wuang & Ruang 2015). No es la excepción la abundante presencia de este grupo en nuestro estudio ya que presenta una dominancia absoluta en las tres mediciones que se hicieron, confirmando que participan en todos los estados de descomposición de la materia vegetal, como lo indican Hågvar & Kjondal (1981).

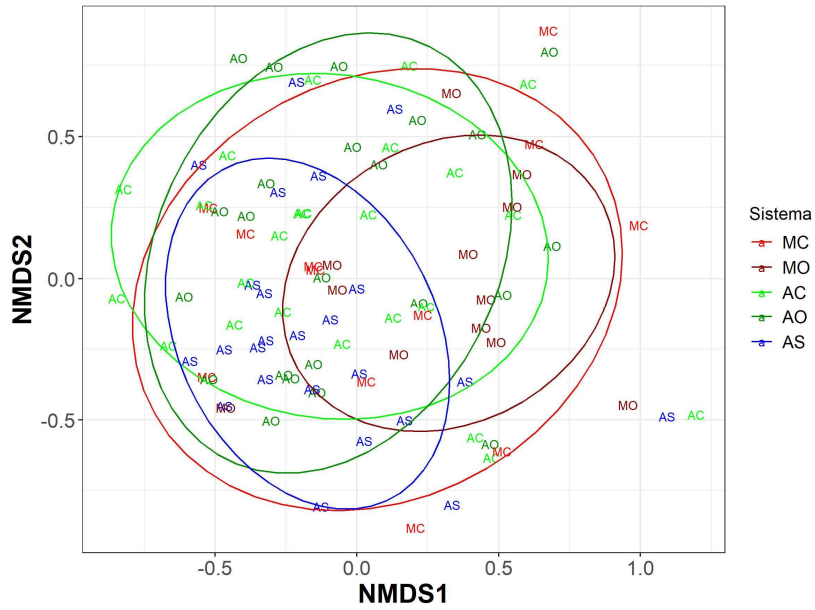
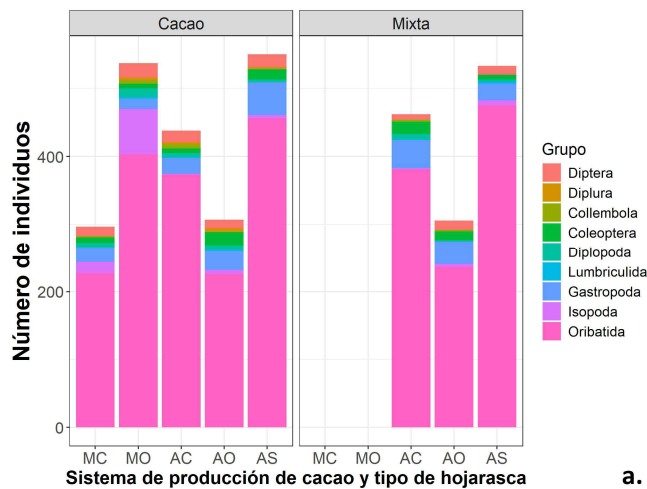
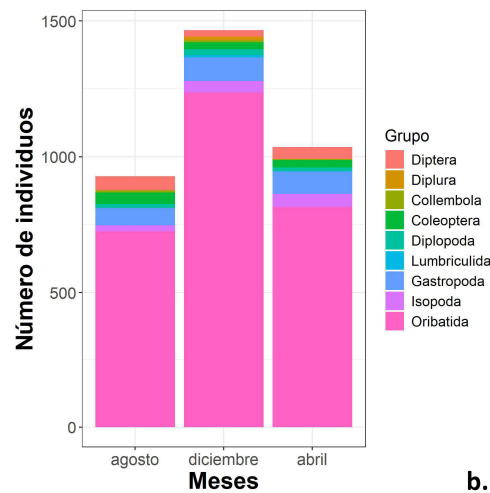


Figura 4. Ordenación de las parcelas de cinco sistemas de producción de cacao muestreadas en tres épocas de año. La ordenación se realizó por el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) con la disimilitud de Bray-Curtis.



a.



b.

Figura 5. Composición de los grupos colectados de mesofauna. a. En cinco sistemas de producción de cacao en las bolsas con dos tipos de hojarasca. MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico, AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional y b. en tres épocas del año: época seca (agosto), época húmeda (diciembre) y época de transición (abril).

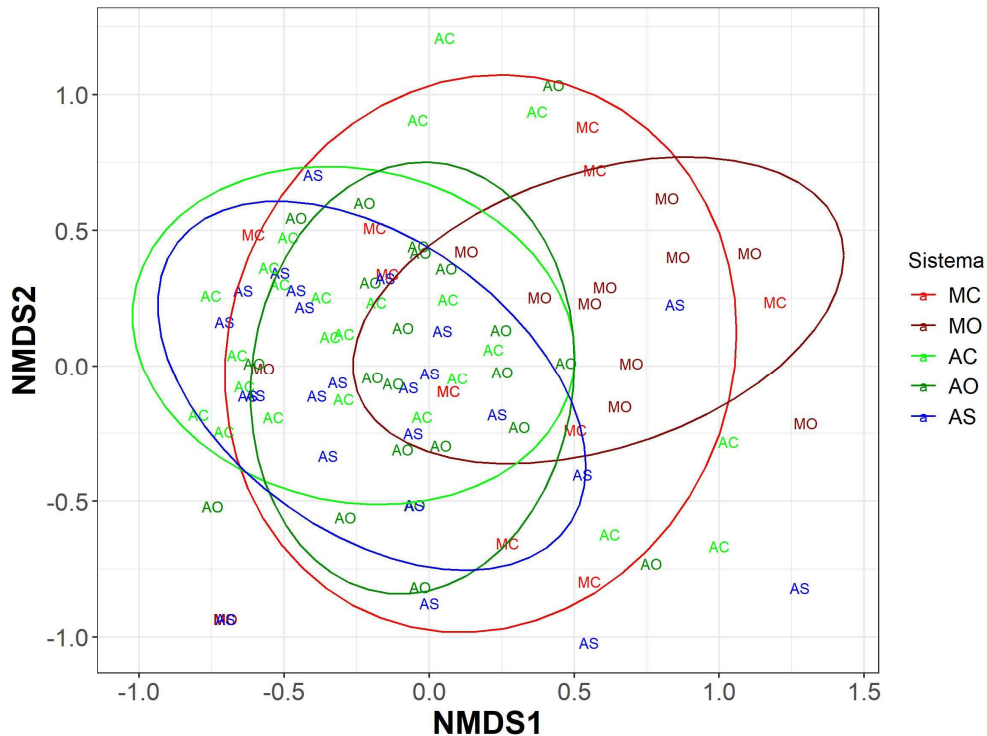


Figura 6. Ordenación de las parcelas de cinco sistemas de producción de cacao muestreadas en tres épocas de año. Se analizaron los invertebrados excepto oribátidos. La ordenación se realizó por el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) con la disimilitud de Bray-Curtis.

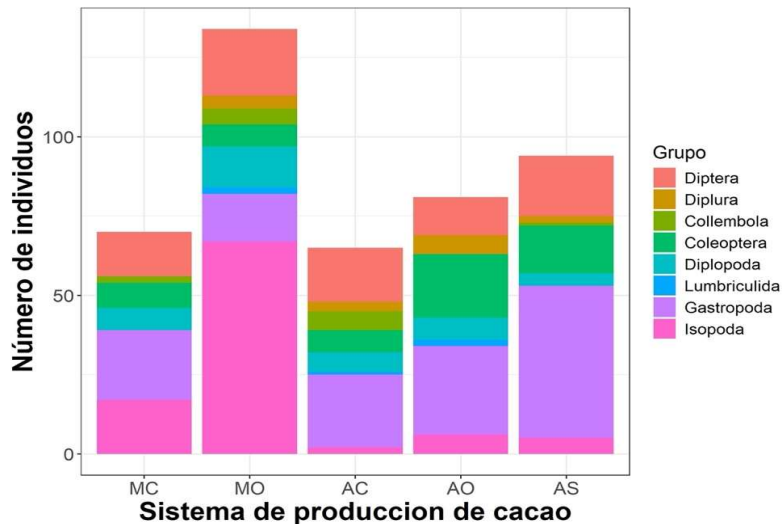


Figura 7. Composición de grupos de mesofauna colectados en cinco sistemas de producción de cacao en las bolsas con la hojarasca de cacao. MC: monocultivo convencional, MO: monocultivo orgánico, AC: agroforestal convencional, AO: agroforestal orgánico, AS: agroforestal sucesional.

Por su parte, los gasterópodos también son otro grupo dominante e importante para el funcionamiento del ecosistema del suelo (Ehlers *et al.* 2018) y a la vez diverso (Mancilla-Brindis *et al.* 2017, dos Santos *et al.* 2018). Las proporciones encontradas para este grupo son similares a las encontradas en Zulu *et al.* (2022), donde se reporta 6.3%, frente a 6.8% en nuestro estudio (Fig. 5). Cabe resaltar que en algunos casos las abundancias de los gasterópodos son mayores (>70%) en otros sustratos como el epígeo, por encima de otros grupos como Insecta y Arachnida, como se

detalla en Mancilla-Brindis *et al.* (2017). Rangel-Ruiz & Gamboa-Aguilar (2006) señalaron a la clase Gastropoda como un grupo más diverso y abundante, que aprovecha los micro ambientes formados a partir de la alta humedad y temperatura moderada durante la mayor parte del año. La acción de los gasterópodos además de las cochinillas (Isópoda), posibilita que los procesos de descomposición de materia orgánica y reciclaje de nutrientes en el suelo sean más efectivos y rápidos (Cabrera *et al.* 2022), facilitando que estos dos grupos tengan altas poblaciones sobre todo en

sistemas de cultivos complejos (Matienzo *et al.* 2015) con cobertura vegetal diversa, que trae consigo una hojarasca más heterogénea, mayor nivel de macronutrientes en el suelo y un incremento de los recursos a ser aprovechados por estos organismos (Botina *et al.* 2012, Pinzón *et al.* 2014, Baoming *et al.* 2021).

Abundancia

La abundancia varió entre sistemas de cultivos y épocas de año, los cuales son factores que determinan los niveles de presencia de estos grupos edáficos como también se corrobora en Cabrera-Mireles *et al.* (2019). Al mismo tiempo, se observó menor abundancia en MC respecto a MO y AS, y en AO respecto a AS (Fig. 2a), lo que sugiere que los hábitats de cobertura vegetal simple como el monocultivo convencional en nuestro caso, albergan menor cantidad de fauna edáfica, debido a que las comunidades están determinadas por la intensidad del cambio inducido respecto al ecosistema natural y por la habilidad de los organismos para adaptarse a esos cambios (Lavelle & Spain 2001, Zerbino *et al.* 2008). Por otro lado, sistemas de cultivo con mayor complejidad florística, asociación de especies, cultivos de cobertura, cercos vivos, pueden registrar mayores niveles de abundancia de fauna edáfica, como se constata en Matienzo *et al.* (2015), al igual que en nuestro estudio (Fig. 2a).

Organismos detritívoros como los diplópodos (milpies), isópodos (cochinillas), algunos coleópteros (escarabajos) y gasterópodos (caracoles) pueden ser utilizados para indicar el estado de perturbación en el medio edáfico; estos organismos son muy sensibles a los cambios físicos y químicos del suelo, así como a los cambios bruscos de temperatura y humedad en sus hábitats (Moore *et al.* 2004, Zerbino *et al.* 2008), característicos de sistemas de producción simples o de monocultivo, contrario a los sistemas agroforestales que presentan un microclima más estable (Niether *et al.* 2018). En Cabrera-Mireles *et al.* (2019) se evidencia que hábitats simples como pastizales o cultivos de caña, presentan menor abundancia no solo de mesofauna sino macrofauna edáfica respecto a sitios con vegetación natural. En este mismo sentido, los ácaros oribátidos son sensibles al contenido de materia orgánica, porcentaje de humedad, pH, uso de insecticidas (González 2001), mismos que en nuestro estudio han tenido menor presencia en el monocultivo convencional (Fig. 5), donde potencialmente la humedad ambiental es menor, ya que falta cobertura del suelo por la aplicación de herbicidas, no existen árboles acompañantes que equilibren la humedad y la temperatura (Niether *et al.* 2018), influyendo en una menor cantidad de nichos a colonizar (Mathieu *et al.* 2009). Además, la aplicación de fertilizantes químicos en estos cultivos podría afectar la composición de nutrientes, pH, deteriorar la estructura del suelo, su fauna (González 2019) y por lo tanto afectar la descomposición.

Riqueza de grupos

Aparentemente la riqueza de grupos de mesofauna encontrada es indistinta a la época del año, tipo de cultivo y tipo de hojarasca. Esto muy probablemente se deba a que el área de estudio se encuentra a una altitud baja donde no se cuenta con variaciones drásticas de humedad y temperatura entre épocas estacionales, como también biogeográficamente se encuentra en un eco tono (conjunción) (Montes de Oca 1989), es decir entre la selva pedemontana y el bosque de Yungas, que alberga gran diversidad de invertebrados. Pero también, es posible que se deba a que estos organismos al vivir dentro del suelo, sufran menos las inclemencias de las lluvias o bajas temperaturas a diferencia de los que viven sobre la superficie (Cabrera *et al.* (2009). Por otro lado, como se asevera en Limachi *et al.* (2018), el diseño de las parcelas del ensayo, el cual es relativamente pequeño (48 x 48 m), está jugando un papel crucial para que en algunos grupos como el de las hormigas y aparentemente también el de la fauna edáfica, no se aprecien diferencias.

En cuanto al tipo de hojarasca, si bien se sabe que el tipo de vegetación, variación de la estructura vegetal, junto a la densidad de las poblaciones de malezas, la cantidad y calidad y ubicación de los residuos de la vegetación presente determinan la proporción de los grupos funcionales de la fauna edáfica y la composición de sus comunidades (Cabrera *et al.* 2022), en este caso no se evidenció una influencia sobre la riqueza de los grupos descritos.

Diversidad

Si bien la riqueza no fue explicada por ninguna de las tres variables tomadas en cuenta (época, tipo de sistema y tipo de hojarasca), se encontró menor diversidad en época húmeda (diciembre) que en la seca (agosto). Esto se puede también evidenciar a través de las gráficas de abundancia (Tabla 2, Fig. 2b), en las que se ve claramente la mayor proporción de individuos cuantificados para el mes de diciembre, lo cual hace que las dominancias de ciertos grupos como los oribátidos hagan que los niveles de equidad disminuyan por tanto también los índices de diversidad. En los trabajos de Lok (2010), Lok *et al.* (2011) y Zulu *et al.* (2022), de la misma forma se encontraron valores similares, es decir mayores abundancias de diferentes grupos de macrofauna en época húmeda que en época seca. Dichos estudios concluyen que los resultados de la fauna edáfica, pueden variar grandemente de acuerdo a la época de muestreo, que es un factor principal que determina su diversidad y abundancia (Cabrera-Mireles *et al.* 2019).

Por otro lado, aunque se incluyó como el mejor modelo al tipo de hojarasca (cacao y mixta), este no detectó alguna diferencia de la diversidad entre los dos tipos. Sin embargo, se conoce que para la fauna edáfica el elemento más

importante en esta clase de ecosistemas es la producción de un mosaico de hojarasca por parte de las diferentes especies arbóreas, que constituye una fuente nutritiva y energética, y además de hábitat (Cabrera *et al.* 2022).

Composición

Si bien el análisis con PERMANOVA indica que existe variación de la composición entre sistemas de cultivo y entre épocas, no se distingue una diferenciación clara entre sistemas (Fig. 4), exceptuando para el sistema Agroforestal Orgánico, que está casi a la par del Monocultivo Convencional, pero solamente por la baja proporción de ácaros oribátidos, ya que las proporciones de los demás grupos de mesofauna están en las mismas cantidades respecto a los otros sistemas. Si bien los ácaros del suelo pueden encontrarse en altas densidades de varios cientos a miles por metro cuadrado de suelo (Neher & Barbercheck 1999, Borah & Kakati 2013), estos pueden no estar presentes en esas cantidades de un sitio a otro, dado que en general los ácaros presentan el carácter de gregarismo (Hoffman 1987), es decir que se agrupan en grandes cantidades en ciertos lugares dejando a otros con muy pocos individuos, de la misma forma en que lo hacen los colémbolos, otro importante grupo de la mesofauna edáfica.

Asimismo, la variación temporal (entre épocas) de los grupos, parece estar más influenciada por el aumento de los oribátidos, ya que las demás proporciones de los otros grupos de mesofauna, se mantuvieron poco variables. Se debe resaltar que los ácaros oribátidos, no solo son importantes por el rol ecológico que desempeñan, sino por su dominancia en número en la mayoría de las diferentes capas del suelo (Iglesias *et al.* 2019). Por otro lado, en los análisis de composición sin la presencia de los oribátidos (Fig. 6), se puede evidenciar la diferenciación de ambos monocultivos, pero mucho más del Monocultivo Orgánico que el Convencional. Cabe señalar que este primer sistema presenta varios parches de un cultivo de cobertura como es el frejol blanco nativo (*Neonotonia wightii*) en distintas partes de la extensión de las cuatro parcelas, creando un estrato diferenciado que proporciona un microhábitat con diferente temperatura y humedad, el cual estaría influenciando para que la fauna edáfica se desarrolle de diferente manera, no solamente en cuanto a la riqueza sino en la abundancia (Fig. 7). Scaglione *et al.* (2023), señala el mismo efecto sobre la fauna edáfica bajo cultivos de cobertura de *Vicia villosa* (Fabaceae), debido a la cantidad y calidad de secreción de varios tipos de exudados radicales (Lavelle *et al.* 1995), mismos que posibilitan un incremento en la densidad de los grupos de edafofauna del suelo, que se alimentan de los recursos vegetales suministrados o bien que se benefician de los micro-hábitats creados (Laossi *et al.* 2008). Por su parte, en el Sistema Agroforestal Sucesional, se observa gran abundancia de gasterópodos, respecto a los

otros cultivos, pudiendo atribuirse esto, principalmente a la humedad del suelo proporcionada por un mayor aporte de materia orgánica que se acumula en el estrato de hojarasca, posibilitando ambientes húmedos y ricos en residuos orgánicos que proveen condiciones favorables para los moluscos (Matamoros 2011).

Hay que resaltar también la mayor presencia de isópodos (cochinillas), y en parte también de los diplópodos en monocultivo orgánico respecto a los demás sistemas, debido a que son grupos con altos requerimientos de humedad y materia orgánica para su desarrollo, los mismos estarían facilitados por el microclima que provee en varios sitios el cultivo de cobertura y por las condiciones edafológicas que provee este mismo dado que es un fijador de nitrógeno atmosférico.

Finalmente, evidenciando que tanto los diferentes sistemas de cultivo como el tipo de hojarasca no influyeron en la riqueza y en la diversidad de la mesofauna degradadora de hojarasca, se presume que este aspecto estaría relacionado con la respuesta de estos grupos a las distintas prácticas agronómicas, como señalaran Usher *et al.* (2006) y Socarrás & Robaina (2011), ya que estos organismos comúnmente poseen una alta sensibilidad a las perturbaciones agrícolas (Matienzo *et al.* 2015), como ocurre con las distintas labores de manejo de las parcelas tanto en los monocultivos como también en los sistemas agroforestales, sumándose a esto otras actividades adicionales en el ensayo como peritajes, cursos, congresos, investigaciones, entre otras. Por otro lado, algunos estudios como el de Song *et al.* (2020), realizados en pasturas, han demostrado que la actividad de la comunidad de la mesofauna juega un rol sustancial de descomposición en la capa de la rizósfera que es más inferior a la de la hojarasca como tal, sugiriendo que la baja proporción de varios grupos encontrados como Collembola, Diplura, Lumbriculida y otros en el presente estudio, se debería a que estén mejor representados en la interface de la capa de hojarasca y la capa orgánica, como también en la misma rizósfera. Adicionalmente a esto la macrofauna estaría mejor representada en este estrato, dado que es la primera que ejerce una intervención fuerte en la descomposición mediante la fragmentación de la estructura vegetal de las hojas caídas (Toro *et al.* 2015), por lo que un estudio que incluya la participación de este otro grupo importante de la edafofauna mostraría un panorama conjunto más claro.

Conclusiones

Los diferentes sistemas de cultivo de cacao tuvieron efecto en la abundancia (número de individuos) y composición de los grupos de mesofauna degradadora presentes y no así en la riqueza y diversidad de grupos. Sin embargo, tanto la abundancia, la diversidad como también la composición, variaron entre épocas del año, siendo la más abundante pero

menos diversa a la vez en época húmeda (diciembre) respecto a la seca (agosto). A la vez, no hubo interacción entre tipos de sistemas de cultivo, épocas ni tipos de hojarasca. La variación temporal tanto en abundancia como en composición, pareciera deberse al incremento en proporción de los oribátidos para la época húmeda, dado que este es un grupo diverso y numéricamente dominante respecto a los otros.

Si bien en el presente estudio ha podido caracterizar a la comunidad de mesofauna edáfica presente en la capa de hojarasca en el ensayo a largo plazo de SysCom Sara Ana, y dado que se presume su alta sensibilidad a las perturbaciones agrícolas por las diferentes prácticas agronómicas que se realizan en todos los sistemas del ensayo, se ve por necesario complementar a futuro investigaciones que incluyan otros grupos edáficos como la macrofauna, con bolsas de otro número de malla, así también incorporar el análisis de los estratos inferiores como la capa orgánica, la rizósfera, incluyendo la variación que pueda existir en la interface de estas mismas.

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 PIAF- El Ceibo. El estudio fue realizado con apoyo financiero de COSUDE, LED, Biovision y The Coop Sustainability Fund. Agradecemos a los revisores por sus sugerencias que mejoraron este manuscrito.

Referencias

Anderson, J.M. & P. Ineson. 1984. Interaction between microorganisms and soil invertebrates in nutrient flux pathways of forest ecosystems. pp. 59-88. En: Anderson, J.M., A.D. Rayner & D.W.H. Walton (eds.) Invertebrate Microbial Interactions. Cambridge University Press, Cambridge.

Aubert, M., P. Margerie, J. Trap & F. Bureau. 2010. Aboveground–belowground relationships in temperate forests: plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology Management* 259: 563-572.

Bao, J., X. Yin, & X. Li. 2015. Study on the contribution of soil fauna to litter decomposition of *Rhododendron chrysanthum* in the Changbai mountain. *Acta Ecológica Sinica* 35: 1-12.

Baoming, G., Z. Jing, Y. Ruiping, J. Senhao, Y. Li & T. Boping. 2021. Lower land use intensity promoted soil macrofaunal biodiversity on a reclaimed coast after land use conversion. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 306: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107208>

Bardgett, R.D. & R. Cook. 1998. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology* 103: 263-76.

Behan-Pelletier, V.M. 1999. Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture Ecosystems and Environment* 74: 411-423.

Barton, K. 2023. MuMIn: Multi-Model inference. R package version 1.47.5. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

Borah, M. & L.N. Kakati. 2013. Abundance and distribution of soil Acarina in natural and degraded forest ecosystems at Pathalipam, Lakhimpur, Assam. *International Journal of Scientific & Engineering Research* 12: 1694-1709.

Botina, G.B., I.A. Velásquez, T. Bacca, F.J. Castillo & G.L. Dias. 2012. Evaluación de la macrofauna del suelo en *Solanum tuberosum* (Solanales: Solanaceae) con sistemas de labranza tradicional y mínima. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural* 16: 69-77.

Bradford, M.A., B. Berg, D.S. Maynard, W.R. Wieder & S.A. Wood. 2016. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology* 104: 229-238.

Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York.

Cabrera, M.H., C.F. Murillo, V.H. Gutiérrez, P.J. Yopihua, Z.D. Ortega & J.J. Villanueva. 2009. Abundancia y diversidad de artrópodos terrestres en sistemas de manejo de producción de mango Manila (*Mangifera indica* L.) en Veracruz. pp. 111-118. En: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Universidad Veracruzana, Colegio de Postgraduados, Universidad Autónoma Chapingo, Instituto Tecnológico de Úrsulo Galván, Instituto Tecnológico de Boca del Río (eds.) Avances en la Investigación Agrícola, Pecuaria, Forestal y Acuícola en el Trópico Mexicano, Veracruz.

Cabrera, G., J. Sánchez & D. de León. 2022. Macrofauna edáfica: composición, variación y utilización como bioindicador según el impacto del uso y calidad del suelo. *Acta Botánica Cubana* 221: 1-21.

Cabrera-Mireles, H., F.D. Murillo-Cuevas, J. Adame-García & J.A. Fernández-Viveros. 2019. Impacto del uso del suelo sobre la meso y macrofauna edáfica en caña de azúcar y pasto. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 22: 33-43.

Castanho, C.T., L. Lorenzo & A. Oliveira. 2012. The importance of mesofauna and decomposition environment on leaf decomposition in three forests in southeastern Brazil. *Plant Ecology* 213: 1303-1313.

- Chapin, S.F., A.M. Pamela & A.M. Harold. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer press, Nueva York.
- Coq, S., J.M. Souquet, E. Meudec, V. Cheynier & H.S. Trenschiwiler. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91: 2080-2091.
- Costa, C., S. Ide & C.E. Simonka (eds.). 2006. Insetos imaturos metamorfose e uidentificacao. Holos Editora, Sao Paulo.
- Damatta, F. & N. Rodríguez. 2007. Producción sostenible de cafetales en sistemas agroforestales del Neotrópico: una visión agronómica y eco fisiológica. *Agronomía Colombiana* 25:113-123.
- Da Silva, M.K., E.F. Da Gama, A.C. Da Gama, R.C. Machado & V.C. Baligar. 2009. Soil and litter fauna of cacao agroforestry systems in Bahia, Brazil. *Agroforest Systems* 76: 127-138.
- De Ruyter, P.C., J.C. Moore, K.B. Zwart, L.A. Bouwman, J. Hassink, J. Bloem, J.A. de Vos, J.C. Marinissen & W.A. Widden. 1993. Simulation of nitrogen mineralization in the belowground food webs of two winter wheat fields. *Applied Ecology* 30: 95-106.
- Dominguez, A., J.C. Bedano, A.R. Becker & R.V. Arolfo. 2014. Organic farming fosters agroecosystem functioning in Argentinian temperate soils: evidence from litter decomposition and soil fauna. *Applied Soil Ecology* 83:170-176.
- Dos Santos, J., A. Ramos, R. Junior, L. de Oliveira, D. Baretta & E.J. Cardoso. 2018. Soil macrofauna in organic and conventional coffee plantations in Brazil. *Biota Neotrópica* 18: e20180515. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0515>
- Duffy, J.E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99:201-219.
- Ehlers, S.M., M.K. Lucid, L. Robinson & S.A. Cushman. 2018. Beers, rains, and brawn as tools to describe terrestrial gastropods species richness on a montane landscape. *Ecosphere* 9: e02535
- Esche, L., M. Schneider, J. Milz & L. Armengot. 2023. The role of shade tree pruning in cocoa agroforestry systems: agronomic and economic benefits. *Agroforest Systems* 97:175-185.
- Fassbender, H.W., L. Alpizar, J. Heuvelodp, G. Enríquez & H. Folster. 1985. Sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica*) con laurel (*Cordia alliodora*) y café con poró (*Erythrina poeppigiana*) en Turrialba, Costa Rica. III. Modelos de la materia orgánica y los elementos nutritivos. *Turrialba* 35: 403-413.
- Frouz, J. & M. Šimek. 2009. Short term and long term effects of bibionid (Diptera: Bibionidae) larvae feeding on microbial respiration and alder litter decomposition. *European Journal of Soil Biology* 45: 192-197.
- Frouz, J., P. Jedlička, H. Šimáčková & Z. Lhotáková. 2015. The life cycle, population dynamics, and contribution to litter decomposition of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae) in an alder forest. *European Journal of Soil Biology* 71: 21-27.
- García-Álvarez, A. & A. Bello. 2004. Diversidad de los organismos del suelo y transformaciones de la materia orgánica. I Conferencia Internacional Eco-Biología del Suelo y el Compost, León.
- Glover, N. & J. Beer. 1986. Nutrient cycling in two traditional Central American agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 4: 77-87.
- González, V. 2001. Mesofauna edáfica asociada a un cultivar de caña de azúcar. Tesis de doctorado en ciencias biológicas, Universidad de La Habana, La Habana.
- González, P. 2019. Consecuencias ambientales de la aplicación de fertilizantes. Biblioteca del Congreso Nacional de Chile. Asesoría Técnica Parlamentaria, Santiago de Chile.
- Guzmán, G. & A. Levy. 2009. Producción de biomasa y nutrientes que genera la poda en sistemas agroforestales sucesionales y tradicionales con cacao, Alto Beni, Bolivia. *Revista Acta Nova* 4(2-3): 264-280.
- Hågvar, S. & B.R. Kjøndal. 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiología* 22: 385-408.
- Hättenschwiler, S. & P. Gasser. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 1519-1524.
- Hoffman, A. 1987. Anales desconocidos: Relatos acarológicos. Secretaría de Educación Pública y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México DC.
- Hunter, M, A. Sina, C.M. Pringle & D. Coleman. 2002. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiología* 47: 101-115.
- Iglesias, R., J.G. Palacios-Vargas & G. Castaño-Meneses. 2019. Comparación de ácaros oribátidos de suelos agrícolas con tipos de riego contrastante en el estado de Hidalgo, México: un estudio de caso. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90: e902780.
- Kaspari, M. & S.P. Yanoviak. 2009. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. *Ecology* 90: 3342-3351.
- Knoepp, J.D., D.C. Coleman, D.A. Crosseley & J.S. Clark. 2000. Biological indices of soil quality: an ecosystem case study of their use. *Forest Ecology Management* 138: 357-368.

- Laossi, K.R., S. Barot, D. Carvalho, T. Dejardins, P. Lavelle, M. Martins, D. Mitja, A.C. Rendeiro, G. Rousseau, M. Sarrazin *et al.* 2008. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. *Pedobiología* 51: 397-407.
- Lavelle, P., C. Lattaud, D. Trigo & I. Barois. 1995. Mutualism and biodiversity in soils. *Plant Soil* 170: 23-33.
- Lavelle, P. & A.V. Spain. 2001. *Soil Ecology*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. New York.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O.W. Heal & S. Dhillon. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159-193.
- Lenth, R. 2023. Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.8.6. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- 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.
- Linden, D., F. Hendrix, D. Coleman & P. Van Vliet. 1994. Fauna indicators of soil quality. pp. 91-106. En: Doran, J., D. Coleman, D. Bezdicek & B. Stewart (eds.) *Soil Science Society of America, American Society of Agronomy*.
- Liiri, M., M. Hasa, J. Haimi & H. Setälä. 2012. History of land-use intensity can modify the relationship between functional complexity of soil fauna and soil ecosystem services - a microcosm study. *Applied Soil Ecology* 55: 53-61.
- Lok, S. 2010. Indicadores de sostenibilidad para el estudio de pastizales. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 44: 333-344.
- Lok, S., G. Crespo, V. Torres, T. Ruiz, S. Fraga & A. Noda. 2011. Determinación y selección de indicadores en un pastizal basado en la mezcla múltiple de leguminosas rastrojeras con vacunos en ceba. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 45: 59-71.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Malden.
- Marconi, L. & L. Armengot. 2020. Complex agroforestry systems against biotic homogenization: The case of plants in the herbaceous stratum of cocoa production systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 287: 1-9.
- Mancilla-Brindis, R., L.J. Rangel, A. Falcon-Brindis, J. Gamboa & J. Valdez. 2017. Riqueza y abundancia de la macrofauna epigea en cuatro sistemas tropicales del Estado de Chiapas, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 33: 464-471.
- Marconi, M., L. Armengot & R. Seidel. 2022. Cambios en la composición de plantas espontáneas en cultivos de cacao promovidos por el uso de herbicidas. *Ecología en Bolivia* 58: 85-94.
- Matamoros, M. 2011. Manejo agroecológico de moluscos: Manual para la adopción del manejo agroecológico de plagas en fincas de la agricultura suburbana. Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal, La Habana.
- Mathieu, J., M. Grimaldi, J. Jouquet, C. Rouland, P. Lavelle, T. Desjardins & J.P. Rossi. 2009. Spatial patterns of grasses influence soil P macrofauna biodiversity in Amazonian pastures. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 586-593.
- Matienzo, Y., A. Simonetti, J. Vasquez, L. de la Masa, R. Matamoros, D. Finale, T. Lago & A. Porras. 2015. Diversidad y grupos funcionales de la fauna edáfica y su relación con el diseño y manejo de tres sistemas de cultivos. *Fitosanidad* 19: 45-55.
- Meyer, W.M., R. Ostertag & R.H. Cowie. 2011. Macro-invertebrates accelerate litter decomposition and nutrient release in a Hawaiian rainforest. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 206-211.
- Montes de Oca, I. 1989. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Editorial Educativa del Ministerio de Educación y Cultura, La Paz.
- Moore, J.C., E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. Ruiters, Q. Dong, A. Hastings, N.C. Johnson, K.S. Mccann, K. Melville, J.P. Morin *et al.* 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7(7): 584-600.
- Naoki, K., I. Gomez & 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.
- Neher, D. & M. Barbercheck. 1999. Diversity and function of soil mesofauna. pp. 432-457. En: Collins, W. & C. Qualest (eds.) *Biodiversity in agroecosystems*. Washington DC.
- Niether, W., L. Armengot, C. Andres, M. Schneider & G. Herold. 2018. Shade trees and tree pruning after throughfall and microclimate in cocoa (*Theobroma cacao*) production systems. *Annals of Forest Science* 75:1-16.
- Nyle, B & R. Weil. 1999. *The nature and properties of soil*. 12ava Edition. Prentice Hall. Nueva Jersey.
- Oksanen, J., G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. O'Hara, P. Solymos, M. Stevens, E. Szoecs *et al.* 2022. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.6-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pinzón, S., G.X. Rousseau, A. Rocha, D. Celentano, M.L. Correa & H. Braun. 2014. La macrofauna del suelo como indicadora de degradación de bosques ribereños

- en la amazonia oriental brasilera. *Revista de la Facultad de Agronomía La Plata* 114: 49-60.
- Powers, J.S., R.A. Montgomery, E.C. Adair, F.Q. Brearley, S.J. Dewalt, C.T. Castanho, J. Chave, E. Deinert, J.U. Ganzhorn & M. Gilbert *et al.* 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology* 97: 801–811.
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena. <https://www.R-project.org/>
- Rangel-Ruiz, L.J. & J. Gamboa-Aguilar. 2006. Listado preliminar de gasterópodos terrestres de Boca del Cerro, Tenosique (Tabasco - México). *Kuxulkab'* 11: 51-57.
- Ripa, M., K. Naoki, U. Schneidewind, P. Amurrio, S. Beck, J. Sarmiento, S. Barrera, L. Marconi, & M. Schneider. 2021. Introducción. pp. 19-43. En: Ripa, M. & K. Naoki (eds.) *Historia Natural de Sara Ana Estación Experimental Agroecológica de Alto Beni*. Instituto de Ecología, La Paz.
- Russo, R. & G. Budowsky. 1986. Effect of pollarding frequency on biomass of *Erythrina poeppigiana* as a coffee shade tree. *Agroforestry Systems* 4:145-162.
- Scaglione, J., S. Montico & G.A. Montero. 2023. Efectos a corto plazo de los cultivos de cobertura sobre propiedades y macrofauna del suelo. *Ecosistemas Recursos Agropecuarios* 10(2): e3645, 2023 <https://doi.org/10.19136/era.a10n2.3645>
- Scheu, S. 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38: 11-20.
- Schneider, M., C. Andrés, G. Trujillo, F. Alcón, P. Amurrio, E. Pérez, F. 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: 1-24.
- Schneidewind, U., V. Niether, L. Armengot, M. Schneider, D. Sauer, F. Heitkamp & G. Gerold. 2018. Carbon stocks, litterfall and pruning residues in monoculture and agroforestry cacao production systems. *Experimental Agriculture* 55: 452-470.
- Seastedt, T.R. & D.A. Crossley. 1980. Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. *Soil Biologic and Biochemistry* 12: 337-342.
- SENAMHI (Servicio Nacional de Hidrología y Meteorología). 2021. SisMet: la base de datos oficial del SENAMHI. <http://www.senamhi.gob.bo/sismet/index.php>. Accedido el 17 de agosto de 2021.
- Socarras, A. 2013. Mesofauna edáfica: indicador biológico de la calidad del suelo. *Pastos y Forrajes* 36: 5-13.
- Socarrás, A. & N. Robaina. 2011. Mesofauna edáfica en diferentes usos de la tierra en la Llanura Roja de Mayabeque y Artemisa, Cuba. *Pastos y Forrajes* 34: 347-358.
- Song, X., Z. Wang, X. Tang, D. Xu, B. Liu, J. Mei, S. Huang & G. Huang. 2020. The contributions of soil mesofauna to leaf and litter decomposition of dominant plant species in grassland. *Applied Soil Ecology* 155:103651 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103651>
- Symonds, M.R. & A. Moussalli. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioral ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:13-21.
- Tiunov, A.V. & S. Scheu. 2005. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi. *Oecología* 142: 636-42.
- Toro, C.A., E.H. Duran-Bautista & J.C. Suarez-Salazar. 2015. Descomposición de hojarasca asociada a arreglos agroforestales en la Amazonia Colombiana. *Momentos de Ciencia* 12: 39-45.
- Townsend, A.J., W. Wiedler & C. Cleveland. 2008. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forest. *Ecology* 90: 3333-3341
- Triplehorn, C.A & N.F. Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the Study of the Insects. Thomson Brooks Cole, Belmont.
- Tuomi, M., T. Thum, H. Järvinen, S. Fronzek, B. Berg, M. Harmon, J. A. Trofymow, S. Sevanto & J. Liski. 2009. Leaf litter decomposition-Estimates of global variability based on Yasso 07 model. *Ecological Modelling* 220: 3362–3371.
- Usher, M.B., A.R. Sier, M. Hornung & P. Millard. 2006. Understanding biological diversity in soil: the UK's Soil biodiversity research program. *Applied Soil Ecology* 33:101-113.
- Verhoef, H.A. & L. Brussaard. 1990. Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agroecosystems: the contribution of soil animals. *Biology Geology and Chemistry* 11: 175-212.
- Villegas, R. 2008. Descomposición de las hojas del cacao y de seis especies arbóreas, solas y en mezcla en Alto Beni, Bolivia. Tesis para optar el grado de magister en ciencias en Agroforestería Tropical, Turrialba.
- Wang, S., H. Ruan & B. Wang. 2009. Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains. *Soil Biologic and Biochemistry* 41: 891-897.
- Wuang, S. & H. Ruang. 2015. Effects of soil mesofauna and microclimate on nitrogen dynamics in leaf litter

- decomposition along an elevation gradient. *African Journal of Biotechnology* 10: 6732-6742.
- Wu, H, X. Lu, M. Jiang & X. Bao. 2009. Impacts of soil fauna on litter decomposition at different succession stages of wetland in Sanjiang Plain, China. *Geographical Science* 19: 258-264.
- Yang, X & J. Chen. 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 910-918.
- Zerbino, M.S., N. Altier, A. Morón & C. Rodríguez. 2008. Evaluación de la macrofauna del suelo en sistemas de producción en siembra directa y con pastoreo. *Agrociencia* 7: 44-55.
- Zulu, S.G., N. Motsa, N. Sithole, L. Magwasa & K. Ncama. 2022. Soil macrofauna abundance and taxonomic richness long-term no-till conservation agriculture in a semi-arid environment of South Africa. *Agronomy* 12: 722-736.