



**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

T E S I S

**Diversidad entomológica
asociada a la flor del cacao
(*Theobroma cacao* L.) en el
Soconusco, Chiapas, México**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA
JULIO CÉSAR HERNÁNDEZ RAMOS



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Agosto de 2023

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

**Diversidad entomológica asociada a la
flor del cacao (*Theobroma cacao* L.) en
el Soconusco, Chiapas, México**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

JULIO CÉSAR HERNÁNDEZ RAMOS

Director

M. en C. Benigno Gómez y Gómez
**COORDINADOR DE LA UNIDAD SAN CRISTÓBAL
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR**

Asesores

Dr. César Tejeda Cruz
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS. UNICACH

M. en C. Gibrán Sánchez Hernández
INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Agosto de 2023



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA GENERAL

DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas;
Fecha: 10 de agosto de 2023

C. Julio César Hernández Ramos

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Diversidad entomológica asociada a la flor del cacao (*Theobroma cacao* L.) en el Soconusco,

Chiapas, México

En la modalidad de: Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores

Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera

Dr. Sergio López Mendoza

Dr. César Tejeda Cruz

Firmas:

[Firma]
[Firma]
[Firma]

Ccp. Expediente

AGRADECIMIENTOS

A el Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas y su profesorado cuya formación me brindó las herramientas necesarias para la realización de esta investigación.

A el Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado en la modalidad de beca como Asistente de Investigación.

Al M. en C. Benigno Gómez y Gómez inicialmente por la oportunidad y la confianza para aceptarme como su asistente de investigación y de dirigir mi tesis, por su enorme accesibilidad y humildad como profesional, gracias por siempre atenderme, aunque me consta, se encontrara lleno de trabajo, por motivarme con su gran pasión por la entomología, gracias también por brindarme un espacio de trabajo, por aclarar mis ideas y resolver mis dudas, por tanto aprendizaje. Pero sobre todo gracias por ayudarme a cumplir mi sueño: la realización de una tesis.

A mi asesor Dr. César Tejeda Cruz, gracias por la ayuda en la elaboración de mi tesis, por las mejores clases de ecología, pero sobre todo por la amistad brindada, por todas las reuniones que también fueron enormes clases de biología, discusiones académicas y risas que siempre recordaré, no solo es un buen biólogo, es un gran amigo y ser humano doc.

A mi asesor M. en C. Gibrán Sánchez Hernández, Por las mejores clases de zoología, por la confianza para recomendarme, sin ello, este trabajo quizá no habría sido posible, muchas gracias por sus acertadas observaciones, por la disponibilidad cuando necesitaba apoyo, pero sobre todo por su amistad.

Al Laboratorio de Ecología Evolutiva, especialmente al Dr. Sergio López Mendoza y Dr. Miguel Ángel Pérez Farrera por enriquecer este trabajo con sus observaciones y apoyo en análisis clave, haciendo una investigación más completa y nutrida, gracias por tanto aprendizaje en tan poco tiempo, por su accesibilidad y amabilidad al atenderme y por supuesto también por su amistad.

Al equipo de trabajo de Desarrollo Rural y Medio Ambiente A. C. (DERMAC), al M. en C. Luis Villafuerte por el acercamiento con los productores de cacao del Soconusco, a mi amigo Ing. Antonio Pérez gracias por compartir tanto, gracias por esas cervezas en los interminables días de campo por el Soconusco.

A la cooperativa de trabajo “Familias Productoras Agroecológicas de Cacao del Soconusco de S.C. de R.L. de C.V.” por abrirme las puertas de sus hogares con tanta generosidad, a los productores con quienes tuve la oportunidad de trabajar, mis amigos, Don Eusebio un entomólogo, un experimentador nato, a doña fide cuyas deliciosas comidas extrañaré siempre, a don Rito gracias por hablarme de Dios, palabras que llevaría presentes más adelante, a doña Silas por tanta amabilidad en su hogar. Cada charla, cada café, cada comida, cada risa, hicieron de mi estancia una experiencia maravillosa, cuando creí que sería una experiencia difícil. Gracias por todo.

Hay dos tipos de educación, la que te enseña a ganarte la vida y la que te enseña a vivir.

Antony de Meló.

¡Gracias a todos!

DEDICATORIA

A mi hermosa madre Rosa Elvira Ramos Fonseca, por tanto esfuerzo y sacrificio, por darme todo lo posible para verme titulado, por tu fortaleza de mujer para sacarnos adelante a mi hermano y a mí, tu coraje ha sido ejemplo para no rendirme, por formarme como persona y ser humano antes que cualquier otra cosa, por tu inteligencia para aconsejarme, jamás estaré tan en deuda con otra persona como contigo, te amo mamá.

A mi hermano Kevin Jared Hernández Ramos, gracias por acompañarme en tantas cosas y situaciones, por ser mi amigo en muchos momentos, por darme consejos acertados. Gracias por ser un buen hermano para mí.

Dedicado a mi padre Julio César Hernández Navarro, un ser humano extraordinario, gracias por darme la oportunidad de conocernos, gracias por darme los consejos de mi vida, gracias por enseñarme a madurar y demostrarme que si puedo. Gracias por heredarme tus cualidades más buenas, esas características tan tuyas, para ti papá, te amo.

CONTENIDO

| | |
|---|-------------|
| RESUMEN | x |
| ABSTRACT | xi |
| ÍNDICE DE CUADROS | vii |
| ÍNDICE DE FIGURAS | viii |
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| II. MARCO TEÓRICO | 5 |
| 2.1 Origen del cacao | 5 |
| 2.2 Características botánicas | 5 |
| 2.3 Biología floral..... | 7 |
| 2.4 Compatibilidad sexual de la flor del cacao..... | 8 |
| 2.5 Variedades de cacao | 9 |
| 2.5.1 Variedades criollas..... | 9 |
| 2.5.2 Forastero..... | 10 |
| 2.5.3 Trinitarios | 11 |
| 2.6 Requerimientos para el cultivo del cacao | 13 |
| 2.7 Ecología de los cacaotales y función como refugio de especies | 14 |
| 2.8 Polinización del cacao | 17 |
| 2.9 Polinizadores del cacao..... | 19 |
| 2.10 Factores que determinan la abundancia de la entomofauna..... | 21 |
| III. ANTECEDENTES | 23 |
| IV. OBJETIVOS | 29 |
| 4.1 General..... | 29 |
| 4.2 Específicos | 29 |
| V. ZONA DE ESTUDIO | 30 |

| | |
|---|-----------|
| 5.1 Área de estudio | 30 |
| 5.2 Orografía y vegetación | 31 |
| 5.3 Clima | 32 |
| 5.4 Selección del sitio de estudio | 32 |
| VI. MÉTODO..... | 35 |
| 6.1 Trabajo de campo..... | 35 |
| 6.1.1 Duración de la fase de campo..... | 35 |
| 6.1.2 Definición de parcelas..... | 35 |
| 6.1.3 Selección de árboles..... | 35 |
| 6.2 Colecta de ejemplares y preservación..... | 36 |
| 6.3 Análisis de colectas y trabajo de gabinete..... | 37 |
| 6.4 Análisis de resultados..... | 38 |
| 6.4.1 Riqueza y abundancia..... | 38 |
| 6.4.2 Estimador de riqueza | 38 |
| 6.4.3 Esfuerzo de muestreo | 38 |
| 6.4.4 Diversidad de especies | 39 |
| 6.4.5 Comparación de resultados de flores transformadas a frutos entre sistemas | 39 |
| 6.4.6 Correlación entre el valor de diversidad de área bajo la curva y número de flores por árbol | 40 |
| 6.4.7 Relación entre insectos y flores transformadas a frutos mediante modelos lineales generalizados (GLM)..... | 40 |
| VII. RESULTADOS..... | 41 |
| 7.1 Riqueza y abundancia | 41 |
| 7.2 Estimador de Riqueza | 48 |
| 7.3 Esfuerzo de muestreo..... | 48 |

| | |
|--|-----------|
| 7.4 Diversidad de especies..... | 49 |
| 7.5 Comparación de flores transformadas a frutos entre sistemas..... | 52 |
| 7.6 Correlación entre la diversidad de área bajo la curva y número de flores por árbol | 52 |
| 7.7 Relación entre insectos y flores transformadas a frutos mediante modelos lineales generalizados (GLM)..... | 53 |
| VIII. DISCUSIÓN | 56 |
| IX. CONCLUSIONES | 65 |
| X. RECOMENDACIONES | 67 |
| XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES..... | 68 |

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|--|-----------|
| Cuadro 1. Características de cada tipo de sistema agroforestal..... | 33 |
| Cuadro 2. Especies de insectos encontrados asociados a la flor de <i>T. cacao</i> en ambos sistemas estudiados | 42 |
| Cuadro 3. Valores de los Índices de diversidad obtenidos mediante los programas estadísticos R Studio Cloud y PAST 4.11. | 50 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1 Estructura de la flor de <i>T. cacao</i> (Aranzazu <i>et al.</i> , 2008)..... | 7 |
| Figura 2 Fruto de <i>T. cacao</i> de variedad criollo mexicano (<i>Theobroma cacao</i> L. ssp. <i>cacao</i> Cuat.) | 10 |
| Figura 3 Fruto de <i>T. cacao</i> de variedad forastero (<i>Theobroma cacao</i> L. ssp. <i>sphaerocarpum</i> Cuat.)..... | 11 |
| Figura 4 Fruto de <i>T. cacao</i> de variedad Trinitario (Criollo x Forastero) | 12 |
| Figura 5 Distribución del cacao en Chiapas. Área sombreada: Corredor biológico de la zona principal de producción. (modificado de Avendaño-Arrazate <i>et al.</i> , 2011) | 12 |
| Figura 6 Proceso de polinización del cacao (<i>T. cacao</i>) (Vansynghel <i>et al.</i> , 2022).... | 18 |
| Figura 7 Localización del municipio de Escuintla, Chiapas (INEGI, 2010) | 30 |
| Figura 8 Localización del municipio de Acacoyagua, Chiapas (INEGI, 2010)..... | 31 |
| Figura 9 Ubicación de los sitios de estudio, parcelas con manejo tradicional y sin manejo | 33 |
| Figura 10 Vista del sitio de estudio bajo manejo tradicional. a) Vista frontal. b) Vista posterior..... | 34 |
| Figura 11 Vista del sitio de estudio sin manejo. a) Vista frontal. b) Vista posterior .. | 34 |
| Figura 12 Aspiradora eléctrica entomológica | 36 |
| Figura 13 Métodos utilizados para la captura de insectos. a) Succión por aspiración mediante el aspirador entomológico. b) Colecta de ejemplares mediante pinzas entomológicas | 37 |
| Figura 14 Insectos fotografiados <i>In situ</i> cumpliendo su papel ecológico. a) <i>Lestodiplosis</i> sp. b) <i>Dalbulus</i> aff. <i>Maidis</i> . c) <i>Crematogaster</i> sp. d) <i>Dolichoderus</i> sp. 2. e) <i>Drosophilla</i> aff. <i>suzukii</i> . f) <i>Ectatomma tuberculatum</i> . g) <i>Monocesta ducalis</i> . h) <i>Toxoptera aurantii</i> . i) <i>Trigona</i> sp. 3..... | 43 |
| Figura 15 Himenópteros fotografiados en laboratorio. a) <i>Apidae</i> sp 1. b) <i>Trigona</i> sp. 1. c) <i>Trigona</i> sp. 2. d) <i>Bracon</i> sp. 1. e) <i>Bracon</i> sp. 2. f) <i>Cynipidae</i> sp. g) <i>Figitidae</i> sp. h) | |

| | |
|--|----|
| <i>Pteromalidae</i> sp 1. i) <i>Azteca forelii</i> . j) <i>Dolichoderus</i> sp 1. k) <i>Dolichoderus</i> sp. 2. l) <i>Neivamirmex</i> sp. | 44 |
| Figura 16 Dípteros fotografiados en laboratorio. a) <i>Atrichopogon</i> sp. 1. b) <i>Atrichopogon</i> sp. 1. c) <i>Atrichopogon</i> sp. 2. d) <i>Choloropidae</i> sp. e) <i>Dasyhelea</i> sp. f) <i>Drosophilla</i> aff. <i>Suzukii</i> . g) <i>Forcipomyiam</i> sp. 1. h) <i>Forcipomyia</i> sp. 2 (inferior); <i>Forcipomyia</i> sp. 3 (superior). i) <i>Lestodiplosis</i> sp. 1 (izquierda); <i>Lestodiplosis</i> sp. 2 (Derecha)..... | 45 |
| Figura 17 Riqueza de especies en los dos sistemas de estudio | 46 |
| Figura 18 Representación de las familias más abundantes por cada sistema | 47 |
| Figura 19 Curvas de rango abundancia de las especies encontradas en cada sistema | 48 |
| Figura 20 Curvas de acumulación de especies para los insectos colectados en ambos sistemas. X1 sistema con manejo tradicional, X2 sistema sin manejo..... | 49 |
| Figura 21 Diversidad de especies de la entropía de Shannon para ambos sistemas. X1 = Sistema con manejo tradicional, X2 = sistema sin manejo..... | 50 |
| Figura 22 Diversidad de especies del inverso de la dominancia de Simpson para ambos sistemas. X1 = Sistema con manejo tradicional, X2 = sistema con sin manejo | 51 |
| Figura 23 Diversidad de especies del área bajo la curva para ambos sistemas. Com. 1 = Sistema con manejo tradicional, com. 2 = sistema sin manejo..... | 51 |
| Figura 24 Análisis comparativo de los valores obtenidos de flores transformadas a frutos (Fruit-set) entre las condiciones de manejo | 52 |
| Figura 25 Correlación de los valores de diversidad de área bajo la curva y el número de flores por cada árbol de ambos sistemas | 53 |
| Figura 26 Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (Fruit-set) y la riqueza de especies (S) | 54 |
| Figura 27 Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (Fruit-set) y número de individuos colectados (Colectas N)..... | 54 |
| Figura 28 Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (Fruit-set) e índice de diversidad de Área bajo la curva (A) | 55 |

RESUMEN

En México el cacao se produce principalmente en los estados de Oaxaca, Tabasco y Chiapas, en este último específicamente al norte del estado y en la región Soconusco donde se encuentran los últimos relictos que corresponden a variedades criollas de *Theobroma cacao*. Actualmente la mayoría de cacaocultores chiapanecos se han vuelto recolectores tradicionales tras abandonar las actividades de mantenimiento de las plantaciones, las cuales poseen rendimientos muy bajos.

El agroecosistema cacaotero representa un mosaico de especies, cuyas simbiosis y sinergias regulan su funcionamiento, sin embargo, la información sobre la diversidad de insectos que ofrecen servicios ecosistémicos, específicamente de polinización, así como los efectos del manejo en los distintos sistemas cacaoteros es muy escasa y probablemente nula para la región del soconusco en Chiapas.

En este trabajo se determinó la diversidad entomológica de dos sistemas cacaotales bajo un tipo de manejo distinto, uno con manejo tradicional y otro sin manejo, en la región Soconusco de Chiapas. Se reportó un total de 33 especies, las familias más abundantes fueron Aphididae, Formicidae, Cicadellidae, Cecidomyiidae y Chrysomelidae. El sistema sin manejo presentó los mayores índices de riqueza, abundancia y diversidad, así como una mayor floración y cantidad de flores convertidas a frutos.

Pese a que en los primeros estudios efectuados reportan a *Forcipomyia* como el principal díptero polinizador del cacao, en recientes trabajos se encuentran a otros dípteros de la familia Cecidomyiidae, como ocurrió en el presente estudio. Se estima, además, el efecto negativo que *Toxoptera aurantii* Boyer de Franscolombe, 1856, y su asociación con especies de la familia Formicidae ejerce sobre la transformación de flores a frutos. Los análisis de regresión entre las flores transformadas a frutos con la riqueza, número de individuos colectados y la diversidad demostraron la interacción polinizador-planta, y como los insectos encontrados interactúan con otros grupos.

Palabras clave: *Theobroma cacao*, diversidad, entomología, polinizadores, Cecidomyiidae, *Toxoptera aurantii*.

ABSTRACT

In Mexico, cocoa is produced mainly in the states of Oaxaca, Tabasco and Chiapas, specifically in the Soconusco region, where the last remnants of native varieties of *Theobroma cacao* are found. Currently, the majority of cocoa farmers in Chiapas have become traditional collectors after abandoning plantation maintenance activities, which have very low yields.

The cocoa agroecosystem represents a mosaic of species, whose symbiosis and synergies regulate its optimal functioning, however, information on the diversity of insects that provide ecosystem services, particularly the pollination service, as well as the effects of management in the different cocoa systems is very scarce and probably null for the Soconusco region, Chiapas.

Entomological diversity was determined in two cocoa systems, under different types of management, traditional management and without management, in the Soconusco region, Chiapas. A total of 33 species were reported, the most abundant families were Aphididae, Formicidae, Cicadellidae, Cecidomyiidae and Chrysomelidae. The without management system presented the highest indices of richness, abundance and diversity, as well as higher flowering and flowers transformed to fruit (Fruit set).

Although previous studies reported *Forcipomyia* as the main diptera cocoa pollinator, recent studies have found other diptera of the family Cecidomyiidae, as occurred in the present study. is also estimated the negative effect that *Toxoptera aurantii* and the association with species of the family Formicidae exerts to the transformation of flowers to fruit. regression analyses of fruit set with richness, number of individuals collected and diversity demonstrated there is a pollinator-plant interaction, and how the insects found interact with other groups.

Key words: *Theobroma cacao*, diversity, entomology, pollinators, Cecidomyiidae, *Toxoptera aurantii*.

I. INTRODUCCIÓN

La agroforestería es un sistema sustentable de manejo de cultivos y de tierra que procura aumentar los rendimientos en forma continua, combinando la producción de cultivos forestales, arbolados frutales y otros, con cultivos de campo o arables y/o animales de manera simultánea o secuencial sobre la misma unidad de tierra, aplicando además prácticas de manejo que son compatibles con las prácticas culturales locales (Consejo Internacional para la Investigación en la Agroforestería, 1982), es de esta forma que la agroforestería incorpora cuatro características básicas que son estructura, sustentabilidad, incremento en la productividad y adaptabilidad cultural/socioeconómica (Farrell y Altieri, 1999). El objetivo de la mayoría de los sistemas agroforestales es el de optimizar los efectos benéficos de las interacciones de los distintos componentes que la integran (ICRAF, 1982).

Theobroma cacao Linnaeus, 1753, es una especie tropical de la familia Malvaceae que se distribuye en forma natural en los estratos medios de las selvas cálidas húmedas del hemisferio occidental, desde el nivel del mar, hasta los 1000 m (Cuatrecasas, 1964). El cacao es una especie comercial de la que se conocen y cultivan tres variedades, criollo, forastero y trinitario (cruce de las anteriores), además de los tipos clones. Estas variedades se diferencian en el aspecto y forma del fruto, así como en el color y aroma de los granos (Ebermann y Elmadfa, 2008).

En México, el cacao se produce principalmente en los estados de Tabasco y Chiapas, aunque para el país la producción de cacao ha disminuido debido a distintas tendencias como son bajos rendimientos, edad avanzada de las plantaciones, altos costos de producción, exceso de intermediarios y la dependencia de precios internacionales (González, 2005; Priego *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2013).

Actualmente la gran mayoría de los agricultores chiapanecos que cuentan con hectáreas de cacao cultivadas se han vuelto tradicionalmente recolectores debido a que no realizan actividades de mantenimiento a las plantaciones las cuales tienen rendimientos de producción muy bajos (Villafuerte, Com. Pers.).

A pesar de esta problemática las perspectivas para el cultivo de cacao son alentadoras. Entre 2008 y 2012 la demanda mundial presentó una tasa de crecimiento promedio anual de 4.51%. Además, en los países desarrollados la demanda de este producto es mayor cuando se trata de cacao orgánico y de comercio justo, relacionado con la ética en el consumo (Inteligencia comercial e inversiones, 2013), debido a que éste le otorga un valor agregado. Un ejemplo de lo anterior es el cultivo de cacao criollo, el máspreciado dentro de las tres variedades, debido a su escasas e inmejorable calidad, el cual se encuentra sobrevaluado en el mercado, por encima de un 20% del precio regular (Urquhartd, 1963).

En el agroecosistema cacaotero encontramos un conjunto de sinergias que regulan su funcionamiento, De acuerdo con Arvelo *et al.* (2017), el manejo agronómico de una plantación de cacao incluye el conjunto de prácticas que deben efectuarse durante toda su vida útil del cultivo, dentro de los que comprende la regulación de sombra, manejo de insectos y otros microorganismos benéficos, así como el control de plagas. No obstante, este tipo de información es muy escasa y casi nula para la región Soconusco en donde se siembra el cacao, a pesar de que es la región en donde las plantaciones de *T. cacao* corresponden a variedades criollas (Urquhartd, 1963).

Al mismo tiempo el diseño y manejo de la estructura arbórea de sombra del cacao determinan en gran medida el valor del cacaotal para la conservación, su diversidad funcional y su potencial de provisión de bienes y servicios (Smithsonian Institute, 1998). Por lo anterior, resulta importante conocer los efectos de manejo al que los sistemas cacaotales se encuentran sometidos. Actualmente existen estudios que han tratado de abordar el tema en los países donde la producción de cacao es mayor como Ghana, Costa Rica, Brasil, y Nigeria (Acquaah, 1999; Dahlquist *et al.*, 2007; Oke y Odebiyi, 2007; Salgado-Mora *et al.*, 2007; Cassano *et al.*, 2009; Akesse-Ransford *et al.*, 2020; Guiracocha, 2021). Sin embargo, el conocimiento y documentación que se tiene en relación con la estructura arbórea en plantaciones de cacao en la región del Soconusco también es escaso, lo que conlleva al desconocimiento de la importancia ecológica que tiene el mencionado cultivo en la zona (Romero *et al.*, 2009).

La polinización del cacao es básicamente entomófila debido a que el polen es pegajoso y no se mueve fácilmente con el viento o la lluvia. Además, la arquitectura de las estructuras florales dificulta la llegada de polen al estigma de la flor por esas vías (Soria *et al.*, 1976; Enríquez, 1985). Actualmente se conoce que la polinización se realiza preferentemente por la acción de moscas del género *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae), que recorren el interior de la flor de cacao en busca de néctar. Estas moscas se movilizan longitudinalmente por cada uno de los cinco estaminoides y eventualmente caminan dentro de cualquiera de las cinco bolsas petaloides de la flor de cacao (Soria, 1980).

Tampoco se tiene un conocimiento completo del mecanismo de la polinización del cacao. Un rasgo distintivo es la enorme cantidad de flores que se producen en un árbol, pudiendo llegar a 5 000 flores en un semestre, aunque de estas, no más del 5% son polinizadas (Phillips *et al.*, 1995). Lo anterior podría explicarse si se piensa que, en muchas regiones productoras de cacao, los árboles muestran una autoincompatibilidad superior a 50%, por lo que existe más floración que producción de frutos. La autoincompatibilidad del cacao es más severa que en otros árboles frutales, ya que son pocas las especies de insectos polinizadores y solamente trasladan por un tiempo limitado el polen de un árbol a otro (Enríquez, 1985).

Vanegas (2021) indica que en el cultivo de cacao se producen pérdidas de más del 50%, debido a factores limitantes en el sistema de producción como la escasez de agentes polinizadores, que limitan el proceso de fecundación normal de la flor. Soria (1979) señaló que el conocimiento sobre las poblaciones de insectos es básico para el desarrollo de programas de manejo adecuado de insectos útiles y dañinos: por lo que el desconocimiento del estado real de las poblaciones y los requerimientos ecológicos de los insectos polinizadores de *T. cacao* puede ser riesgoso en tanto que se pueden estar incurriendo en medidas y prácticas que desfavorecen las poblaciones de estos importantes animales en los sistemas de cultivo del cacao (Salazar-Díaz y Torres-Coto, 2017).

Por ello, las investigaciones sobre la taxonomía y ecología de los polinizadores permiten avanzar en el conocimiento del funcionamiento de los agroecosistemas

asociados a los bosques tropicales y disponer de bases para su manejo apropiado (Narváez y Marín, 1996). De tal manera que, la generación de conocimiento básico que ayude a entender el rol de los polinizadores en la producción de este importante cultivo para la economía del país, resulta de gran valor (Montero-Cedeño *et al.*, 2019).

Esta investigación se enfoca en la producción de información útil respecto al escaso conocimiento de los polinizadores para las variedades criollas de *T. cacao* que se distribuyen en la región del Soconusco, que complica el desarrollo de políticas, proyectos o investigaciones que propendan por el mejoramiento y el conocimiento de los recursos naturales con los que se cuenta en esta región del sur del estado de Chiapas (Romero *et al.*, 2009). así como los efectos que las actividades de manejo inciden sobre los cacaotales.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 ORIGEN DEL CACAO

El cacao tiene su origen histórico en la antigua Centroamérica donde los mayas y los aztecas lo cultivaban debido a sus semillas, que se utilizan para extraer una bebida llamada *Chocolatl*, un precursor del chocolate moderno (Young 1994). Las civilizaciones olmeca y maya creían que el cacao tenía un origen divino y lo consideraban como alimento de dioses. El árbol silvestre del cacao fue cultivado por primera vez por los mayas. Su origen aún es discutido, pero algunos autores indican que procede originariamente del norte de Sudamérica, donde crece a la sombra de árboles selváticos más altos (Siedentopp, 2009).

Gasco (2016) también sugiere que la zona de origen del cacao es Sudamérica, pero admite que, si bien se desconocen las formas como *T. cacao* se introdujo en Mesoamérica, se sabe por datos arqueológicos y lingüísticos que la zona de consumo del cacao más antigua fue el Soconusco, y fue desde entonces el producto más importante de la región.

Sin embargo, un estudio reciente basado en polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP) y análisis de microsatélites, sugiere fuertemente que el cacao se originó en el alto Amazonas de América del Sur cerca de la frontera colombo-ecuatoriana, en el flanco oriental de los Andes y más tarde fue trasladado a Centroamérica (Motamayor *et al.*, 2002).

El cacao criollo fue cultivado en América Latina durante el período precolombino y colonial, y tenía una calidad superior a los tipos Forastero, pero con un vigor y un rendimiento bajos (Cheesman, 1944). Desde 1825, ha sido constantemente reemplazada por clones Trinitario más productivos y resistentes a enfermedades en países como Venezuela (Pittier, 1935).

2.2 CARACTERÍSTICAS BOTÁNICAS

En el reino vegetal el cacao se clasifica dentro de la clase Magnoliopsida, orden Malvales, familia Malvaceae, género *Theobroma*, cuya denominación científica es

Theobroma cacao L. (Dubón y Sánchez 2016). Es una de las 22 especies del género *Theobroma* (Hardy, 1960), originaria de Sudamérica y partes de Centroamérica (Ogata, 2007).

El árbol de hoja perenne, posee flores y frutos simultáneamente durante todo el año. Las preciosas flores blancas, como particularidad botánica, se disponen en forma de penacho sobre un tallo sin hojas o en ramas laterales más robustas (Siedentopp, 2009). El cacao es un árbol de amplia ramificación con flores caulifloras y frutos que sobresalen directamente de las ramas leñosas y del tronco, La planta crece hasta una altura de cuatro a ocho metros rara vez hasta 20 metros, la planta produce ramas de uno a 1.5 metros de altura, de hojas grandes, la inflorescencia ocurre en el tronco y ramas, las frutas conocidas como vainas, miden entre 10 y 32 cm. De largo y de forma esférica a cilíndrica, son indehiscentes y contienen de 20 a 60 semillas dispuestas en cinco filas (Reed, 1976 citado en Bhattcharjee y Lava-Kumar, 2007).

Theobroma cacao es caulifloro, es decir, que las flores y los frutos nacen en las partes más viejas de la planta como el tronco y ramas privadas de hojas. Las flores crecen donde antes había hojas y siempre brotan en el mismo lugar (Armijos-Vásquez, 2016). El fruto es una baya grande comúnmente denominada mazorca, carnosa, de forma oblonga a ovalada, puede tener varios colores de acuerdo al complejo de hibridación: verde, amarilla, morada, jaspeada, roja, entre otros. Mide de 15 a 30 cm. De largo por siete a 10 cm. De ancho, puntiaguda y con camellones longitudinales; cada mazorca contiene en general entre 30 y 40 semillas dispuestas en placentación axial e incrustadas en una masa de pulpa desarrollada de las capas externas de la testa. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO 2012 citado en Lecaro, 2015).

La semilla es grande, de color chocolate o purpúreo, de dos a tres centímetros de largo, tiene un sabor amargo. No tiene albumen y están recubiertas por una pulpa mucilaginoso de color blanco y de sabor dulce y acidulado. Todo el volumen de la semilla en el interior está prácticamente ocupado por los dos cotiledones del embrión. Se les llama vulgarmente pepa o granos de cacao. Ricas en almidón, proteínas y

materia grasa, lo cual les confiere un valor nutritivo real (CONABIO 2012 citado en Lecaro, 2015).

2.3 BIOLOGÍA FLORAL

Las flores del cacao son hermafroditas, es decir posee ambos sexos, su fórmula floral es $S_5, P_5, E_5 + 5, G(5)$; lo que significa cinco sépalos, cinco pétalos, diez estambres en dos grupos o verticilos de los cuales solo uno es fértil y un ovario de cinco carpelos fundidos (Armijos-Vásquez, 2016).

El pistilo está formado por un ovario constituido por la fusión de cinco lóbulos, cada uno de los cuales puede contener de cinco a 15 óvulos, dependiendo del genotipo. El estilo es de unos cinco centímetros. De largo, y termina en un estigma compuesto de cinco filamentos. La flor inicia su apertura generalmente por la tarde, aproximadamente a las 17 horas; la velocidad de apertura depende del ambiente, así, entre más seco y con luz brillante es más rápida. Las anteras se abren por la mañana, pero la dehiscencia realmente se inicia a partir de las 24 horas (Avendaño-Arrazate *et al.*, 2011).

El periodo desde el momento en que emerge el botón floral, por sobre la corteza, hasta la apertura de la flor, es de aproximadamente 30 días y este fenómeno está altamente influido por el ambiente reinante (Enríquez, 1985).

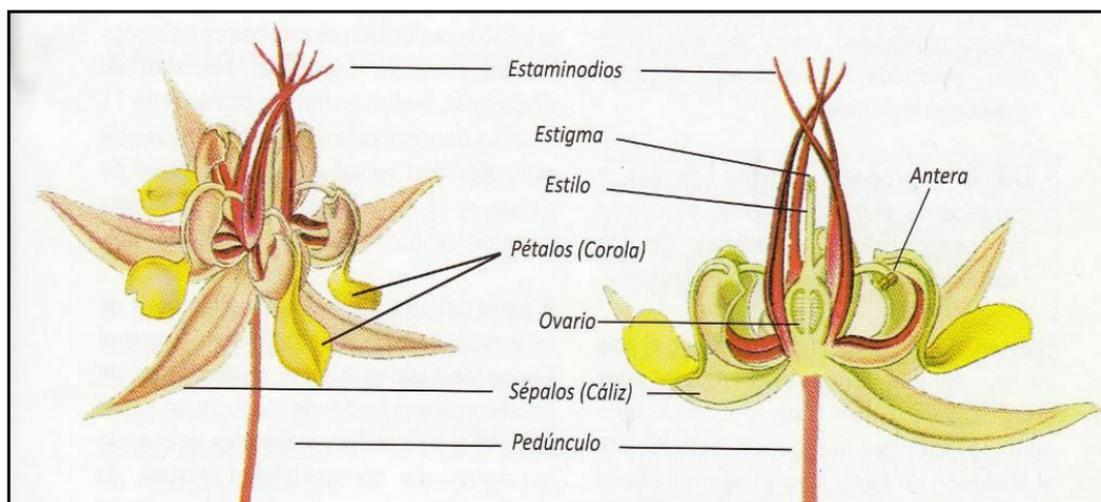


Figura 1. Estructura de la flor de *T. cacao* (Aranzazu *et al.*, 2008).

Los sépalos y pétalos de las flores después de ser polinizadas comienzan a secarse y tornarse de una apariencia color marrón. Luego emergen las pequeñas mazorcas verdosas del ovario hinchado en la base de la parte femenina de la flor (Frimpong-Anin *et al.*, 2015).

Normalmente, hay una producción alta de flores con las primeras lluvias después de una época seca; esto hace que en algunas zonas productivas los períodos de cosecha sean muy marcados y definidos; sin embargo, en otras zonas no existen períodos de lluvia y sequía marcados, por lo tanto, la floración es permanente y está influenciada principalmente por las horas de luz (Enríquez, 1985).

La transferencia del polen de *T. cacao* es muy delicada, porque la flor parece estar diseñada por naturaleza para obstruir la polinización, no para favorecerla. Pues las partes de la flor impiden que los insectos conocidos comúnmente como polinizadores alcancen el polen que se encuentra en los cinco grupos de anteras cubiertas con la cogulla que tiene la flor, por lo que es realizada por un grupo de Dípteros que presentan las características adecuadas (Young, 1982a).

2.4 COMPATIBILIDAD SEXUAL DE LA FLOR DEL CACAO

La incompatibilidad sexual es un fenómeno genético regido por un proceso químico en el momento del reconocimiento, aceptación o rechazo del polen, lo cual se produce en el tubo polínico de la flor receptora y en algunos casos en el estigma. La compatibilidad sexual se expresa en términos de porcentaje de flores que presentan amarre de fruto en un proceso de polinización manual o artificial (Wood y Lass, 1985).

La compatibilidad sexual es la capacidad de fecundación de una flor receptora (madre) al entrar en contacto con el donador de polen (padre). La compatibilidad puede presentarse de dos formas, como autocompatibilidad, cuando las flores de una planta son debidamente polinizadas con su mismo polen o con polen de otra flor de la misma planta; y la compatibilidad cruzada que se da cuando las flores de una planta son fecundadas con polen de otra planta (Quinaluisa, 2010).

A pesar de que *T. cacao* es una especie económicamente importante para muchos países en el mundo, son escasos los trabajos relacionados con la

comprensión de su biología reproductiva; algunos de estos tienen en cuenta el desarrollo y morfología floral, viabilidad del polen, polinizadores y mecanismos de autocompatibilidad y autoincompatibilidad (López *et al.*, 2018). Aunque esta especie sea hermafrodita, hay algunas variedades de cacao que son auto incompatibles, incapaces de polinizarse ellas mismas; por ende, necesitan de algún agente externo para su polinización (Gómez-Carmona, 2018).

El árbol de cacao produce entre 6 000 y 10 000 flores por cosecha, de las cuales solamente el 10% aproximadamente son polinizadas y las que no son fecundadas o sufren de incompatibilidad genética caen después de 24 a 36 horas de su apertura pues son abortadas como mecanismo natural de la planta (Somarriba *et al.*, 2010; Córdoba, 2011; Orozco-Aguilar y López, 2017). Del total de flores polinizadas menos del 5% se desarrollan a frutos maduros (Groeneveld *et al.*, 2010).

Vanegas (2021), sostiene que la incompatibilidad sexual en el cacao sucede cuando el polen de una planta no es capaz de fecundar los óvulos de las flores de la misma planta o de otras plantas, provocando en ambos casos una baja producción. Debido a que muchas variedades de cacao son auto incompatibles hace necesaria la presencia de un vector, como los dípteros para poder hacer exitosa la transferencia de polen (Toledo-Hernández *et al.*, 2017).

2.5 VARIEDADES DE CACAO

2.5.1 Variedades criollas

Las variedades de cacao Criollo (*Theobroma cacao* L. ssp. *cacao* Cuat.) son subdivididos en dos grupos geográficos, de América Central y América del Sur, de acuerdo con Soria (1970) y Pound (1938) citados en Bhattacharjee y Lava Kumar (2007) estos son:

- Criollo Mexicano: se encuentra disperso en algunas pocas plantaciones en el estado de Chiapas. La forma y tamaño de la mazorca y semilla es muy variable, mientras que el color de la semilla es invariablemente blanco. El color de la mazorca está entre verde y rojo claro y siempre presenta forma de ápice la cual, los distingue.



Figura 2. Fruto de *T. cacao* de variedad criollo mexicano (*Theobroma cacao* L. ssp. *cacao* Cuat.).

- **Pentagona o lagarto:** Se encuentra en plantaciones de México y Guatemala, los árboles muestran frutos delgados y cáscara rugosa. Las mazorcas presentan cinco ángulos, de color rojo y raramente verde, y contienen semillas de tonos variables de violáceo a crema.
- **Criollo de Nicaragua o cacao real:** Pequeñas plantaciones o grupos aislados de esta variedad existen en ciertas áreas de Nicaragua. Los principales rasgos de esta variedad de cacao son un intenso color rojo y un pronunciado cuello de botella en la mazorca.
- **Criollo colombiano:** Sus frutos son de color verde o púrpura profundo, ambos tipos son suaves y totalmente uniformes, se encuentran en Colombia y son muy parecidos al criollo mexicano.

2.5.2 Forastero (*Theobroma cacao* L. ssp. *sphaerocarpum* Cuat.)

Este es un gran grupo que contiene poblaciones cultivadas, semi silvestres y silvestres, del cual las poblaciones amelonadas son las más extensivamente cultivadas. Se caracteriza por presentar mazorcas ovoides, amelonadas con diez surcos superficiales o profundos. La cáscara es lisa o ligeramente verrugosa, delgada o gruesa con una capa lignificada en el centro del pericarpio. Las mazorcas en general son de color verde, con tonos blanquecinos o rosados tenues en algunas poblaciones. Las semillas

son moradas, triangulares en corte transversal, aplanadas y pequeñas. Las variedades de Forastero incluyen el amelonado del estado de Bahía, Brasil y de África occidental; cacao nacional de Ecuador; cacao matina o ceylán y el amelonado silvestre de Guyana (Soria, 1970)



Figura 3. Fruto de *T. cacao* de variedad forastero (*Theobroma cacao* L. ssp. *sphaerocarpum* Cuat.).

2.5.3 Trinitarios

Están constituidos por poblaciones híbridas, producto de cruzamientos espontáneos entre criollos y forasteros (amelonados). Presentan características de mazorca, semillas casi similares y representan formas intermedias de los grupos que les dieron origen (criollo x forastero) (Soria, 1970).



Figura 4. Fruto de *T. cacao* de variedad Trinitario (Criollo x Forastero).

El cultivo de cacao en Chiapas y Tabasco representa una fuente importante de ingresos de la que dependen un gran número de familias de bajos recursos, puesto que más del 99% de la producción nacional se obtiene en dichas entidades.

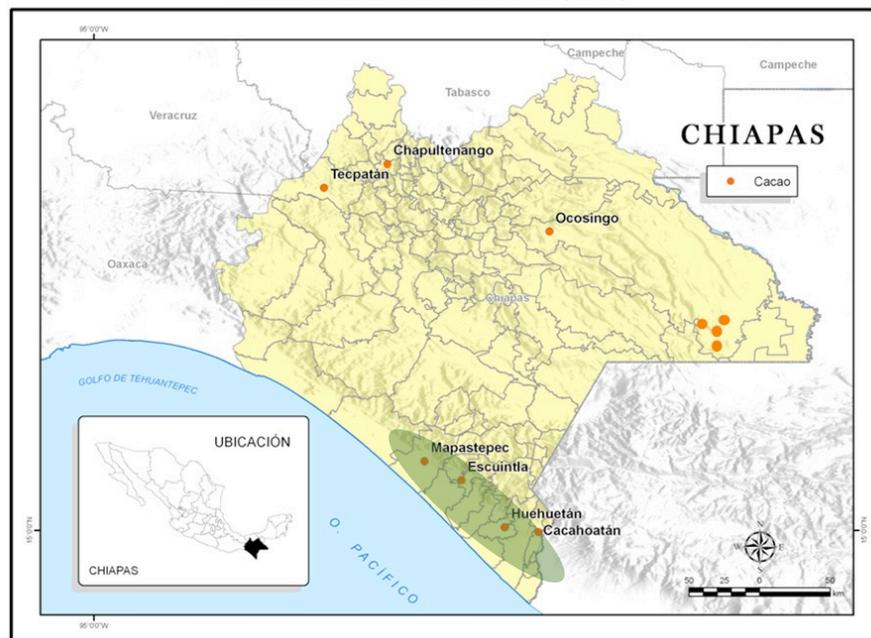


Figura 5. Distribución del cacao en Chiapas. Área sombreada: Corredor biológico de la zona principal de producción. (modificado de Avendaño-Arrazate *et al.*, 2011).

2.6 REQUERIMIENTOS PARA EL CULTIVO DEL CACAO

El cultivo tradicional de cacao se ha basado en el establecimiento de sistemas agroforestales, en los cuales los productores incorporan una gran variedad de árboles, especialmente forestales y frutales, de los que obtienen diferentes productos para su subsistencia como alimentos y madera. Esta configuración favorece al cultivo del cacao ya que naturalmente es una especie que evolucionó bajo un dosel de bosque (Ramos, 2011).

Es un cultivo típicamente umbrófilo, es decir, requiere de la protección de otros árboles que le proporcionen sombra para su desarrollo y producción. Los requisitos de sombra son mayores en los primeros cuatro años, cuando los árboles aun no presentan auto sombreado (Sánchez y Dubón, 1994).

Además, es un cultivo que requiere una temperatura entre 22 y 30 grados centígrados, alta precipitación (2 500 mm. al año), humedad cercana al 80%, calor durante todo el año, sombra y protección contra el viento (Suárez-Capello *et al.*, 1994; CONABIO, 2008) por esta razón generalmente se asocia en sistemas agroforestales (SAF) con árboles maderables o frutales que le ofrecen la protección necesaria.

De acuerdo con Ríos *et al.* (1997) citado en Ríos (2015) La poda y la regulación de sombra son las prácticas más importantes en el cultivo del cacao. Podar al final de la época seca o al inicio de las lluvias es una condición indispensable asegurando que esta actividad no se realice en etapas intermedias (Suárez-Capello *et al.*, 1994).

Actualmente la moniliasis se encuentra diseminada en las plantaciones de los estados de Chiapas y Tabasco. Su alta agresividad afecta negativamente la rentabilidad del cultivo al depender en gran parte del manejo de fungicidas, del material genético y del manejo agronómico y cultural (Avendaño-Arrazate *et al.*, 2011).

2.7 ECOLOGÍA DE LOS CACAOTALES Y FUNCIÓN COMO REFUGIO DE ESPECIES

Los sistemas agroforestales de cacao son ambientes que han sido sometidos a procesos que reducen su valor como hábitat, entre estos procesos destaca la sustitución de árboles nativos por otros cultivados, a menudo incluyendo especies exóticas (Ramírez-Meneses *et al.*, 2013). Sin embargo, los agrobosques de cacao tradicionales con cubiertas de sombra diversas y estructuralmente complejas se encuentran entre los usos agrícolas de la tierra que tienen más probabilidades de conservar una parte significativa de la biodiversidad forestal original (Rice y Greenberg 2000, Schroth *et al.* 2004).

Actualmente, se conoce que las mejoras de manejo simples en los agroecosistemas cacaoteros, como la adición de árboles de sombra, pueden tener efectos positivos tanto en la polinización como en el rendimiento y, al mismo tiempo, probablemente reducir los riesgos climáticos (Wanger *et al.*, 2014). El cacao tiene la habilidad de crecer, desarrollarse y producir frutos en asociación con otras especies para conformar sistemas agroforestales sostenibles: *Cacao-Gliricidia-Piper nigrum*; *Cacao-Erithryna*; *Cacao-Cedrela*, se considera una especie que produce un efecto restaurador del suelo mediante la creación de una capa de material orgánico producido por la hojarasca, controla la erosión y constituye un refugio para especies animales (CONABIO 2012 citado en Lecaro, 2015).

En Ghana por ejemplo los árboles de cacao se intercalan con plátanos o bananos como cobertura de sombra temporal, alimento básico y hasta fuente de ingresos, antes y en las etapas iniciales de fructificación (Acquaah, 1999). Se ha descubierto también que las cáscaras de banano son un buen sustrato de reproducción para los mosquitos, lo que aumenta su población y la formación de mazorcas (Young 1982b). Mientras que en Costa Rica las principales especies de sombra son *Bactris gasipaes* K. (Arecaceae), *Cordia alliodora* Ruiz y Pav. (Boraginaceae), *Nephelium lappaceum* L. (Sapindaceae), *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Gutiferae), *Terminalia amazonia* J. F.

Gmel. (Combretaceae) y *Erythrina poeppigiana* Walp. (Fabaceae) (Salgado-Mora *et al.*, 2007).

Localmente en las plantaciones de cacao en Cárdenas, Tabasco, se conocen hasta 503 especies arbóreas distintas, además de existir una mayor diversidad en la composición de las mismas en las parcelas de 50 años y una menor diversidad en las parcelas de 30 años. Destacando las especies *Colubrina arborescens* Mill., *Musa sp.*, *Gliricidia sepium* Jacq., *Diphysa robinoides* Benth., *Guazuma ulmifolia* Lam. y *Cedrela odorata* L. en las parcelas de 50 años y *Samanea saman* Jacq., *Diphysa robinoides*, *Guazuma ulmifolia* y *Erythrina sp.* en las parcelas de 30 años (Ramírez-Meneses *et al.*, 2013).

Para el Soconusco específicamente Salgado-Mora *et al.* (2007) afirman la existencia de un solo tipo de sistema agroforestal principalmente basado en frutales y maderables, encontraron 47 especies distintas siendo la familia Fabaceae el grupo con mayor diversidad compuesto por seis especies, las especies más encontradas fueron *Mangifera indica* L., *Pouteria sapota* J., e *Inga micheliana* Harms. Estos mismos autores afirman que debido a su composición, estructura y diversidad, los sistemas de producción de cacao pueden ser considerados como favorables para apoyar la conservación de la diversidad, sirviendo como refugio de vida silvestre y ser usados en zonas de amortiguamiento de áreas naturales, mientras que los monocultivos presentan una menor diversidad.

De acuerdo con Akesse-Ransford *et al.* (2021) debido a los altos índices de diversidad y abundancia registrados en sus estudios, consideran a las fincas de cacao como un entorno en donde se puede promover la biodiversidad de insectos, especialmente benéficos, al registrar una alta presencia de enemigos naturales de plagas que equilibran al ecosistema.

Delabie *et al.* (2007) explican la alta diversidad, así como el dominio ecológico de las hormigas en agroecosistemas cacaoteros, indican que existe una relativa facilidad para estudiarlas en el mismo en comparación con los ecosistemas nativos, puesto a que las plantaciones de cacao bajo sombra parecen adecuadas para el mantenimiento de las especies de insectos afirmando que la estructura boscosa de

este agroecosistema ofrece una variedad de nichos para la mayoría de las especies por varias razones, como lo son; la limpieza limitada del sotobosque nativo, la diversidad de árboles mantenidos en la plantación, los árboles introducidos que conservan diversas y abundantes poblaciones de epífitas (a menudo con su propia fauna dependiente) y que a diferencia de otros cultivos no todos los estratos de vegetación de un cacaotal se ven afectados simultáneamente por los pesticidas. Toledo-Hernández *et al.* (2017), concuerdan que los servicios de polinización de varios grupos de invertebrados son probables para el cacao y que estos pueden mejorarse mediante la preservación de los hábitats de los bosques naturales.

Schroth y Harvey (2007) demuestran la contribución significativa de los distintos sistemas cacaotales en la conservación de la biodiversidad tanto a escala de parcela como de paisaje al proporcionar hábitat y recursos a una amplia gama de especies de plantas y animales, que van desde murciélagos, aves, perezosos, escarabajos, hormigas, entre muchas otras especies, aseveran entonces que la cubierta forestal en el paisaje influye en la biodiversidad dentro de los paisajes de producción de cacao. De la Cruz-Pérez *et al.* (2009) en su estudio sobre arañas en los microhábitats de cacao concluyen en que dichos microhábitats que se forman dentro del agroecosistema son importantes para la diversidad y riqueza de las arañas que habitan dentro de estos sitios.

Cassano *et al.* (2009) también demuestra que los agroecosistemas cacaotales de Bahía, Brasil, son un hábitat óptimo para muchas especies típicas del bosque asegurando que estas comunidades biológicas son tan ricas y abundantes como los grandes bloques de bosque debido a que conservan cubiertas de sombra diversificadas y estructuralmente complejas compuestas por árboles nativos que sirven como refugio para un gran número de especies de organismos por lo que no representan un obstáculo al movimiento de las especies forestales a través del paisaje.

Diversos estudios realizados en las zonas tropicales coinciden en la importancia que los sistemas agroforestales de cacao tienen como áreas de conservación de la biodiversidad (Dahlquist, 2007; Oke y Odebiyi, 2007; Clough *et al.*, 2009), producción de madera, frutos comestibles y en la conservación de numerosas especies forestales

(Oke y Odebiyi, 2007; Bhagwat *et al.*, 2008). Sin embargo, se afirma que, para la conservación de la biodiversidad, los agroecosistemas de cacao dependen de su estructura, composición y manejo, así como de la cantidad, calidad y ubicación de los remanentes de hábitat de bosque nativo en el paisaje (Schroth y Harvey, 2007).

2.8 POLINIZACIÓN DEL CACAO

La polinización ocurre cuando los granos de polen con los gametos masculinos son transferidos desde las anteras de una flor hasta el estigma de otra (o la misma). Esta transferencia permite la fertilización de los óvulos y la reproducción sexual en plantas (Raskin y Vuturro, 2012). Se estima que cerca del 90% de las 300 000 especies de angiospermas son polinizadas por animales (Richards, 1986), siendo los insectos el 90% de los polinizadores (Buchmann, 1997). Cuando una planta es polinizada por organismos, ésta tiende a especializarse en base a las características morfológicas de estos visitantes; en este contexto, muchas modificaciones de las flores han sido desarrolladas como adaptaciones evolutivas que favorecen a los polinizadores (Raven *et al.*, 1992).

Las anteras de la flor de *T. cacao* están protegidas por los pétalos de tal forma que solamente un organismo de un tamaño menor a cuatro milímetros pueda pasar por el espacio donde está el polen. Las especies menores a dos milímetros no son polinizadoras efectivas, pues su cuerpo no queda impregnado de polen ya que no tocan el estilo cuando pasan por el estaminodio (Somarriba *et al.*, 2010; Córdoba, 2011). En el caso específico de las moscas, los adultos visitan las flores en busca de comida u otros beneficios como un lugar de apareamiento, abrigo, calor, presas o sitios para la oviposición y en este proceso, a su cuerpo cubierto de pelos, se adhieren granos de polen que llevarán a otra flor (Marshall, 2012).

Posnette (1944) y Hernández (1965) describieron detalladamente la manera cómo *Forcipomyia sp.* poliniza las flores del cacao. En general ella recorre longitudinalmente cada uno de los cinco estaminoides y eventualmente penetra dentro de cualquiera de las cinco bolsas petaloides de la flor en busca de las líneas guías. Eventualmente reaparece cargada de granos de polen en el notum, al intentar salir de la flor caminando por los estaminoides, deposita glomérulos de polen en las paredes

del pistilo alargado efectuando un movimiento típico en el que notum es repetidamente refregado contra el pistilo. Si el polen depositado es de la misma flor o es de otra flor del mismo árbol se producirá una autopolinización, pero si proviene de una flor de otro árbol diferente será una polinización cruzada de *Forcipomyia sp.*

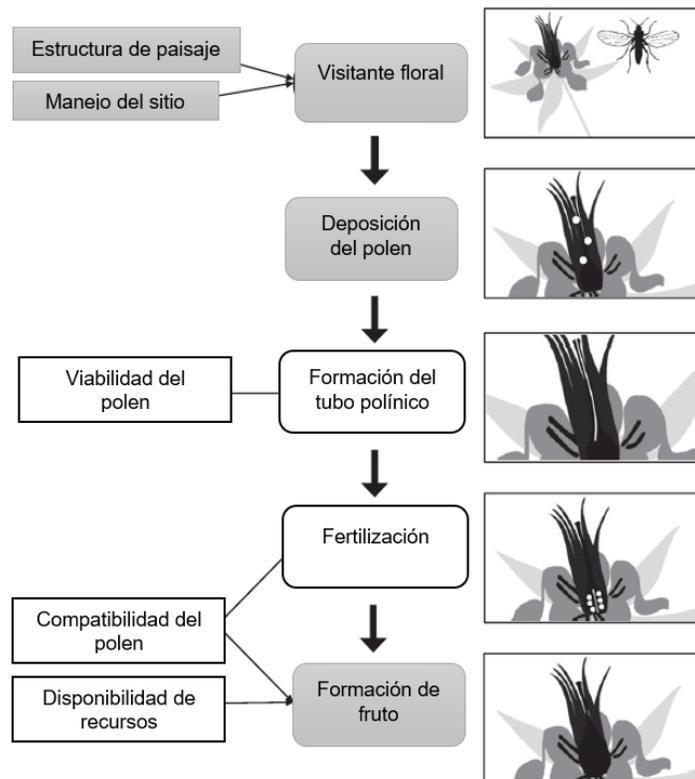


Figura 6. Proceso de polinización del cacao (*T. cacao*) (Modificado de Vansynghel *et al.*, 2022).

La polinización por Ceratopogónidos depende de varios factores: edad y condición de la flor, disponibilidad de ellas, comportamiento de los mosquitos en la flor, disponibilidad de insectos, cantidad de polen adjunto al insecto, su tamaño, especie y sexo del insecto, la viabilidad y disponibilidad del polen, (Kaufman, 1975). El polen de las flores de *T. cacao* puede permanecer viable para la polinización durante tres días. Las flores están receptivas durante las primeras horas de la mañana y estas comienzan a abrirse gradualmente por la tarde continuando por la noche hasta quedar completamente abiertas justo antes del amanecer. Sin embargo, una porción muy

grande de estas flores no logra ser polinizadas y caen al cabo de 48 horas (CONABIO, 2008).

Gracias al trabajo de Young (1997), en Limón, Costa Rica, se comprobó por primera vez que los aceites florales de *Theobroma* atraen insectos voladores en plantaciones de cacao, incluyendo los polinizadores. Los aceites florales de *T. cacao* y *Theobroma simiarum* Donn. Sm. en tres concentraciones (1, 10 y 100 ppm. Usando solvente de cloroformo), fueron efectivos atrayentes de un rango de insectos voladores de tamaño pequeño en los bosques de cacao durante la estación seca y lluviosa. Los dípteros, especialmente cecidómidos, ceratopogónidos y phoridos, son los principales insectos atraídos. Estos estudios proveen evidencia sobre el juego de los aceites florales en la atracción de insectos polinizadores a las flores de *Theobroma*, incluyendo el cacao.

2.9 POLINIZADORES DEL CACAO

En las flores de cacao hay muchos insectos visitantes, pero no todos son polinizadores, un visitante se considera polinizador si sus alas miden de 0.3 a 0.9 mm. Y que su cuerpo posea pelos o escamas en donde se pueda adherir el polen. Esto permite que su cuerpo quede impregnado del polen cuando atraviesa por las anteras de la flor, además los picos de actividad del polinizador deben estar sincronizados con la receptividad de las flores y el polen adherido a su cuerpo debe ir a otras flores (Willmer, 2011; Chumacero de Schawe *et al.*, 2016). En varios estudios realizados se reporta que el polen del cacao es transportado por un número reducido de insectos, principalmente de algunas especies del género *Forcipomyia* y en algunos casos trípodos del género *Frankliniella* (Enríquez, 1985).

El cacao es una planta típica de polinización cruzada y que depende de la acción de los insectos, en particular de dípteros del género *Forcipomyia*, para llevar a cabo la polinización (Avendaño-Arrazate *et al.*, 2011). Además del género *Forcipomyia* (Ceratopogonidae), otros estudios también han reportado a las familias Cecidomyiidae, Tripidae, Formicidae, Alphidae, y Sciaridae como especies polinizadoras de la flor de cacao (Salazar-Díaz y Torres-Coto, 2017; González, 2018)

Se ha reportado que algunos áfidos y varias especies de hormigas (*Crematogaster sp.* y *Ectatomma tuberculatum* Olivier, 1792) también efectúan la polinización del cacao. Estudios previos realizados en plantaciones de centro América revelaron que únicamente un 5% de las flores de árboles sin la presencia de hormigas y áfidos pudieron ser polinizadas y de ellas sólo un 0.3% desarrollaron fruto; mientras que, en árboles con fuertes infestaciones de estos insectos, un 35% de las flores eran polinizadas y un dos por ciento de ellas desarrollaron fruta (Harland, 1924).

Frimpong-Anin *et al.* (2015) indica que además de los mosquitos, las abejas silvestres de los géneros *Hypotrigona sp.* y *Lasioglossum sp.* son visitantes de la flor del cacao, con el fin de recoger el polen. *Lasioglossum* en particular han sido identificados por el autor como efectivos polinizadores del cacao, debido a su movimiento característico dentro de los pétalos, el papel de *Hypotrigona* por otro lado aún no ha sido identificado del todo, pero se le considera un visitante frecuente.

Hasta la actualidad, no existe un consenso sobre cuál es el principal insecto responsable de la polinización del cacao. Se citan, por ejemplo: *Forcipomyia quasiigrammi* y *Lasiohella*, a las hormigas *Crematogaster sp.*, algunas especies de áfidos *Aphis gossypii* Glover, 1877 y *Toxoptera aurantii*, especies de tripsidos *Frankliniella parvula* Hood, 1925. y algunas abejas silvestres (Ríos, 2015).

Existen diversas especies de insectos que cumplen con el rol de polinizadores de cacao. En el caso de los estudios en Ecuador, las especies que visitan la flor de cacao con más frecuencia son: *Frankliniella parvula* (Thripidae), *Toxoptera aurantii* (Aphididae), *Solenopsis sp.*, *Pheidole sp.*, *Wasmannia auropunctata* Roger, 1863., *Crematogaster sp.*, *Paratrechina sp.*, *Brachimirex sp.*, (Formicidae), y *Forcipomyia sp.*, (Ceratopogonidae), que es la especie de polinizadores más frecuente (Ríos, 2015) Todos estos organismos tienen características particulares que les permiten ser polinizadores de la flor de cacao. La primera es la capacidad de volar grandes distancias, la habilidad de transportar grandes cantidades de polen, y finalmente, su tamaño pequeño que les permite el acceso al interior de la flor (Suárez-Capello *et al.*, 1994).

Actualmente es muy poca la información actualizada que se tiene sobre la diversidad de los insectos polinizadores presentes en los diferentes sistemas en que se produce el cacao (González, 2018 y Montero-Cedeño *et al.*, 2019).

2.10 FACTORES QUE DETERMINAN LA ABUNDANCIA DE LA ENTOMOFAUNA

Los sistemas agroforestales de cacao requieren de sombra, puesto que es un elemento clave para el cultivo, especialmente en las plantaciones tradicionales que tienen variedades criollas de cacao, en este ambiente, la cantidad, tipo y diversidad de especies forestales para la sombra son importantes ya que la falta o carencia de estos disminuye las poblaciones de polinizadores que afecta directamente el desempeño del cultivo (Ríos *et al.*, 1997 citado en Ríos, 2015).

Es importante destacar que los sistemas agroforestales también generan una serie de beneficios, tanto para los productores como para el medio ambiente como la conservación de la biodiversidad (Oke y Odebiyi, 2007; Schroth y Harvey, 2007; De la Cruz-Pérez *et al.*, 2009) Por otro lado, la diversidad y abundancia de insectos polinizadores en los sistemas agroforestales de cacao puede estar influenciada por varias causas, entre ellas, el ambiente biótico y físico (clima y microclima), así como la cobertura y espaciamiento de los árboles de sombra (Bos, 2007).

Entre los factores más importantes que afectan la producción está el ataque de enfermedades fungosas como la monilia producida por el hongo *Moniliophthora roreri* Cif y Par. y las variaciones en las poblaciones de insectos polinizadores que pueden estar relacionadas con el manejo del cultivo (Young, 1982a; Guiracocha, 2001; Forbes y Northfield, 2016). Los insectos polinizadores son relativamente escasos en las plantaciones de cacao especialmente en sistemas que han sido simplificados en su estructura de sistemas agroforestales a sistemas intensivos, reduciendo la cantidad de materia orgánica como la hojarasca, que es el micro hábitat para el desarrollo de insectos polinizadores (Young, 1982a).

El proceso lógico en los cultivos de cacao con bajos niveles de polinización es mejorar los métodos culturales necesarios para el mantenimiento de las poblaciones

de polinizadores; por lo tanto, la naturaleza de incompatibilidad únicamente se compensa mediante una polinización cruzada natural, es así que, el servicio de polinización ofrecido por insectos especialmente acondicionados para esta labor es de importancia vital para el éxito en los rendimientos del cultivo (Ramos, 2011).

La polinización de cacao por Ceratopogónidos es altamente dependiente de las poblaciones de mosquitos con los ciclos de floración; y, por otro lado, la abundancia de mosquitos también está influenciada directamente con la abundancia de flores (Young, 1983). Las larvas de esta familia son detritívoras o predadores en sistemas acuáticos y se encuentran en diferentes microhábitats como orificios de troncos, flores tropicales, hojarasca, y sistemas hídricos. En las zonas tropicales de América del Sur los ceratopogónidos en estadios inmaduros son una fuente importante de alimento para otros insectos y peces (Borkent y Spinelli, 2007).

De la Cruz y Soria (1973), señalaron que la polinización, floración, producción y precipitación fluctuaron marcadamente a lo largo del año. Concluyeron que la polinización depende directamente de la floración y de la lluvia, y que la ocurrencia cronológica de la floración podría ayudar a programar las prácticas agrícolas principalmente aquellas fitosanitarias que podrían afectar a las especies polinizadoras. Los sistemas agroforestales favorecen la presencia de un mayor número de especies; sin embargo, el número de flores y la humedad del entorno son variables clave que inciden en la abundancia de los insectos especialmente de polinizadores (Ríos, 2015).

Frimpong-Anin *et al.* (2015) señala en su manual las prácticas que ayudan en la conservación de los polinizadores del cacao que son: incremento en la abundancia de los hábitats adecuados para la entomofauna, incremento en los sustratos de reproducción adecuados, realizar la siembra de plátano como seto vivo, cultivo mixto de cacao junto a otros árboles, uso cuidadoso de pesticidas, provisión de sombra óptima, así como mantenimiento de vegetación natural como refugio alternativo para los polinizadores.

III. ANTECEDENTES

Los estudios sobre la diversidad de polinizadores de *T. cacao* se han realizado con metodologías distintas, que van desde la captura indirecta mediante el uso de trampas o atrayentes, hasta la captura directa mediante aspiradores eléctricos o manuales (Frimpong-Anin *et al.*, 2009), en diferentes épocas del año, así como distintos sistemas cacaotales, lo que demuestra diferencias significativas en cuanto a la diversidad encontrada en cada lugar.

Según Soria (1971), la polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia sp.* fueron reportadas por primera vez por Billes (1941) en Trinidad, Colombia. Los primeros estudios sobre la entomofauna asociada a la polinización del cacao corresponden a la década de los años 70. Soria (1971) y Posteriormente Glendinning (1972) describen cómo se lleva a cabo de manera natural la polinización del cacao (*T. cacao*) y como una especie en particular de mosquita la lleva a cabo *Forcipomyia sp.* quien recorre longitudinalmente cada uno de los cinco estaminoides hasta penetrar en alguna de las cinco bolsas petaloides, de donde reaparece cargada de granos de polen los cuales son refregados por las paredes del pistilo de la misma o diferente flor, dando pie a la polinización.

Los estudios realizados por Palíz *et al.* (1982), señalan que, entre los insectos polinizadores del cacao, se han encontrado áfidos o pulgones (Hemiptera: Aphididae), de las especies *Aphis gossypii* y *Toxoptera aurantii*; trips (Thysanoptera: Thripidae), de las especies *Heliethrips haemorrhoidalis* Bouché, 1833 y *Selenothrips rubrocinctus* Giard, 1901.; hormigas (Hymenoptera: Formicidae), de las especies *Brachymyrmex heeri* Mayr, 1868 y *Solenopsis molesta* Buren, 1972. y pequeñas mosquitas (Diptera: Ceratopogonidae), de los géneros *Forcipomyia*, *Dasyhelea*, y *Atrichopogon*, siendo estas las que presentan mayor eficacia en la polinización del cacao.

En estudios más recientes, el trabajo de Guevara (2010) probablemente el más cercano al trabajo que se presenta sobre los insectos polinizadores de cacao, reportó un total de 16 342 insectos capturados directamente sobre las ramas de los árboles de cacao con el uso de una red entomológica y trampas adhesivas, encontrándose en

mayor cantidad los insectos correspondientes a la familia Aphididae con una representación de 81% de los insectos capturados, seguido de la familia Formicidae con 7%, mientras que la familia Ceratopogonidae, el díptero mejor representado, apenas representó el uno por ciento del total de los insectos capturados, seguido por los dípteros Chironomidae y Cecidomyiidae.

Salazar-Díaz y Torres-Coto (2017) concuerdan con la alta especialización de los micro dípteros de la familia Ceratopogonidae, *Forcipomyia sp.* en la polinización del cacao en Costa Rica. Sin embargo, en sus resultados encontraron únicamente a dos especies de esta familia, siendo Thysanoptera la familia más abundante, seguida por Cecidomyiidae y Sciaridae, en los tres sistemas distintos en que se colectaron.

González-Pérez (2018), en El Salvador, evaluó la importancia de la entomofauna mediante colecta directa en tres distintos tratamientos con una parcela de 10 m. por 50 m. A lo largo de cinco meses logrando una captura total de 465 individuos pertenecientes en 17 especies, siendo *Dasyhelea* (Ceratopogonidae) y *Clinodiplosis* (Cecidomyiidae) los géneros más abundantes.

Entre los estudios más recientes de Colombia se encuentra el trabajo de Gómez-Carmona (2018). Sin embargo, solamente estima la diversidad y abundancia de dípteros, excluyendo a otros órdenes que pudieran encontrarse en las plantaciones, algo muy interesante en su análisis es el resultado de la aplicación de pseudotallos de banano que favorecen una mayor abundancia de Ceratopogonidae en el sitio de estudio, además de una mayor abundancia de la misma familia en el lote de sistema agroforestal más sombrío.

Pese a que se reporta al díptero *Forcipomyia* como el principal polinizador en varios estudios a lo largo de la región tropical de América y hasta de África, existen estudios donde los dípteros más abundantes resultan ser miembros de la familia Cecidomyiidae (Frimpong-Anin, 2009; Adjaloo y Oduro, 2013; Salazar-Díaz y Torres-Coto, 2017; González-Pérez, 2018; Vansynghel *et al.*, 2021; Dorado-Suárez, 2022).

Los estudios realizados en las zonas donde *T. cacao* es una planta introducida han aportado información relevante respecto al papel de la entomofauna asociada a la

flor del cacao, gracias al estudio de Frimpong-Anin *et al.* (2009) se conoce que los meses de julio y agosto son los más abundantes en especies de mosquitos en los cacaotales. Sin embargo, estos resultados se obtuvieron mediante el uso de trampas atraentes como el de bandejas pintadas con distintos colores y trampas *McPhail* que poseían aceite destilado de flores de cacao. Por otro lado, la colecta manual resultó ser muy efectiva al realizarse de manera intensiva durante los primeros 10 min. de las primeras horas de la mañana entre las 07:00 y 12:00 horas, en este estudio destaca la presencia de una especie de la familia Apidae, *Liotrigona parvula* Darchen, 1971. como importante visitante floral.

En otro estudio de Frimpong-Anin *et al.* (2011) en Ghana los visitantes florales del cacao predominantes fueron especies de las familias Ceratopogonidae y Cecidomyiidae, pero también registra a una abeja como potencial polinizador *Liotrigona Parvula* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini), también indican en sus resultados que los bosques naturales adyacentes a las fincas de cacao estudiadas no aumentaron significativamente la población de estos mosquitos polinizadores; así como la fructificación como se le consideraría y que pese a que las condiciones adecuadas para la polinización eficiente del cacao han sido ampliamente discutidas, los datos sobre la polinización óptima del cacao silvestre en sus hábitats nativos apenas están disponibles.

Adjaloo y Oduro (2013) en la región de Ghana determinaron que del total de insectos encontrados (2 721) solo la mitad de ellos correspondían a visitantes florales donde el 97% de los visitantes fueron dípteros, siendo su principal visitante floral *Cecidomyiidae spp.* seguido de *Forcipomyia spp.* Sin embargo, en el mismo estudio se demuestra como *Forcipomyia sp.* presenta una alta especialización como polinizador de *T. cacao* debido a su capacidad para depositar un mayor número de granos de polen por sobre otros micro dípteros.

En Australia, Forbes y Northfield (2016) comprobaron que la adición de cáscaras de frutos de cacao que sirven como refugio para los dípteros polinizadores aumentó la cantidad de frutos por árbol, así como las densidades de grupos depredadores como arañas y pequeños lagartos esquizocorales, por lo que afirman que en

un correcto manejo tanto la conservación de polinizadores como de depredadores pueden ser objetivos compatibles dentro de un sistema altamente especializado de plantas y polinizadores, al ocurrir una mayor disponibilidad de hábitat y alimento.

Akese-Ransford *et al.* (2021) en su estudio en las regiones central y oriental de Ghana registraron una alta cantidad de insectos asociados directamente a la planta del cacao, los individuos colectados fueron un total de 13 742 pertenecientes a 138 especies distintas, determinaron una mayor abundancia en los sistemas orgánicos que en los convencionales siendo la especie *Oecophylla longinoda* Latreille, 1802. la especie dominante en ambos sistemas agrupada como enemigo natural junto con las especies *Camponotus* spp, *Pheidole* spp, *Tegenaria* spp, *Crematogaster* spp, *Odontomachus* spp y *Heteropoda venatoria* Linnaeus, 1767. los cuatro órdenes más dominantes para cada sistema fueron Hemiptera (43,2%), Hymenoptera (41,3%), Orthoptera (5,3%) y Coleoptera con un, y 5,3% respectivamente para el sistema orgánico y Hemiptera (54,7%) seguido de Hymenoptera (32,3%), Coleoptera (5,1%) y Diptera (2,8%) respectivamente, en fincas de cacao convencional. Finalmente registra a *Planococoides njalensis* Laing, 1929., *Macrotermis* spp., *Sahlbergella singularis* Hagl., *Helopeltis* spp. *Pseudococus* spp y *T. aurantii* como plagas registradas en las fincas de cacao, aunque las últimas dos como plagas menores en África occidental.

La región del Soconusco, Chiapas, cuenta con escasos estudios enfocados en la entomofauna nativa polinizadora del cultivo del cacao criollo sobre todo de su relación con la estructura arbórea o actividades de manejo a la que el sistema cacaotal es sometido, sin embargo, existen investigaciones similares como los estudios de Winder (1978), desde donde se reconoce una relación positiva entre la humedad del suelo y la abundancia de polinizadores, encontrando que las mayores poblaciones de insectos polinizadores de la familia Ceratopogonidae estaban correlacionadas con mayor humedad del suelo y las menores poblaciones con la menor humedad del suelo.

Salgado-Mora *et al.* (2007) inició el estudio de la diversidad Arborea en cacaotales del Soconusco, determinando un total de 47 especies arbóreas distintas agrupadas en 23 familias, afirma que la composición florística entre los diferentes municipios estudiados (Tuzantan, Huehuetan, Tapachula y Tuxtla Chico) es

estadísticamente similar de acuerdo a los valores obtenidos, siendo las especies más frecuentes *Mangifera indica* L. y *Pouteria sapota* Jacq. Y por lo tanto afirmando la existencia de un solo tipo de sistema agroforestal para los cacaotales del soconusco.

Romero *et al.* (2009) Poco después realizó un análisis de la estructura arbórea agroforestal del cacao (*T. cacao*) en el área del soconusco, Chiapas. Encontró un total de 418 individuos en un área total de 5.25 ha. Muestreadas. La riqueza encontrada fue de 46 especies arbóreas entre vegetación nativa, secundaria y exótica, la familia más importante fue Fabaceae con seis especies, se hace inferencia en el interés del cacaocultor chiapaneco por la utilización como sombra de especies de esta familia. Además, se determina también una similitud en la cobertura arbórea en todos los sitios de muestreo sobre el 90%, lo que también indica un poco manejo en las plantaciones.

Bravo *et al.* (2011), evaluaron la abundancia de insectos polinizadores en sistemas agroforestales de cacao, mediante factores como vegetación, paisaje y enemigos naturales, encontraron que el porcentaje de polinizadores es mayor en comunidades que en bosques a su vez relacionado positivamente con la humedad de la hojarasca, pero también encontraron relaciones negativas entre la pendiente del terreno y la altitud con respecto a la abundancia de polinizadores, especialmente del género *Dasyhelea* sp.

En Panamá Córdoba *et al.* (2013) analizaron únicamente la diversidad de Dípteros polinizadores del cacao encontrando los géneros *Atrichopogon*, *Dasyhelea* y *Forcipomyia*, este último en mayor abundancia, relacionándolos con características de sombra y suelo de los sistemas agroforestales, encontraron una estrecha relación entre la abundancia de polinizadores y la cobertura de hojarasca y restos de fruta en descomposición, por el contrario la relación con las piedras y el suelo desnudo fue negativa, y aunque correlacionan el aumento de la cantidad de flores polinizadas con la presencia de los Dípteros polinizadores, indican que esta es muy baja por lo que se requiere mejorar el manejo agroforestal de los sistemas con el fin de incrementar la floración y la población de estos dípteros.

Montero-Cedeño *et al.* (2019), también encontraron diferencias en la diversidad de polinizadores de acuerdo a los sustratos alimenticios en que el cultivo de cacao (*T.*

cacao) se encuentra sometido, demostrando una así una efectiva correlación entre ambas. Por otro lado, el estudio de Dorado-Suárez (2022) en Colombia si evaluó toda la entomofauna presente en dos sistemas cacaotales distintos bajo manejo convencional y orgánico, en este último donde encuentra un significativo incremento en la abundancia de la entomofauna en determinados roles ecológicos, polinizadores, predadores, parasitoides y plagas.

En el trabajo de Vansynghel *et al.* (2022) los visitantes florales más abundantes fueron pulgones, y trips, durante el trabajo se determinó un bajo porcentaje de mosquitos del orden Diptera (7%), al mismo tiempo tazas de visita diferentes a lo largo de un gradiente de cierre de dosel, se indica que, aunque ambos grupos más encontrados se han reportado como capaces transportadores de polen es más probable que su efecto sobre el *Fruit-set* (flores transformadas a frutos) sea neutral o adverso.

Después de la baja cantidad de formación de frutos atribuye otros factores que influyen en la polinización tales como falta de polinizadores efectivos, la incompatibilidad genética o una limitación de recursos, e indica como clave para el establecimiento de un sistema cacaotal nativo de alto rendimiento a estrategias de gestión y manejo muy específicas como son el cierre del dosel, así como el manejo del hábitat. Se determinó una tasa de visitas florales también asociadas con el cierre del dosel y temporada de lluvias. Se hace referencia a la dependencia de la polinización cruzada del cacao nativo en contraparte a las variedades híbridas cultivadas principalmente fuera de América diseñadas para una producción constante y autocompatibilidad (Vansynghel *et al.*, 2022).

Frimpong-Anin *et al.* (2015) en su manual indica que el aumento en las poblaciones de los polinizadores del cacao conduce en un mayor rendimiento de los cultivos por lo que resulta necesario conservar e incrementar las prácticas de manejo que beneficien a la entomofauna.

IV. OBJETIVOS

4.1 GENERAL

- Determinar la entomofauna asociada a la flor del cacao (*Theobroma cacao* L.) en la región Soconusco de Chiapas, México.

4.2 ESPECÍFICOS

- Identificar la diversidad de insectos asociados a la flor del cacao (*Theobroma cacao* L.) en un tipo de sistema agroforestal con manejo tradicional y otro sin manejo.
- Determinar la diferencia en la formación de frutos entre ambos tipos de manejo de sistemas agroforestales y su relación con la entomofauna presente.

V. ZONA DE ESTUDIO

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

Los sitios de estudio se encuentran localizados sobre la región Soconusco en los municipios de Acacoyagua y Escuintla, Chiapas, México. La región soconusco se localiza en los 15°19' N de longitud y los 92°44' W de latitud, cubriendo 4 605.4 km², lo que representa 6.28% de la superficie estatal, durante los meses de mayo a octubre la temperatura mínima promedio en la mayor parte de la región es de 21°C a 22°C y la máxima de 33°C a 34°C con una precipitación entre 1 200 y 3 000 milímetros. En el periodo de noviembre a abril la temperatura mínima promedio en la mayor parte de la región es de 18°C a 19.5°C y la máxima mayor a 33°C, la precipitación en esta época corresponde entre 75 mm hasta 800 mm. (Gobierno del estado de Chiapas, 2013)

El municipio de Escuintla se encuentra entre los paralelos 15°12' y 15°30' de latitud norte; los meridianos 92°25' y 92°45' de longitud oeste; altitud entre cero y 2 700 m. Colinda al norte con los municipios de Acacoyagua y Siltepec; al este con los municipios de Siltepec, Motozintla y Huixtla; al sur con los municipios de Villa Comaltitlán y Acapetahua; al oeste con los municipios de Acapetahua y Acacoyagua. (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2010).

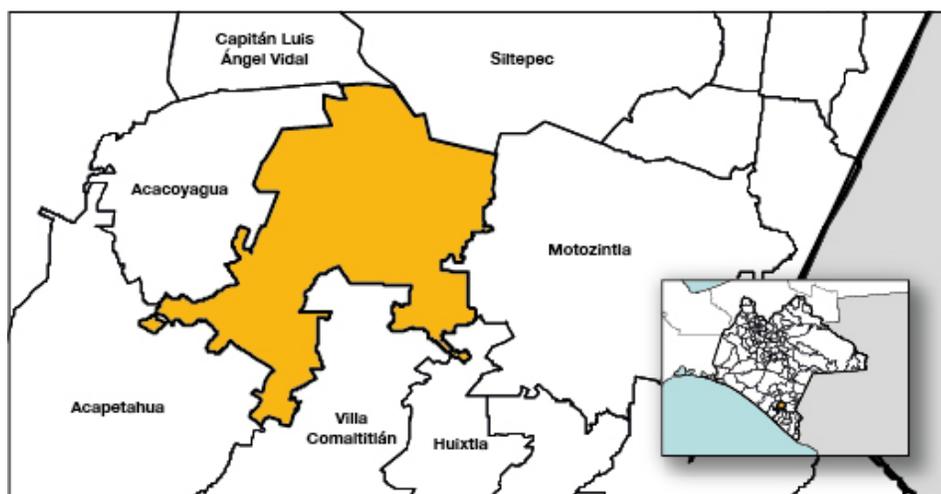


Figura 7. Localización del municipio de Escuintla, Chiapas (INEGI, 2010).

El municipio de Acacoyagua se encuentra entre los paralelos 15°19' y 15°30' de latitud norte; los meridianos 92°33' y 92°47' de longitud oeste; altitud entre 0 y 2 700 m. Colinda al norte con los municipios de Mapastepec, Siltepec y Escuintla; al este con el municipio de Escuintla; al sur con los municipios de Escuintla y Acapetahua; al oeste con los municipios de Acapetahua y Mapastepec (INEGI, 2010).

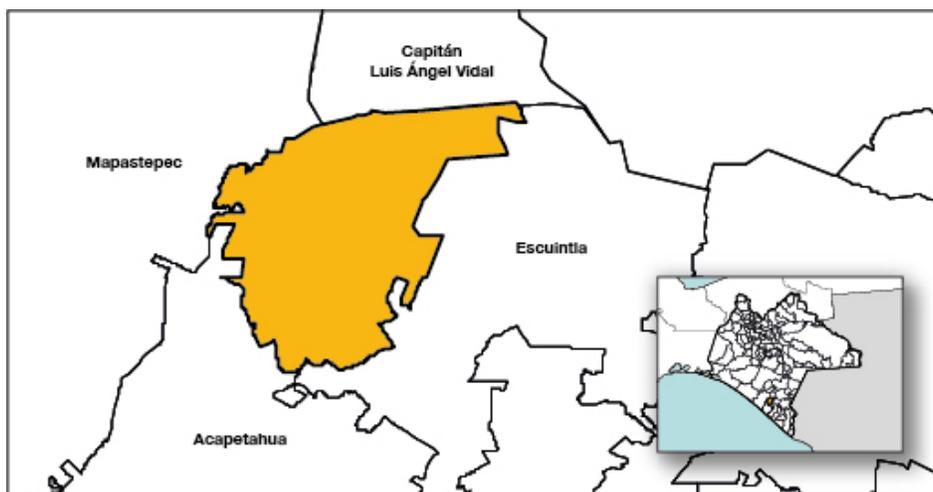


Figura 8. Localización del municipio de Acacoyagua, Chiapas (INEGI, 2010).

5.2 OROGRAFÍA Y VEGETACIÓN

Escuintla se encuentra junto al municipio de Acacoyagua y comparten mucha de su identidad fisiográfica, forma parte de la Cordillera Centroamericana en su mayoría en la Sierra Madre de Chiapas con una discontinuidad en la Llanura Costera de Chiapas (INEGI, 2010).

Acacoyagua se encuentra al sur del estado, asentado en su mayoría en la Sierra Madre de Chiapas, predominando el relieve montañoso su orografía está conformada por zonas accidentadas y zonas planas, las primeras se encuentran al norte y forman parte de la Sierra Madre de Chiapas, las zonas planas comprenden el sur del municipio en la llanura costera del pacífico. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED s.d.).

Los tipos de vegetación que predominan en ambos municipios son en su mayoría selva alta perennifolia, bosque de pino encino y una pequeña parte de bosque mesófilo de montaña, el resto se trata de pastizal cultivado e inducido (INEGI, 2010).

5.3 CLIMA

El clima del municipio de Escuintla, varía de cálido húmedo a templado húmedo de acuerdo a la altitud, con su correspondiente zona de transición, siendo para cada porción del territorio, Cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (69.36%), semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (23.76%) y templado húmedo con abundantes lluvias en verano (6.88%). El rango de temperatura es de 14 a 30 °C y el rango de precipitación pluvial es de 2 500 a 4 000 mm. Anuales (INEGI, 2010).

El clima del municipio de Acacoyagua, varía de cálido húmedo a templado húmedo de acuerdo a la altitud, con su correspondiente zona de transición, siendo para cada porción del territorio, cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (71.06%), semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (23.27%) y templado húmedo con abundantes lluvias en verano (5.67%). la temperatura media anual es de 27° centígrados y una precipitación pluvial de 3 600 milímetros de mayo a octubre (INEGI, 2010).

5.4 SELECCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en dos sistemas agroforestales (SAF) con un manejo agronómico distinto, de acuerdo a la clasificación de López (2018) para los sistemas agroforestales encontrados en la zona de estudio, la primera parcela seleccionada bajo un tipo de manejo tradicional y la otra sin prácticas de manejo actuales (en adelante sin manejo) (Cuadro 1). La primera parcela seleccionada (manejo tradicional) fue localizada dentro del ejido Ovando Turquía perteneciente al municipio de Escuintla, Chiapas. En el predio denominado rancho de doña fide, las coordenadas extremas corresponden a 92°38'19.53" Longitud Oeste y 15°21'35.31" Latitud Norte. En un gradiente altitudinal de 160 m s.n.m. (Figura 10).

La segunda parcela seleccionada corresponde al sitio de estudio sin manejo, localizada en el predio Regalo de Dios, perteneciente al municipio de Acacoyagua, Chiapas. Cuyas coordenadas corresponden a 92°38'03.46" Longitud Oeste, 15°21'23.42" Latitud Norte. Con una elevación de 172 m s.n.m. (Figura 11).

Cuadro 1. Características de cada tipo de sistema agroforestal.

| Tipo de manejo de SAF | | Manejo tradicional | Sin manejo |
|---------------------------|---|----------------------------------|----------------------------------|
| Municipio | | Escuintla | Acacoyagua |
| Coordenadas | | 92°38'19.53" O 15°21'35.31" N | 92°38'03.46" O 15°21'23.42" N |
| Altitud | | 160 m.s.n.m. | 172 m.s.n.m. |
| Área | | 13 071 m ² | 57 643 m ² |
| Características de manejo | Utilización de agroquímicos | No | No |
| | Poda de mantenimiento (ramas apicales y eliminación de renuevos o chupones) | Si | No |
| | Limpieza total de arvenses (al menos dos veces por año) | Si | No |
| | Control orgánico de plagas | Si | No |
| | Control de cobertura de sombra mediante poda o eliminación | Si | No |
| | Remoción y control de frutos enfermos (con cal y ceniza) | Si | No |



Figura 9. Ubicación de los sitios de estudio, parcelas con manejo tradicional y sin manejo.



Figura 10. Vista del sitio de estudio con manejo tradicional. a) Vista frontal. b) Vista posterior.



Figura 11. Vista del sitio de estudio sin manejo. a) Vista frontal. b) Vista posterior.

VI. MÉTODO

6.1 TRABAJO DE CAMPO

6.1.1 Duración de la fase de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo durante los meses de julio a septiembre del año 2022 iniciando con salidas exploratorias para la definición del sitio de estudio, una vez definido se realizaron muestreos con una duración de dos días por parcela consecutivamente hasta un total de 47 días de colecta continua (modificado de Gómez-Carmona, 2018; Vansynghel *et al.*, 2022), llevándose a cabo la captura de cualquier insecto observado directamente dentro y sobre cualquier estructura de la flor, así como el registro de su actividad y el número de flores y frutos nuevos formados cada día.

6.1.2 Definición de parcelas

La definición de las parcelas se realizó tomando en cuenta que ambas plantaciones correspondieran solamente a variedades criollas de Criollo mexicano (*Theobroma cacao* L. ssp. *cacao* Cuat.), Forastero (*Theobroma cacao* L. ssp. *sphaerocarpum* Cuat.) y Trinitario (Criollo x Forastero) sembradas dentro de ellas, es decir, exentando cualquier plantación correspondiente a tipos “clones” de plantas de *T. cacao*. Se estableció una parcela por cada tipo de manejo de 25 m por 25 m (625 m² totales) adaptándose a las medidas del predio, cada una ubicadas al centro de las plantaciones para evitar interferencias por efectos de borde (Modificado de González-Pérez, 2018).

6.1.3 Selección de árboles

Se seleccionaron en ambos sistemas cacaotales un total de cinco árboles, uno central y cuatro en la periferia de la parcela y uno central para una representatividad más homogénea de acuerdo al método de muestreo cinco de oros propuesto por Navarro (2011), procurando que los árboles tuvieran la misma edad y altura.

6.2 COLECTA DE EJEMPLARES Y PRESERVACIÓN

El muestreo se realizó mediante colecta directa sobre las flores con el uso de succión electro-mecánica con la ayuda de una aspiradora entomológica (Figura 12), modificada de Frimpong-Anin *et al.* (2009) y González Pérez (2018), mediante succión por aspiración con la ayuda de un aspirador entomológico modificado de Gómez y Gómez y Jones (2002), y mediante el uso de pinzas entomológicas cuando así se requiriera (Figura 13), tomándose en cuenta todas las flores que se encontraban a nivel de vista en un rango de 0.3 m a 1.3 m sobre el nivel del suelo.

De acuerdo a las observaciones de Frimpong-Anin *et al.* (2009) y Salazar-Diaz y Torres-Coto (2016) las colectas se llevaron a cabo durante los primeros 10 min. De cada hora subsecuentes para cada uno de los cinco árboles, entre los horarios de 08:00 a.m. a 13:00 p.m. horario registrado como de mayor éxito de captura por los mismos autores, contabilizándose un total de 300 min. de colecta por día.

Los insectos capturados fueron depositados en frascos (viales) de distintas capacidades con alcohol al 70% para su conservación y posterior identificación (Márquez-Luna, 2005).



Figura 12. Aspiradora eléctrica entomológica.



Figura 13. Métodos utilizados para la captura de insectos. a) Succión por aspiración mediante el aspirador entomológico. b) Colecta de ejemplares mediante pinzas entomológicas.

6.3 ANÁLISIS DE COLECTAS Y TRABAJO DE GABINETE

Los especímenes colectados fueron transportados para su posterior identificación a los laboratorios del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) donde fueron agrupados, cuantificados e identificados mediante el uso de guías especializadas, listados, comparación en colecciones y consulta con especialistas.

Para el caso del orden Coleoptera se logró la identificación a nivel de especie mediante el uso del listado Crisomélidos de México (Ordoñez-Reséndiz y López-Pérez, 2021) y la guía de los insectos asociados al cacao (*T. cacao*) de Guevara y Cruz (2010). Para el orden Diptera se utilizó el Manual de Diptera de Centro América de Buck *et al.* (2009), el catálogo de Cecidomyiidae del mundo (Gagné, 2010), Ceratopogonidae Neotropicales (Borkent y Spinelli, 2007), Ceratopogonidae polinizadores del cacao (Cañarte *et al.*, 2021), especies de Drosophilidae de América del Norte (Miller, 2015) y el listado de bracónidos presentes en Oaxaca (Morales, 2007). Para Hymenoptera se consultaron las guías familias Hymenoptera del mundo (Goulet y Huber, 1993), géneros de hormigas en México (Mackay y Mackay, 1989), Géneros de hormigas de Michoacán (Escalante *et al.*, 2006). Para el orden Hemiptera fueron utilizadas las guías claves de familias de Cicadomorpha (Dietrich, 2005), Guía para la identificación de pulgones alados de México (Peña-Martínez y Bujanos-Muñiz,

1991), guía de identificación de pulgones (Navarro y García-Marí, 2014), Guía de insectos de plantaciones de México (Nájera y Souza, 2010), y finalmente la guía artrópodos presentes en el cultivo del cacao (Valarezo *et al.*, 2013).

6.4 ANÁLISIS DE RESULTADOS

Una vez agrupados e identificados los especímenes colectados fueron registrados en una base de datos en el programa Excel 2019 para su posterior análisis, así como la elaboración de sus diagramas correspondientes con el apoyo de los programas R Studio Cloud y Past versión 4.11.

6.4.1 Riqueza y abundancia

Se elaboraron los diagramas correspondientes a la riqueza y abundancia con ayuda del programa Office Excel 2019, apoyados de tablas que facilitarían la visualización de los resultados. Los cambios en la estructura de las comunidades, la riqueza de especies y la uniformidad de la abundancia se compararon mediante curvas de rango abundancia, realizadas con el mismo programa. Estas curvas también permiten determinar cambios en la identidad de las especies más frecuentes o dominantes e identificar los umbrales de respuesta de las comunidades a los gradientes ambientales (Magurran, 2004).

6.4.2 Estimador de riqueza.

Para estimar la riqueza esperada se utilizó el estimador no paramétrico Chao 1 basado en la abundancia de especies que sólo están representadas por pocos individuos en una muestra (especies raras) comparadas con las especies comunes que pueden estar representadas por numerosos individuos, Chao 1 calcula entonces el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies representadas por un sólo individuo (singletons) y el número de especies representadas por exactamente dos individuos (doubletons) (Escalante, 2003).

6.4.3 Esfuerzo de muestreo

Se elaboró la curva de acumulación de especies, con el propósito de evaluar la efectividad del esfuerzo de muestreo realizado, la curva fue representada en función

de la diversidad de especies encontradas y el número de individuos. En una curva de colecta de especies la incorporación de nuevas especies al inventario se relaciona con la medida del esfuerzo de muestreo, cuanto mayor sea este esfuerzo mayor será el número de especies colectadas. Al principio se colectan sobre todo especies comunes y la adición de estas se produce rápidamente por lo que la pendiente de la curva incrementa rápidamente, a medida que prosigue el muestreo son las especies raras, así como las denominadas turistas, provenientes de otro tipo de hábitat los que hacen crecer el inventario por lo que la pendiente de la curva desciende (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

6.4.4 Diversidad de especies

Para estimar la diversidad de especies encontradas fueron utilizados los índices de diversidad $q=1$ entropía de Shannon (exponencial de Shannon), donde se considera a todas las especies según su frecuencia relativa en las muestras y es sensible a las especies más abundantes (Jost, 2007), $q=2$ el índice del inverso de la dominancia de Simpson, que se basa en las especies dominantes en la comunidad pero que su inverso se considera como buen indicador de diversidad (Feinsinger, 2004).

Puesto que los índices tradicionales de diversidad priorizan aspectos específicos como la riqueza o la uniformidad (Tuomisto, 2010) y no miden ambos componentes de diversidad simultáneamente, se requiere una medida estadística compuesta (Guisande *et al.*, 2017) por lo tanto se utilizó el índice área bajo la curva o superficie de diversidad beta (en adelante área bajo la curva) propuesto por Di Battista *et al.* (2017) evitando el efecto de las diferencias entre los tamaños de muestra y el número de especies registradas (Gómez-Tolosa *et al.*, 2022). Para todos los casos también fueron realizados sus respectivos diagramas basados en las curvas de rarefacción, con el fin de expresar gráficamente la diferencia de la diversidad entre ambos sistemas.

6.4.5 Comparación de resultados de flores transformadas a frutos entre sistemas

Los datos obtenidos de floración y fructificación fueron cuantificados para la obtención del cálculo de los valores de cantidad de flores transformadas a frutos (*fruit set*) como

lo denomina Vansynghe *et al.* (2022) correspondientes a cada árbol por sistema de estudio y su comparación entre ambas condiciones con el fin de determinar si existe una diferencia entre ambos sistemas y si esta era significativa.

6.4.6 Correlación entre el valor de diversidad de área bajo la curva y número de flores por árbol.

Se realizó el diagrama de correlación-dispersión correspondiente para observar la tendencia del índice de diversidad de área bajo la curva de acuerdo con el número de flores producidas por cada árbol en ambos sistemas y conocer así, si la diversidad era influenciada por la cantidad de flores.

Laguna (2014) nos indica que el coeficiente de correlación y la regresión lineal simple nos permite conocer la relación entre dos variables continuas, y mediante el diagrama de dispersión detectar posibles valores atípicos. Por un lado, el coeficiente de correlación determina el grado de asociación lineal entre X e Y, sin establecer a priori ninguna direccionalidad en la relación entre ambas variables. Por el contrario, la regresión lineal simple permite cuantificar el cambio en el nivel medio de la variable Y conforme cambia la variable X, asumiendo implícitamente que X es la variable explicativa o independiente e Y es la variable respuesta o dependiente.

6.4.7 Relación entre insectos y flores transformadas a frutos mediante modelos lineales generalizados (GLM)

Se realizaron análisis de regresión mediante la utilización de modelos lineales generalizados relacionando por cada árbol de cada sistema el valor correspondiente a la cantidad de flores transformadas a frutos, con los valores de riqueza de especies, número de individuos o abundancia y valores del índice diversidad de Área bajo la curva, este último debido a que en comparación a los tradicionales índices de diversidad, proporciona una medida escalar que conduce a una clasificación comunitaria, utilizando el área bajo la función de la curvatura (biodiversidad) y evitando así el sesgo hacia especies dominantes o raras (Gómez-Tolosa *et al.*, 2022).

VII. RESULTADOS

7.1 RIQUEZA Y ABUNDANCIA

Se reportó un total de 33 especies de insectos asociados a la flor de *T. cacao* durante el estudio, distribuidas en 23 géneros diferentes, 14 familias y cuatro órdenes. El orden que presentó la mayor riqueza fue Hymenoptera, mientras que Hemiptera estuvo representado por la mayor abundancia (Cuadro 1).

Se lograron fotografiar algunas especies al momento de la identificación de su papel ecológico *in situ* nueve de ellas fueron representadas de esta manera (Figura 14). El resto, fueron fotografiadas mediante el uso de un microscopio estereoscopio en los laboratorios de El Colegio de la Frontera Sur (Figuras 15 y 16).

Cuadro 2. Especies de insectos encontrados asociados a la flor de *T. cacao* en ambos sistemas estudiados

| Orden | Familia | Género | Especie | Manejo Tradicional | Sin manejo | Total | Observación | |
|--------------------|---------------------|----------------------|---------------------|--------------------|-------------|----------------|----------------|----------------|
| Coleoptera | Chrysomelidae | <i>Monocesta</i> | <i>aff. ducalis</i> | 8 | 202 | 210 | Dentro de flor | |
| Diptera | Cecidomyiidae | <i>Lestodiplosis</i> | <i>sp. 1</i> | 6 | 170 | 176 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp. 2</i> | 3 | 31 | 34 | Dentro de flor | |
| | Ceratopogonidae | <i>Atrichopogon</i> | <i>sp. 1</i> | 1 | 1 | 2 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp.2</i> | | 2 | 2 | Dentro de flor | |
| | | <i>Dasyhelea</i> | <i>sp.</i> | | 1 | 1 | Dentro de flor | |
| | | <i>Forcipomyia</i> | <i>sp. 1</i> | 1 | | 1 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp. 2</i> | | 2 | 2 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp.3</i> | 1 | | 1 | Dentro de flor | |
| | Choloropidae | <i>Choloropidae</i> | <i>sp</i> | | 1 | 1 | Dentro de flor | |
| | Drosophilidae | <i>Drosophilla</i> | <i>aff. suzukii</i> | 1 | 8 | 9 | Dentro de flor | |
| Hemiptera | Aphididae | <i>Toxoptera</i> | <i>aurantii</i> | 1450 | 948 | 2398 | Dentro de flor | |
| | Cicadellidae | <i>Agallia</i> | <i>sp.</i> | | 1 | 1 | Sobre tallo | |
| | | <i>Dalbulus</i> | <i>aff. maidis</i> | 12 | 4 | 16 | Sobre sépalo | |
| | | <i>Empoasca</i> | <i>sp.</i> | 4 | | 4 | Dentro de flor | |
| | Clastopteraidae | <i>Clastoptera</i> | <i>sp.</i> | 1 | 8 | 9 | Sobre sépalo | |
| Hymenoptera | Apidae | <i>Apidae</i> | <i>sp. 1</i> | | 1 | 1 | Dentro de flor | |
| | | <i>Trigona</i> | <i>sp. 1</i> | 1 | | 1 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp. 2</i> | 2 | | 2 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp. 3</i> | | 1 | 1 | Sobre sépalo | |
| | Braconidae | <i>Bracon</i> | <i>sp. 1</i> | 3 | | 3 | Dentro de flor | |
| | | | <i>sp. 2</i> | | 1 | 1 | Dentro de flor | |
| | Cynipidae | <i>Cynipidae</i> | <i>sp.</i> | 2 | | 2 | Dentro de flor | |
| | Figitidae | <i>Figitidae</i> | <i>sp.</i> | 1 | | 1 | Dentro de flor | |
| | Formicidae | <i>Azteca</i> | <i>forelii</i> | | | 31 | 31 | Dentro de flor |
| | | <i>Crematogaster</i> | <i>sp.</i> | | | 41 | 41 | Dentro de flor |
| | | <i>Dolichoderus</i> | <i>sp. 1</i> | | | 48 | 48 | Dentro de flor |
| | | | <i>sp. 2</i> | | | 3 | 3 | Sobre sépalo |
| | | <i>Ectatomma</i> | <i>sp.</i> | | 19 | | 19 | Sobre pulgones |
| | | | <i>tuberculatum</i> | | 54 | 4 | 58 | Dentro de flor |
| <i>Neivamirmex</i> | <i>sp.</i> | | 17 | 6 | 23 | Dentro de flor | | |
| Pteromalidae | <i>Pteromalidae</i> | <i>sp. 1</i> | 1 | | 1 | Dentro de flor | | |
| | | <i>sp. 2</i> | | 1 | 1 | Dentro de flor | | |
| Total | 14 familias | 23 géneros | 33 spp. | 1588 | 1516 | 3104 | | |



Figura 14. Insectos fotografiados *In situ* cumpliendo su papel ecológico. a) *Lestodiplosis* sp. b) *Dalbulus* aff. *Maidis*. c) *Crematogaster* sp. d) *Dolichoderus* sp. 2. e) *Drosophilla* aff. *suzukii*. f) *Ectatomma tuberculatum*. g) *Monocesta ducalis*. h) *Toxoptera aurantii*. i) *Trigona* sp. 3.

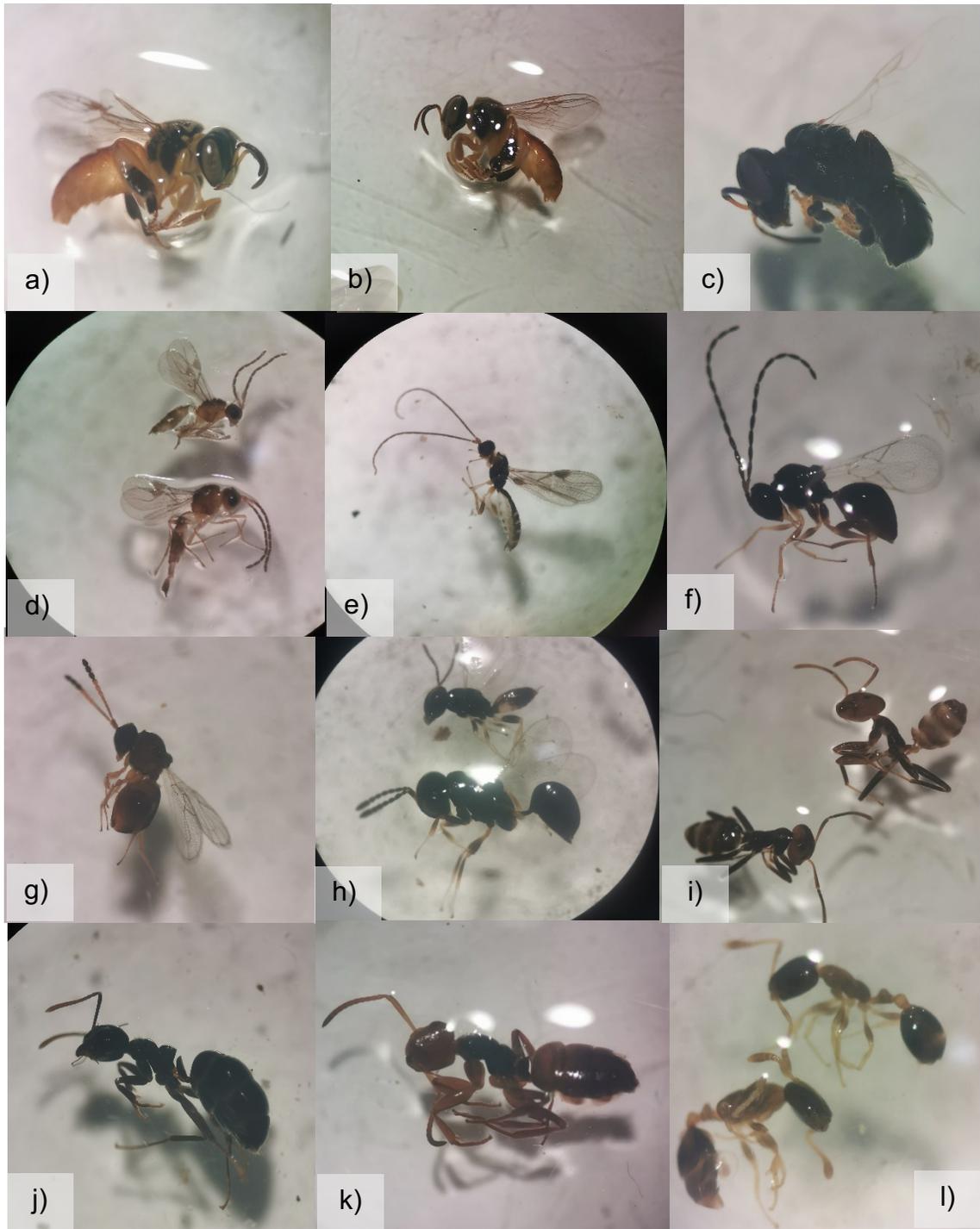


Figura 15. Himenópteros fotografiados en laboratorio. a) *Apidae* sp. 1. b) *Trigona* sp. 1. c) *Trigona* sp. 2. d) *Bracon* sp. 1. e) *Bracon* sp. 2. f) *Cynipidae* sp. g) *Figitidae* sp. h) *Pteromalidae* sp. 1. i) *Azteca forelii*. j) *Dolichoderus* sp. 1. k) *Dolichoderus* sp. 2. l) *Neivamirmex* sp.

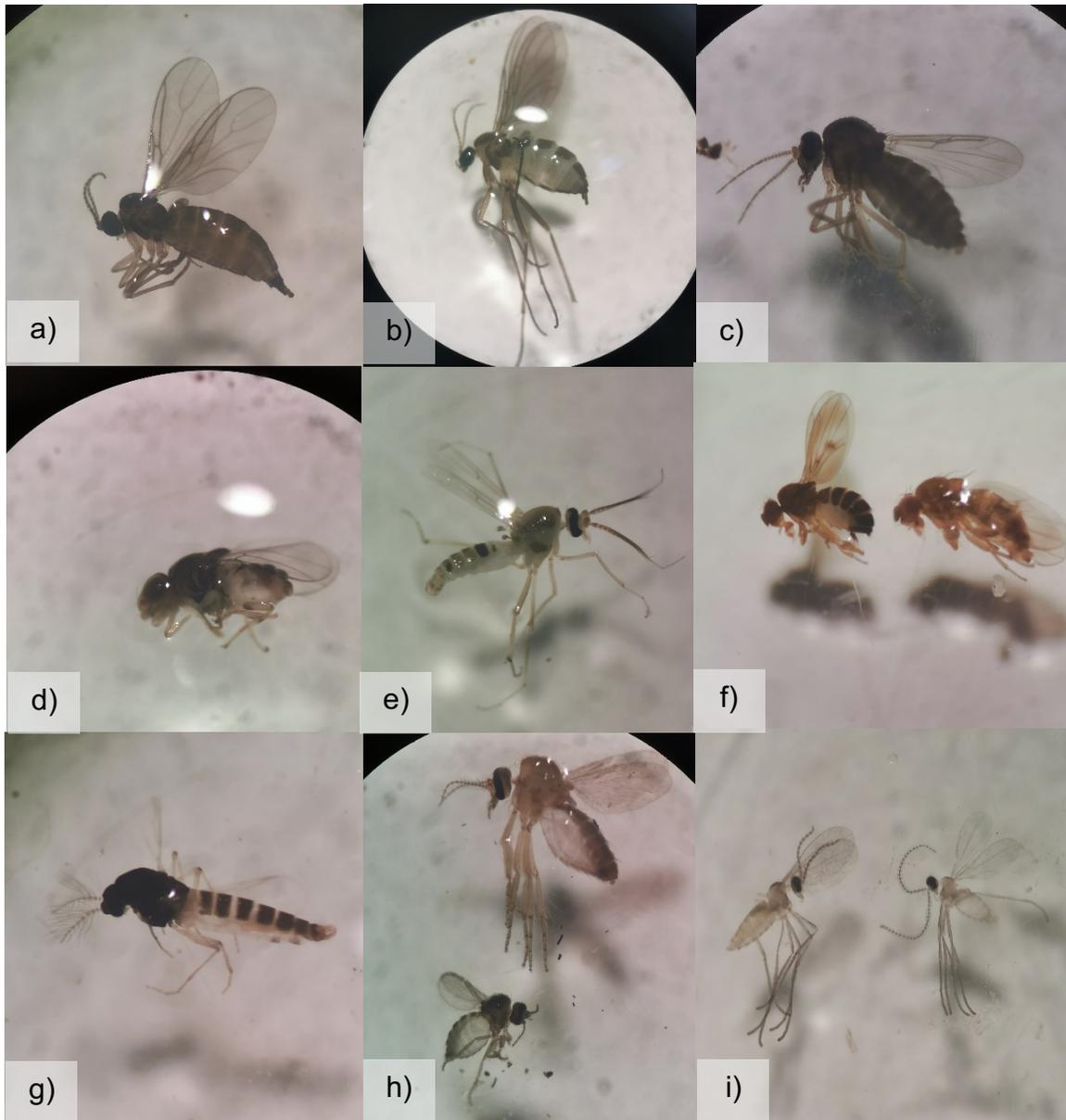


Figura 16. Dípteros fotografiados en laboratorio. a) *Atrichopogon* sp. 1. b) *Atrichopogon* sp. 1. c) *Atrichopogon* sp. 2. d) *Choloropidae* sp. e) *Dasyhelea* sp. f) *Drosophilla* aff. *Suzukii*. g) *Forcipomyiam* sp. 1. h) *Forcipomyia* sp. 2 (inferior); *Forcipomyia* sp. 3 (superior). i) *Lestodiplosis* sp. 1 (izquierda); *Lestodiplosis* sp. 2 (Derecha).

Al comparar los sistemas de manejo se encontró una mayor riqueza en el sistema sin manejo correspondiente con 23 especies distintas (53% del total de especies), mientras que en el sistema bajo manejo tradicional se encontraron 20 especies a lo largo de todo el estudio (47% del total de especies) (Figura 17).

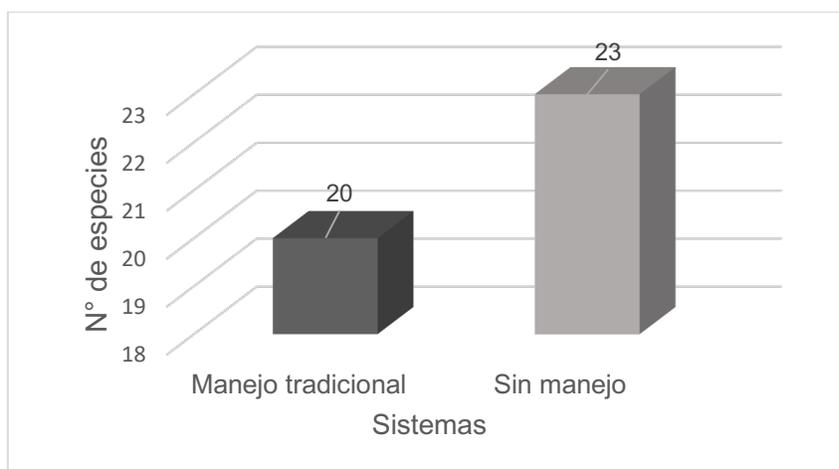


Figura 17. Riqueza de especies en los dos sistemas de estudio.

Se colectaron un total de 3 104 individuos, todos ellos asociados directamente a la flor de *T. cacao* correspondientes a cuatro órdenes: Hemiptera 80.55%, Hymenoptera 7.86%, Diptera 7.59% y Coleoptera 6.96%. De un total de 14 familias encontradas, las cuatro más abundantes en cada sistema fueron Aphididae 91.30%, Formicidae 5.66%, Cicadellidae 1.00% y Cecidomyiidae 0.56% para el sistema sometido a manejo tradicional y Aphididae 62.53%, Chrysomelidae 13.32%, Cecidomyiidae 13.25% y Formicidae 8.77% para el sistema sin manejo (Figura 18).

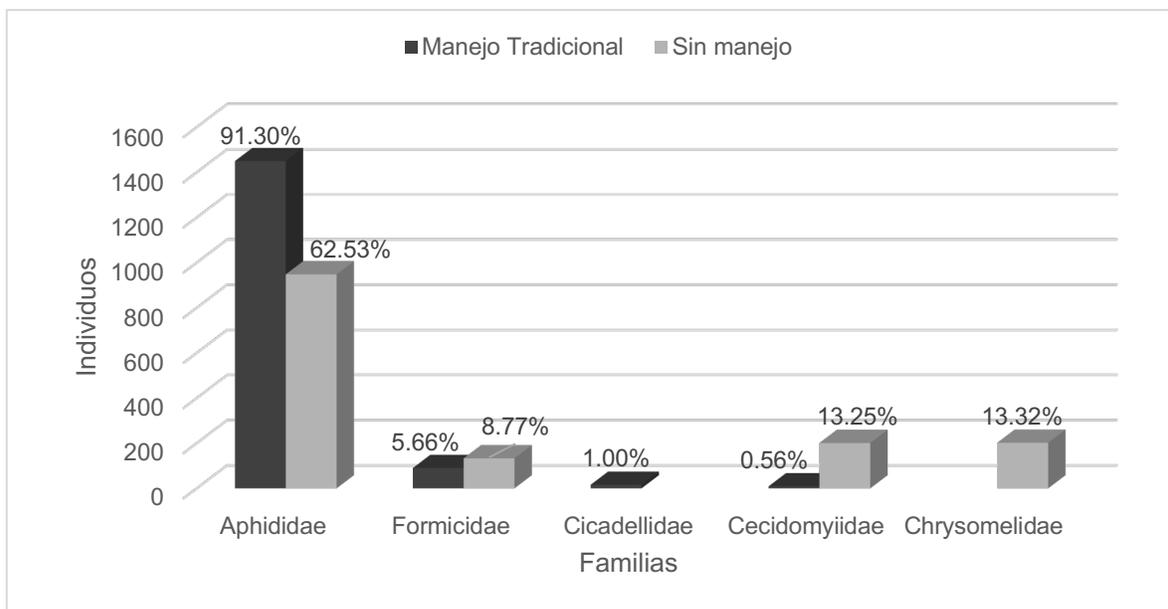


Figura 18. Representación de las familias más abundantes por cada sistema.

Respecto a la abundancia a nivel de especie para ambos sistemas con mayor número de individuos se trató de una especie de pulgón de la familia Aphididae, la especie *Toxoptera aurantii* con un total de 2 398 individuos colectados. De los cuales, 2 294 (95.66%) se encontraron en fase áptera y 104 (4.33%) en fase alada, mismos que correspondieron a 1 450 individuos en el sistema bajo manejo tradicional y 948 en el sistema sin manejo (Figura 19).

La especie de díptero mejor representado en ambos sistemas fue *Lestodiplosis sp. 1* (Cecidomyiidae) con seis y 170 individuos en cada sistema tradicional y sin manejo respectivamente. Las especies menos representadas fueron un total de 13, todas aquellas con un único individuo colectado para cada sistema denominadas especies “raras” (Escalante, 2003) (Cuadro 1), en su mayoría especies de avispas pertenecientes al orden Hymenoptera, el resto dípteros de la familia Ceratopogonidae y cuyas especies correspondieron a *Atrichopogon sp. 1*, *Dasyhelea sp.*, *Forcipomyia sp. 1*, *Forcipomyia sp. 3*, *Choloropidae sp.*, *Agallia sp.*, *Apidae sp. 1*, *Trigona sp. 1*, *Trigona sp. 3*, *Bracon sp. 2.*, *Figitidae sp.*, *Pteromalidae sp. 1*, *Pteromalidae sp. 2*.

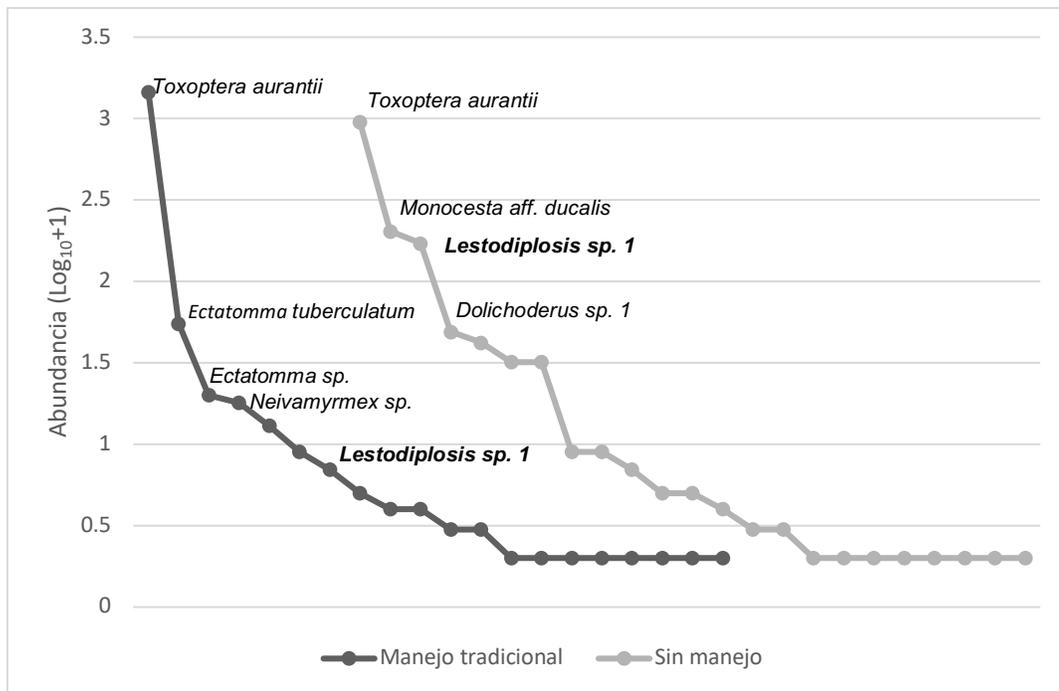


Figura 19. Curvas de rango abundancia de las especies encontradas en cada sistema.

7.2 ESTIMADOR DE RIQUEZA

El número total de especies capturadas para cada sistema fue de 20 y 23 para el sistema bajo manejo tradicional y sin manejo respectivamente. El estimador de Chao 1 utilizado reportó una riqueza de 29 especies para el sistema bajo manejo tradicional alcanzando un nivel de inventario del 68.96% y de 32 especies para el sistema sin manejo con un nivel de inventario de 71.87% (Cuadro 2).

7.3 ESFUERZO DE MUESTREO

Se realizaron las curvas de acumulación de especies para los insectos encontrados en ambos sistemas.

La curva representada en función de la diversidad de especies encontradas y el número de individuos presentó un comportamiento decreciente con tendencia estable hacia la asíntota sin embargo esta no fue alcanzada en su totalidad misma que se observa en la extrapolación asíntótica de ambas curvas (Figura 20).

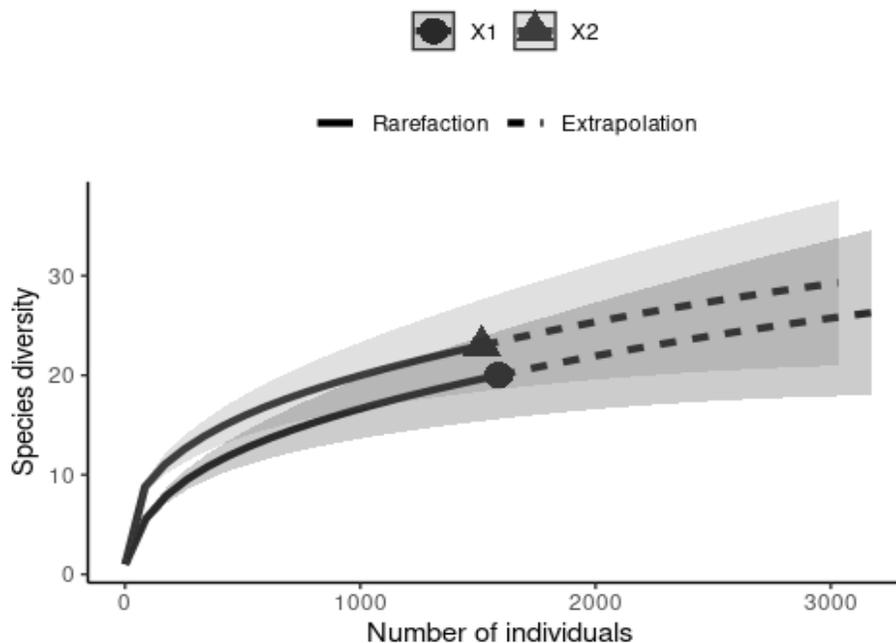


Figura 20. Curvas de acumulación de especies para los insectos colectados en ambos sistemas. X1 sistema con manejo tradicional, X2 sistema sin manejo.

7.4 DIVERSIDAD DE ESPECIES

Se determinó la diversidad de especies obtenidas para cada sistema de manejo (Cuadro 2). En todos los casos en el resultado de los principales índices de diversidad se obtuvo el mismo resultado, siendo el sistema sin manejo quien demostró una mayor diversidad de especies en comparación a su contraparte, el sistema bajo manejo tradicional.

El índice de la entropía de Shannon fue de 1.61089 correspondiente para el sistema sometido a manejo tradicional y de valor 3.85928 para el sistema sin manejo (Figura 21). Por otra parte, el índice del inverso de la dominancia de Simpson fue de 1.1972 para el sistema con manejo tradicional y de 2.35829 para el sistema sin manejo, demostrando nuevamente una importante diferencia entre la diversidad de ambos sistemas, siendo de mayor diversidad el sistema sin manejo (Figura 22).

El índice de área bajo la curva manifestó lo mismo que los demás índices de diversidad calculados, indicando que el sistema bajo manejo tradicional posee una

mayor diversidad, esto bajo los valores 4.378720 y 6.655181 para el sistema con manejo tradicional y sin manejo respectivamente (Figura 23).

Cuadro 3. Valores de los Índices de diversidad obtenidos mediante los programas estadísticos R Studio Cloud y PAST 4.11.

| Indices | Manejo tradicional | Sin manejo |
|----------------|--------------------|------------|
| Chao-1 | 29.33 | 32.33 |
| Shannon | 1.61089 | 3.85928 |
| Simpson | 1.1972 | 2.35829 |
| Área | 4.378720 | 6.655188 |

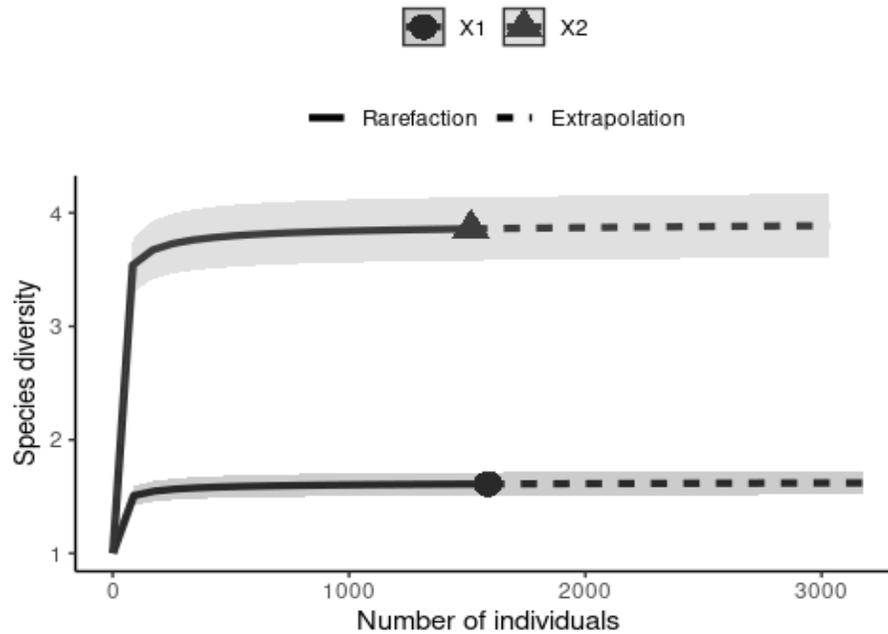


Figura 21. Diversidad de especies de la entropía de Shannon para ambos sistemas. X1 = Sistema con manejo tradicional, X2 = sistema sin manejo.

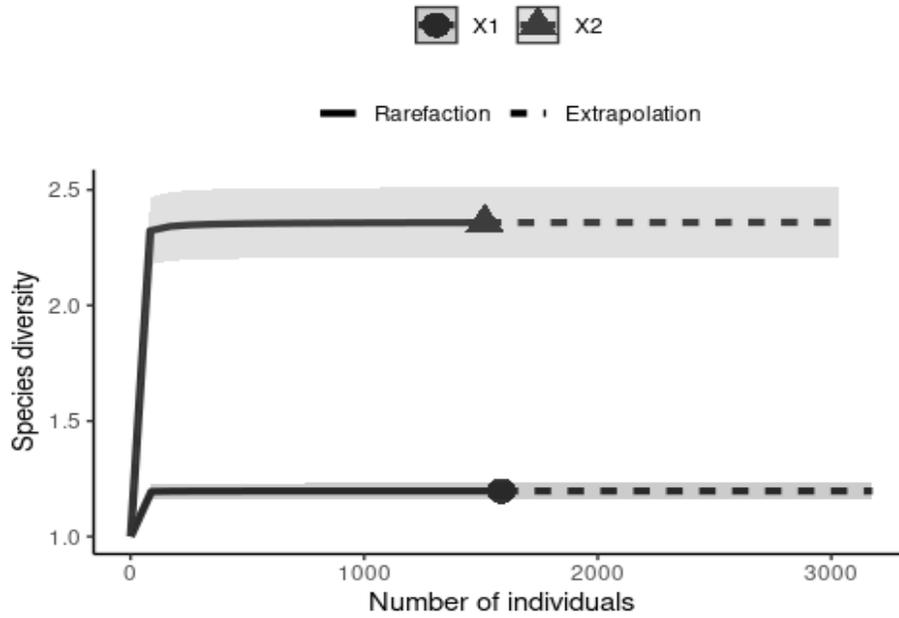


Figura 22. Diversidad de especies del inverso de la dominancia de Simpson para ambos sistemas. X1 = Sistema con manejo tradicional, X2 = sistema sin manejo.

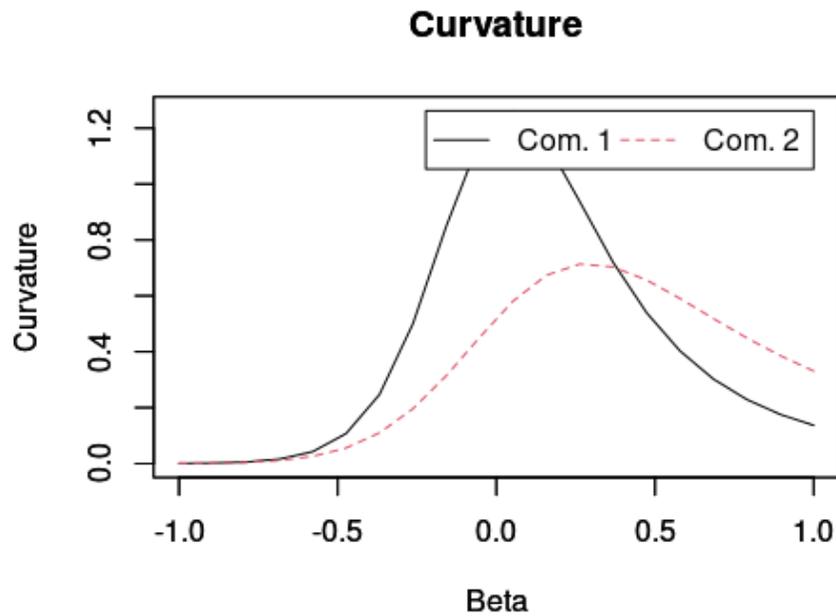


Figura 23. Diversidad de especies del área bajo la curva para ambos sistemas. Com. 1 = Sistema con manejo tradicional, com. 2 = sistema sin manejo.

7.5 COMPARACIÓN DE FLORES TRANSFORMADAS A FRUTOS ENTRE SISTEMAS

Se contabilizaron un total de 18 539 flores en ambos sistemas, de ellas 7 646 flores fueron producidas en el sistema con manejo tradicional y 10 839 en el sistema sin manejo, obteniendo una evidente mayor floración en el segundo sistema.

En el análisis comparativo del resultado de las flores transformadas a frutos se observó un valor mayor de fructificación en el sistema sin manejo (Figura 24), sin embargo, el valor $P= 0.6078$ indicó que no existe una significancia considerable entre los valores de la producción de frutos de ambos sistemas.

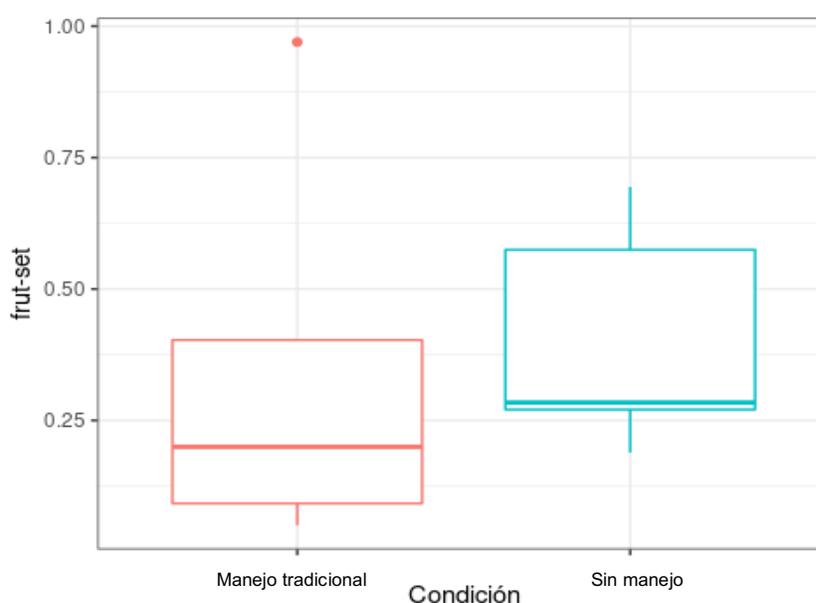


Figura 24. Análisis comparativo de los valores obtenidos de flores transformadas a frutos (Fruit-set) entre las condiciones de manejo.

7.6 CORRELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE ÁREA BAJO LA CURVA Y NÚMERO DE FLORES POR ÁRBOL

El diagrama de dispersión entre los valores de diversidad de Área bajo la curva y el número de flores producidas por cada árbol de ambos sistemas muestra una correlación positiva, puesto que la línea de tendencia incrementa a medida que la

producción de flores es mayor, lo que indica una mayor diversidad de insectos encontrados directamente en la flor en aquellos árboles que producen una mayor cantidad de flores; sin embargo, aunque se observa una tendencia positiva, el valor de $P= 0.0540$ no fue significativo (Figura 25).

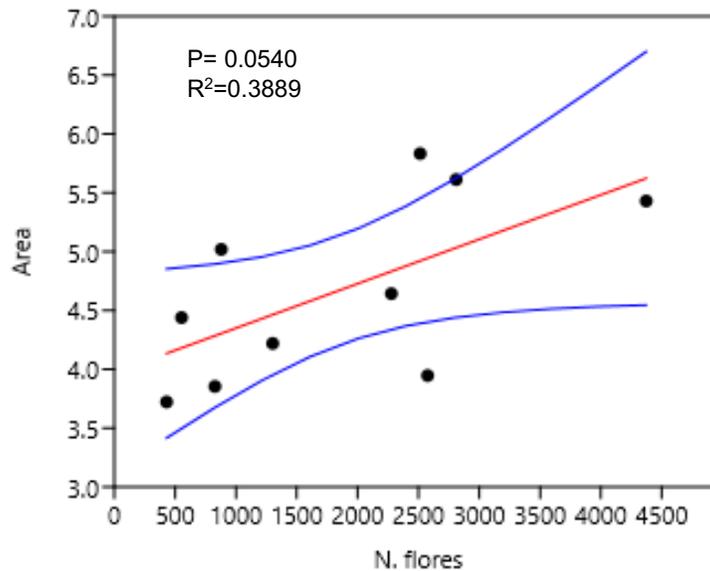


Figura 25. Correlación de los valores de diversidad de área bajo la curva y el número de flores por cada árbol de ambos sistemas.

7.7 RELACIÓN ENTRE INSECTOS Y FLORES TRANSFORMADAS A FRUTOS MEDIANTE MODELOS LINEALES GENERALIZADOS (GLM)

Los análisis de regresión de las tres variables riqueza, número de individuos e Índice de área bajo la curva, aportaron resultados distintos en sus valores. No se encontró relación alguna ni tampoco significancia entre la riqueza de especies encontradas y la producción de frutos (Figura 26).

Por otra parte, la relación entre las variables de flores transformadas a frutos y número total de individuos colectados por árbol demostró una correlación negativa en ambos sistemas con valor $P= 0.0345$, demostrando una diferencia significativa entre ambos sistemas estudiados (Figura 27).

La relación entre las flores transformadas a frutos y el índice de área bajo la curva demostró una tendencia negativa entre ambos valores en el sistema bajo manejo

tradicional y una positiva en el sistema sin manejo, sin embargo, el valor $P= 0.783$ indicó que no hubo significancia en la relación. (Figura 28).

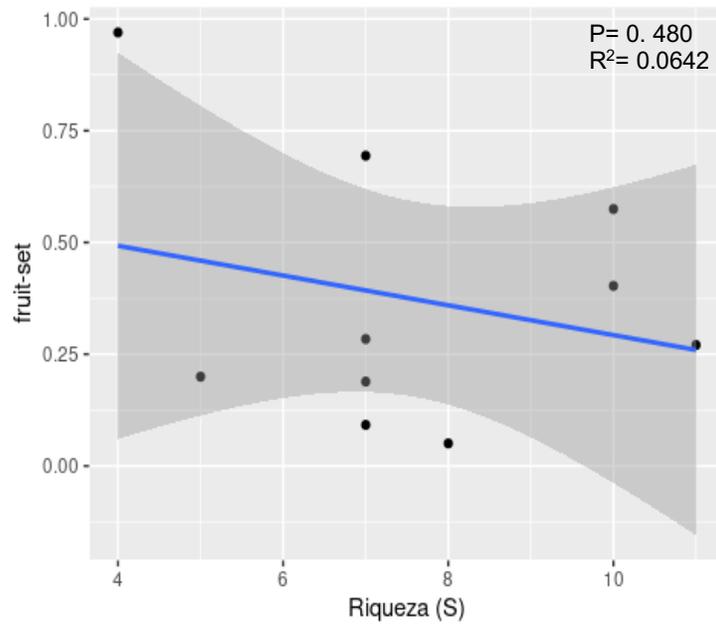


Figura 26. Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (fruit-set) y la riqueza de especies (S).

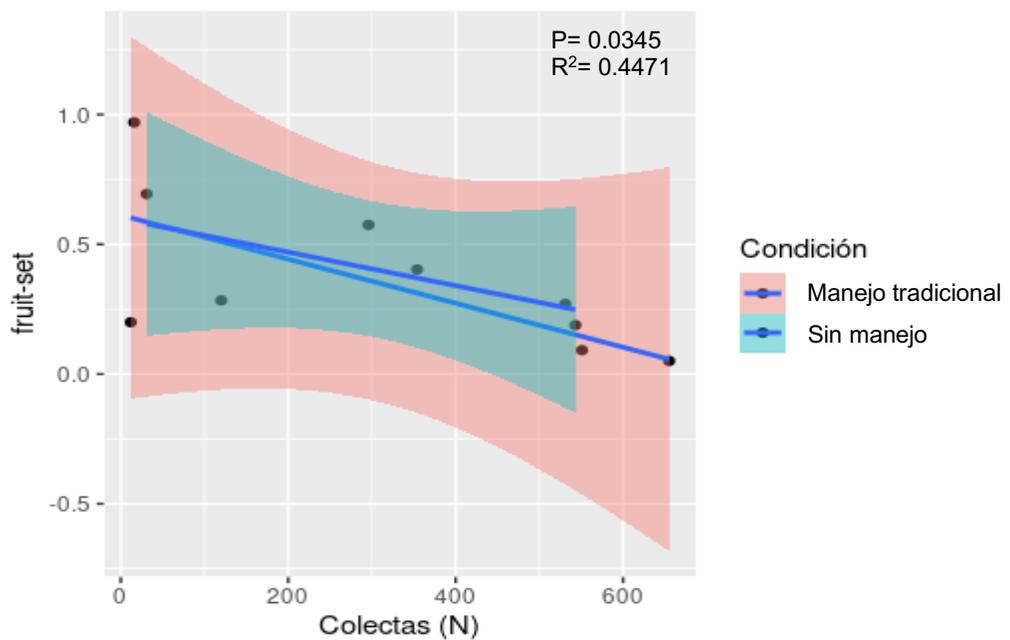


Figura 27. Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (Fruit set) y número de individuos colectados (Colectas N).

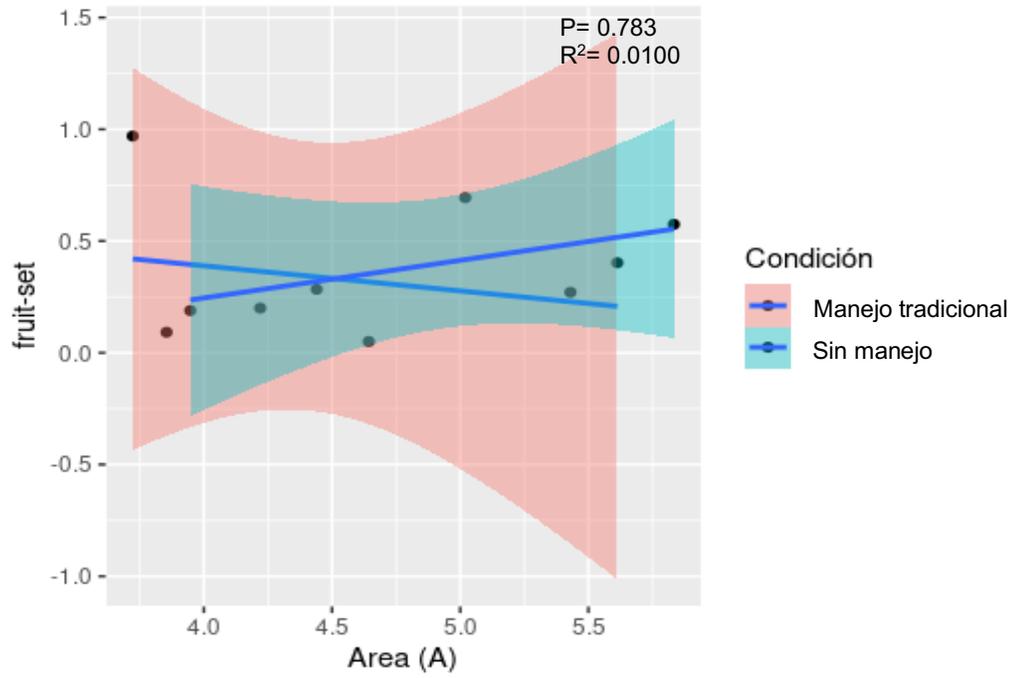


Figura 28. Análisis de regresión entre valores de flores transformadas a frutos (Fruit-set) e índice de diversidad de Área bajo la curva (A).

VIII. DISCUSIÓN

A lo largo del estudio se reportó un total de 33 especies diferentes de insectos que, en contraste con los pocos estudios efectuados en donde se incluye a la entomofauna general y la identificación a nivel de especie, representa una mayor riqueza que el trabajo de González-Pérez (2018) donde determina un total de 17 especies y similar que el de Adjaloo y Oduro (2013) quienes reportan un total de 36 especies. Sin embargo, este último estudio fue llevado a cabo durante un periodo de tres años, por lo tanto la entomofauna encontrada en el presente estudio resulta ser alta y representativa en comparación con los trabajos previos realizados en agro ecosistemas de cacao de otras regiones.

En el presente trabajo se determinó por primera vez que la mayoría de la abundancia de insectos asociados a las plantaciones criollas del cacao (*T. cacao*) de la región del Soconusco pertenecen a las familias Aphididae, Formicidae, Cicadellidae, Cecidomyiidae y Chrysomelidae, además de determinar el papel ecológico que cada visitante floral cumplía al momento de su captura, siendo únicamente las especies *Agallia sp.*, *Dalbulus aff. maidis*, *Clastoptera sp.*, *Trigona sp 3.*, *Dolichoderus sp 2.*, y *Ectatomma sp.*, quienes no se observaron directamente sobre alguna estructura floral reproductiva. La especie mayormente encontrada en ambos sistemas, *Toxoptera aurantii* ha sido ya plenamente reconocida en otros estudios sobre polinizadores de *T. cacao* (Palíz *et al.*, 1982; Frimpong-Anin, 2009; Guevara, 2010; Córdoba *et al.*, 2013; González-Pérez, 2018; Vansynghel, 2022); sin embargo, en este estudio fue hallada en su mayoría en fase áptera y escasamente en fase alada (4.33%).

Existe una controversia de acuerdo al potencial como polinizador de la especie *T. aurantii* ya que algunos estudios agrupan a este pulgón como una de las plagas de *T. cacao* junto con *Aphis gossypii* al ser especies cosmopolitas (Guevara, 2010) y poseer relaciones mutualistas con algunas especies de hormigas (Buckley, 1987). Otros autores apoyan la teoría de *T. aurantii* como potenciales polinizadores accidentales, debido a su visita floral en busca de otros bienes y capacidad para transportar granos de polen, volar distancias considerables (machos alados en fase migrante) y finalmente su pequeño tamaño (Soria 1970; Suárez-Capello *et al.*, 1994;

Collantes, 2018). Dichas descripciones cumplen con las características mencionadas por Willmer (2011) y Chumacero (2016) para que un visitante floral de *T. cacao* se vuelva un polinizador.

Actualmente se considera que, aunque la especie *T. aurantii* sea capaz de transportar polen de *T. cacao*, debido a las características como plaga, y su mayor abundancia en fase áptera es más probable que su efecto sobre la producción de frutos sea neutral o adverso (Vansyngel *et al.*, 2022). Las plagas fitófagas, comúnmente suelen ocupar una gran variedad de nichos (Heidrich *et al.*, 2020), debido a su gran capacidad adaptativa y reproductiva *T. aurantii* no solo fue la especie mejor representada sino también la familia y el orden. De acuerdo con la evolución de nicho, la composición de la comunidad de especies depende del nivel de perturbación, las especies generalistas se ven afectadas en menor grado que las especies especialistas (Devictor y Robert, 2009), y por lo tanto se vuelven predominantes en ambientes mayormente perturbados, lo que también explicaría la mayor abundancia de *T. aurantii* en el sistema con manejo tradicional.

En esta, investigación *T. aurantii* fue el único Hemíptero encontrado directamente sobre las partes reproductivas de la flor, además de *Empoasca sp.*, sin embargo, esta última especie es plenamente identificada como insecto plaga para la agricultura (Hallman y García, 1985).

Diversos autores que han identificado hormigas en sus estudios, las han señalado como posibles polinizadores (Palíz *et al.*, 1982; Ríos, 2015; Salazar-Díaz y Torres-Coto, 2017; González, 2018), Sin embargo, a estas se les descarta como tal, debido a su comportamiento territorial y dominante que hace a que cada árbol sea forrajeado por una sola especie lo que mantiene una competencia interespecífica entre ellas (Bentley, 1977) lo que, aunado a que morfológicamente la flor del cacao tiende a ser de difícil acceso a su interior para insectos caminadores (Feinsinger y Swarm, 1978; Bloch *et al.*, 2006; Adjaloo y Oduro, 2013), dificultaría el proceso de polinización cruzada que las variedades silvestres de cacao exigen (Avendaño-Arrazate *et al.*, 2011).

Dentro de los géneros de dípteros encontrados destacan *Atrichopogon*, *Dasyhelea* y *Forcipomyia* reconocidos como los principales Ceratopogónidos polinizadores del cacao (Soria, 1970; Bravo *et al.*, 2011; Gómez-Carmona, 2018). De los anteriores y de acuerdo a diversos estudios entre los insectos encontrados polinizando las flores del cacao, el género que más ha destacado es *Forcipomyia*, considerado de mayor importancia debido a su capacidad de efectuar un trabajo de polinización especializado y significativo (De la Cruz y Soria, 1973; Kaufmann, 1975; Winder, 1978; Armijos *et al.*, 2020). Sin embargo, en las investigaciones actuales se reconocen a otros dípteros polinizadores, especialmente dos géneros *Lestodiplosis* y *Clinodiplosis*, de la familia Cecidomyiidae (Frimpong-Anin, 2009; Adjaloo y Oduro, 2013; Salazar-Díaz y Torres-Coto, 2017; González-Pérez, 2018; Vansynghel *et al.*, 2021; Dorado-Suárez, 2022). En este trabajo se registran dos morfoespecies de Cecidomyiidae: *Lestodiplosis sp. 1* y *Lestodiplosis sp. 2*, siendo a su vez el género de díptero mejor representado para ambos sistemas estudiados, aunque con una mayor abundancia en el sistema sin manejo.

Young (1985), afirma que los miembros de la familia Cecidomyiidae son polinizadores efectivos para el cultivo del cacao, ya que su aparato bucal presenta partes alargadas y funcionales para aspirar líquido como néctar floral, además de presentar sensilas abdominales y patas inusualmente largas que atrapan granos de polen. Es común en los estudios de este tipo encontrar tasas bajas en la abundancia de dípteros, que van desde el uno hasta el nueve por ciento del total de insectos colectados (Guevara, 2010; Akesse-Ransford *et al.*, 2021; Dorado-Suárez, 2022; García y Guzmán, 2022; Vansynghel *et al.*, 2022).

Evidentemente en el sistema sin manejo ocurrió una mayor abundancia de dípteros polinizadores. El alto porcentaje de familias polinizadoras encontradas puede estar influenciado por el número de flores abiertas, así como la complejidad del sistema de producción del cultivo de cacao para favorecer el hábitat de los insectos polinizadores (Jiménez y Antúnez, 2016; Zegada *et al.*, 2020; García y Guzmán, 2022). Bravo *et al.* (2011) indican que las diferencias significativas entre familias únicamente polinizadoras pueden incurrir en una mayor tasa de polinización traducida a una mayor

productividad del cultivo. Sin embargo, aunque se observó una tendencia positiva, esta tendencia no fue significativa entre la producción de frutos de ambos sistemas agroforestales.

El orden Coleoptera ha sido identificado antes en asociación en los cultivos del cacao (Entwistle, 1972, Lecaro, 2015, Gómez-Carmona, 2018), sin embargo, son pocos los trabajos donde se le relaciona directamente con la flor (Guevara, 2010; Dorado-Suárez 2022). El único representante de este orden en el trabajo *Monocesta aff. ducalis*, solo había sido reportado antes en Guatemala por Guevara (2010) y aunque su estructura corpórea no lo hace compatible con el acarreo del polen, pareciera poseer una estrecha relación con la flor al encontrar especies directamente sobre las estructuras reproductivas, sin ocasionar daño alguno sobre esta.

Se reportan además 13 especies con una abundancia muy baja de apenas un individuo por lo que pueden considerarse como especies raras o especies turistas (Rabinowitz, 1981; Escalante, 2003), una cifra muy alta en comparación a otros estudios que consideran un nivel alto de rareza en sus colectas cuando estas tienden a ser cerca de cinco especies representadas por pocos o un único individuo como el trabajo de González-Pérez (2018). La mayoría de las especies raras encontradas pertenecieron a los órdenes Diptera e Hymenoptera, este último con familias reportadas parasitoides como Braconidae, Diapriidae, Eucoilidae, (Guevara, 2010), pero también como capaces polinizadores del cacao como *Lasioglossum* (Apidae), *Hypotrigona* (Halictidae), *Liotrigona* (Apidae). (Frimpong-Anin *et al.*, 2009; Adjaloo y Oduro, 2013; Frimpong-Anin *et al.*, 2015).

De acuerdo con los valores del estimador no paramétrico Chao 1, la riqueza de especies obtenida corresponde al 68.96% (S = 29) y 71.87% (S = 32) de la estimación para el sistema con manejo tradicional y el sistema sin manejo, respectivamente, lo que indica una considerable probabilidad de encontrar nuevas especies. Además que el estimador Chao 1 se basa en abundancias y es bastante sensible a la presencia de las especies raras en la muestra (Colwell y Coddington 1994; González-Oreja *et al.*, 2010; Magurran, 2014), el sesgo de completitud también podría deberse a que algunos autores señalan un importante repunte en la presencia de polinizadores en los

muestreos efectuados entre las 16:00 y 18:00 horas, lo que sugiere un muestreo orientado a horas de la tarde.

El comportamiento de ambas curvas de acumulación de especies con base al número de individuos colectados muestra una tendencia estable muy cerca de la asíntota, resultado de la alta cantidad de insectos raros encontrados, los cuales fueron representados por un único individuo a lo largo de todo el estudio. Alfaro y Pizarro-Araya *et al.* (2017) después de comparar los principales estimadores actualmente utilizados proponen analizar el comportamiento de las curvas de acumulación como un criterio fiable en la evaluación de los estimadores no paramétricos.

Las diferencias encontradas entre la riqueza y la abundancia total de la entomofauna de ambos sistemas estudiados permiten visualizar diferentes papeles ecológicos que resultan como un indicador de la salud del cultivo (Dorado-Suárez, 2022). Un aumento en los servicios ecosistémicos de insectos beneficiosos indicaría un sistema más saludable que una reducción de estos o un aumento en grupos perjudiciales (Chumacero *et al.*, 2018) ya que los diferentes insectos encontrados tales como polinizadores, descomponedores, parasitoides, predadores y plaga en conjunto equilibran el agroecosistema (McCravy, 2018).

Los tres índices de diversidad calculados resultaron en una mayor biodiversidad para el sistema sin manejo, esto tiene sentido puesto que la diversidad entomológica se ve directamente afectada por las actividades de manejo (Bos, 2007), como son la poda y regulación de sombra, control arvense, retiro de frutos enfermos, así como control de plagas orgánico, prácticas que son efectuadas en un sistema de producción agroforestal de cacao con un tipo de manejo tradicional de acuerdo con Salazar-Díaz y Torres-Coto (2017) y que cumple con las actividades efectuadas en el sistema bajo manejo tradicional estudiado. Bos (2007) indica que la diversidad y abundancia de insectos polinizadores en los sistemas agroforestales cacaoteros pueden estar influenciados por varias causas, entre ellas el ambiente biótico y físico como clima y microclima, mismos que estarían determinados por el tipo e intensidad de las prácticas de manejo efectuadas sobre los sistemas agroforestales.

Miñarro *et al.* (2018) sostiene que el servicio de polinización depende de la abundancia y diversidad de insectos silvestres en los cultivos. Así, las explotaciones agrícolas que albergan comunidades de polinizadores más diversas reciben un mejor servicio, porque las distintas especies de insectos se complementan y generan un efecto aditivo (García y Guzmán, 2022), lo cual se observa en la mayor cantidad de flores transformadas a frutos en el sistema sin manejo.

Los resultados obtenidos del índice de Shannon son comparables con los resultados del trabajo de Solano (2010) quien evaluó la biodiversidad de dos sistemas cacaotales distintos con cobertura vegetal de sombra y sin ella, cuyos valores oscilaron entre 0.88 y 0.31 respectivamente, dichos valores fueron relativamente bajos en comparación a los resultados obtenidos en este trabajo 1.61 y 3.85 para los sistemas estudiados, bajo manejo tradicional (menor sombra) y sin manejo (mayor sombra), lo que nos muestra una mayor diversidad de especies en el segundo caso.

Por otra parte, Gonzales-Pérez (2018) comparado con el sistema sin manejo obtuvo un resultado menor en el índice de Shannon (2.25) pero uno mayor que el sistema con manejo tradicional, aunque no menciona el tipo de manejo agroforestal efectuado en su zona de estudio. En los trabajos de Guevara (2010) y Montero-Cedeño *et al.* (2019), este último sometido a tratamientos orgánicos también se reportaron índices menores de Shannon en promedio 1.16 a 1.63 y 0.88 a 1.48 en sus valores más bajos y altos respectivamente. De acuerdo con los criterios de evaluación, los valores recomendables de biodiversidad de Shannon deben oscilar entre dos a tres (Moreno, 2001), por lo que el sistema sin manejo estudiado se asume como de alta diversidad.

En el mismo trabajo de Gonzales-Pérez (2018), se reporta un valor menor en el índice de dominancia de Simpson (0.14), al igual que en el trabajo de Armijos-Vásquez *et al.* (2020), llevado a cabo en un sistema de cultivo agroforestal de cacao (0.58) quien reporta una alta dominancia y una baja diversidad en su estudio. Los reportes de índices de dominancia de Simpson menores a los obtenidos en nuestros sistemas indican un valor más alto en dominancia en el presente trabajo, mismo que se refleja en la amplia dominancia de *T. aurantii* sobre el resto de las especies en ambos

sistemas. De acuerdo con Altieri (1995), en general, los sistemas tradicionales tienden a ser significativamente más diversos que los sistemas de cultivo comerciales o mayormente explotados, puesto que incluyen una mayor cantidad de especies, formas de vida y variedades genéticas. Lo que nos indica que la capacidad de los sistemas agroforestales de cacao para albergar biodiversidad disminuye conforme se incrementa la intensidad de manejo (Ramírez-Meneses *et al.*, 2013; Daghela *et al.*, 2013; Jacobi *et al.*, 2014).

Kaufmann (1975), afirma que una mayor densidad de árboles de cacao permite una mayor cantidad de flores que atraen a los insectos polinizadores, lo que se puede observar en la correlación positiva entre los árboles con mayor número de flores y el índice de diversidad de área bajo la curva. Este resultado impulsa la idea de que la entomofauna asociada al cacao es atraída directamente hacia los árboles con mayor floración en busca de cualquier beneficio.

Los estudios de Young (1982b), Young *et al.* (1984) y más recientemente el de Frimpong-Anin *et al.* (2009), han demostrado que las flores de cacao producen fragancias y néctar que son fuertes atractivos para los insectos, sean estos posibles polinizadores o solamente visitantes florales que acuden en busca de alguna recompensa, como tal puede ser este caso. De acuerdo con las observaciones de Osen (1997), también muestran que la estrategia de un insecto, ya sea especialista o generalista, refleja la selección para maximizar la explotación de las recompensas florales.

Pese a que la relación directa entre la producción de frutos y la riqueza de especies no se ha realizado en estudios anteriores, esta no mostró relación alguna, aunque en el sitio sin manejo se haya obtenido una mayor riqueza y número de flores transformadas a frutos. Lo anterior podría deberse a que del total de especies de insectos capturados no todos son polinizadores, por lo tanto, aunque como Adjaloo y Oduro (2013), hayan afirmado que el ecosistema del cacao representa un mosaico de especies de insectos, la planta del cacao requiere de pocos insectos especializados para el éxito reproductivo (Valle *et al.*, 1990; Brew y Boorman, 1993; Machado y López, 2004).

La relación negativa entre las variables flores transformadas a frutos y número de individuos colectados por árbol demuestran para ambos sistemas de manejo que en los árboles con mayor cantidad de colectas ocurre una menor producción de frutos, esto se debe a que, en ciertos árboles ocurre un desequilibrio de insectos que ofrecen servicios ecosistémicos en favor de la polinización. Donde mayormente predominan las plagas fitófagas cuya abundancia es mayor a otras especies funcionales (Heidrich *et al.*, 2020) lo cual suele ser muy común en zonas tropicales (Egan *et al.*, 2020).

Estas especies plaga con mayor abundancia y dominancia fueron *T. aurantii* y el conjunto de hormigas *Azteca forelii*, *Crematogaster sp.*, *Dolichoderus sp. 1*, *Dolichoderus sp. 2*, *Ectatomma sp.*, *Ectatomma tuberculatum*, y *Neivamyrmex sp.*, cuya abundancia representó 91.30% y 5.66% respectivamente en el sistema sometido a manejo tradicional y de la misma manera 62.53% y 8.77% en el sistema sin manejo.

Mass *et al.* (2013), afirman que es probable que los áfidos afecten negativamente a la producción de frutos debido a sus dietas fitófagas y su asociación con hormigas recolectoras de maleza. Chumacero *et al.* (2018), también afirma que el aumento de estos grupos perjudiciales indicaría un sistema menos saludable. Sobre todo, si consideramos que *T. aurantii* en su etapa áptera y las especies rastreras de la familia Formicidae no cumplirían con el papel de polinizadores de *T. cacao* descrito por Willmer (2011) y Chumacero (2016), tomando en cuenta que la productividad de las variedades nativas de *T. cacao* es potencialmente dependiente de la polinización cruzada contrario a las variedades híbridas (Vansynghel *et al.*, 2022), debido a su autoincompatibilidad documentada (Adjaloo y Oduro, 2013).

De acuerdo con el análisis de regresión de la relación entre la transformación de flores a frutos y el índice de diversidad del área bajo la curva esta fue negativa en el sistema de manejo tradicional, mientras que, en el sistema sin manejo, la relación fue positiva. Sin embargo, la relación positiva en el sistema sin manejo no alcanzó significancia estadística. Estos resultados sugieren que las diferentes actividades de manejo pueden tener un efecto considerable sobre cada sistema y, en última instancia, influir en la diversidad de los insectos presentes (Young, 1982a; Guiracocha, 2001; Schroth y Harvey, 2007; Forbes y Northfield, 2016).

Córdoba *et al.* (2013) obtuvo resultados muy similares en donde encontró una relación positiva y significativa entre la abundancia y diversidad de polinizadores con la densidad de árboles, cobertura de hojarasca y frutos en descomposición en el suelo, por el contrario, la relación fue negativa en el sitio donde ocurría mayormente un suelo desnudo, con presencia de piedras y maderables. Suganthi (2019) menciona que, un máximo de hasta 114 polinizadores suelen emerger de la hojarasca descompuesta recolectada de plantaciones de cacao.

De acuerdo con el manual de Echeverri-Rodríguez (2013) las actividades de manejo incluyen un ambiente mediado de humedad, sombra, distribución de aire entre las plantas, poda del cultivo, retiro de malezas (control arvense), entre otros, mismas que son aplicadas al sistema sometido a manejo tradicional en este estudio y que inevitablemente desfavorecen la diversidad de insectos presentes ya que como varios autores señalan, el manejo del cultivo es un factor de alto impacto en los rendimientos de las plantaciones (Córdoba-Ávalos *et al.*, 2001; Díaz-José *et al.*, 2014) pero a su vez, también lo es en la diversidad de su entomofauna.

IX. CONCLUSIONES

Se identificaron taxonómicamente 33 especies de insectos distintos asociados directamente a la flor de *T. cacao*, 23 especies en el sistema agroforestal sin manejo y 20 en el sistema bajo manejo tradicional. Del total de insectos identificados 27 de ellos fueron encontrados directamente dentro de la flor y con características compartidas como posibles polinizadores especializados como aquellos pertenecientes al orden Diptera o accidentales como las avispas del orden Hymenoptera.

El caso de la especie *Toxoptera aurantii* sigue siendo cuestionable, de acuerdo con este estudio su presencia es adversa para la producción del cultivo. Sin embargo, se requieren más estudios enfocados a la fase sexuada y alada de la especie para evaluar el transporte y cantidad de polen que llevan de una flor a otra.

Para los sistemas cacaotales estudiados en la zona del Soconusco, Chiapas, el díptero más abundante es *Lestodiplosis sp.* identificado como polinizador de *T. cacao* por lo que se asume como el principal polinizador de las variedades de cacao criollo cultivado en la zona.

La baja perturbación en el sistema cacaotal sin manejo crea un ambiente favorable para la diversidad entomológica en general, pero al mismo tiempo propicia el desarrollo de las distintas enfermedades que atacan al cacao, esto debido a que las actividades de manejo se encuentran orientadas a la mitigación de las distintas enfermedades que se evitan mediante la regulación de la sombra, del crecimiento foliar y de la maleza, la propagación por frutos contaminados y la separación entre cada línea o surco de siembra, la falta de este manejo, trae consigo la proliferación de las distintas especies de hongos que atacan al cacao.

Las actividades de manejo son fundamentales para el aumento de la producción de frutos, pero no solamente deben orientarse a la mitigación de las diferentes enfermedades sino también en la proliferación de los insectos identificados como polinizadores, un adecuado manejo que no intervenga intensamente en la perturbación de los refugios en que los dípteros suelen desarrollarse, como lo son la hojarasca,

cáscaras de frutos que albergan humedad y material leñoso en descomposición, haría un proceso de polinización y producción de frutos más efectivo.

Se logró comprobar la correlación existente entre la diversidad de insectos y la cantidad de flores por árbol en que las distintas especies de insectos son atraídas.

Pese a que la relación entre el número de flores transformadas a frutos y riqueza no demostró relación alguna, los resultados de las variables número de individuos o abundancia e índice de diversidad de área bajo la curva aportaron resultados interesantes, en donde la primera relación demostró el efecto adverso que la especie *T. aurantii* en su etapa áptera y las especies de hormigas ejercen sobre las flores que visitan, siendo incapaces de completar el proceso de polinización cruzada y que al realizar sus actividades de forrajeo ocasionan un desequilibrio en la visita de los insectos que favorecen servicios ecosistémicos en favor de la polinización.

Finalmente, la relación entre la cantidad de flores transformadas a frutos y la diversidad medida como el área bajo la curva da cuenta del efecto de las actividades de manejo sobre los distintos sistemas cacaotales, donde la disminución de la diversidad de la entomofauna trae consigo una disminución en la producción de frutos como ocurrió en el sistema bajo manejo tradicional.

X. RECOMENDACIONES

- Se recomienda a los productores de cacao de la región del Soconusco la asesoría y la capacitación de especialistas en entomología, así como en fitosanidad para ponderar las acciones de manejo correctas a las que los distintos sistemas cacaotales se encuentran sometidos, tomando en cuenta los resultados de los análisis presentados, donde se demuestra la importancia de la conservación de la diversidad entomológica para la producción de frutos de *Theobroma cacao*.
- Se infiere que dentro de las actividades de manejo correspondientes se aplique la conservación y creación de nichos ecológicos, donde los principales polinizadores del cacao, dípteros de las distintas familias encontradas en el presente estudio suelen reproducirse, como son: cáscaras de frutos, hojarasca y material leñoso en descomposición, así como la cobertura vegetal arvense del suelo, que ayuda a retener la humedad del mismo.

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Acquaah, B. 1999. Cocoa development in West Africa: Early development with special reference on Ghana. Ghana Universities Press, Accra. Pp. 187.
- Adjaloo, M. K., y Oduro, W. (2013). Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences*, (62): 4582-4594.
- Akese-Ransford, G., Owusu, E. O. y Kyerematen, R. 2021. Arthropod diversity of cocoa farms under two management systems in the Eastern and Central regions of Ghana. *Agroforest Systems*. 95: 791–803.
- Altieri, M. 1995. Agroecology. The science of sustainable agricultura. 2da ed. United Kingdome. Technology Publications. Pp. 107-144.
- Aranzazu, H. F. Martínez, G. N. y Rincon, D. G. 2008. Autocompatibilidad e intercompatibilidad Sexual de Materiales de Cacao. Modelos para el empleo de los materiales de cacao más usados en Colombia utilizando los mejores porcentajes de intercompatibilidad. Bucaramanga. Pp. 24.
- Armijos-Vásquez, V. E. 2016. Diversidad de agentes polinizadores y su influencia en la producción de cacao (*Theobroma cacao L.*), tipo nacional en monocultivo y sistema agroforestal en la Finca Experimental “La Represa”.
- Armijos Vásquez, V., García Cruzatty, L. C., Castro Olaya, J., y Martínez, M. 2020. Insectos polinizadores en sistemas de producción de *Theobroma cacao L.* en la zona central del litoral ecuatoriano. *Ciencia y Tecnología*, 13(2): 23-30.
- Arvelo-Sánchez, M. Á., González-León D., Delgado-López T., Maroto-Arce, S. y Montoya-Rodríguez P. 2017. Estado actual sobre la producción y el comercio del cacao en América. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, Fundación Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. San José. Pp. 280.

- Avendaño Arrazate, C. H., Rojas, C., Méndez, G., López, M., Medina, A., Esquivez, S. y Zaragoza, E. 2011. Diagnóstico del cacao en México. Universidad Autónoma de Chapingo. Ciudad de México. Pp. 80.
- Bentley, B. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *Journal of Ecology*. 65(1): 27-28.
- Bhagwat, S. A. J., Willis, K. B., Birks, J. J. y Whittaker, R. J. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical. *Trends in Ecology and Evolution* 23(5): 261-267.
- Bhattacharjee, R. y Lava Kumar, P. 2007. Cacao. En: Kole, C. (Eds.). Genome Mapping and Molecular Breeding in plants. The Pennsylvania State University, USA. Pp. 127-142.
- Billes. D. J. 1941. Pollination of *Theobroma cacao* L. En: Trinidad B.W.I. Trop. Agric. Trinidad.18(8): 151-156.
- Bloch, D., Werdenberg, N. y Erhardt, A. 2006. Pollination crisis in butterfly-pollinated wild Carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist*. 169(4): 699-706.
- Borkent, A., y Spinelli, G. R. 2007. *Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta)*. Pensoft Publishers. En: Adis, J., Arias, J. R., Rueda-Delgado, G. y Wantzen K. M. (Eds.): Aquatic Biodiversity in Latin America. Sofia, Bulgaria. (4). Pp. 198.
- Bravo, M. J., Somarriba, E. y Arteaga, G. 2011. Factors affecting the abundance of cocoa-pollinating midges in agroforestry systems. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 28(1), 119–131.
- Brew, A. H. y Boorman, J. 1993. Preliminary observations on the classification of Forcipomyia midges (Diptera, Ceratopogonidae) of Ghana with special reference to species involved in the pollination of cocoa (*Theobroma cacao* L.). *Cafe Cacao The (France)* 37: 139-144: En: Adjaloo, M. K., y Oduro, W. (2013). Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences*, (62): 4582-4594.
- Buchmann, N. 1997. Services Provided by Pollinators. En: Daily G. (eds.). Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems Pp. 133-150.

- Buckley, R. 1987. Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research*. (16): 53-85.
- Buck, M., Woodley, N. E., Borkent, A., Wood, D. M., Pape, T., Vockeroth, J. R., Michelsen, V., y Marshall, S. A. 2009. Key to Diptera families - adults. En: Brown, B. V., Borkent, A., Cumming, J. M., Wood, D. M., Woodley, N. E., y Zumbado, M. A. (eds.). *Manual of Central American Diptera*. NRC Research Press, Ottawa. Pp. 95-144.
- Cañarte-Bermúdez, E. G., Montero-Cedeño, S. L., y Navarrete-Cedeño, J. B. 2021. Reconocimiento, importancia y cuidado de los polinizadores en los sistemas de producción del cacao. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Pp. 38.
- Carmona-Galindo, V. D., y Carmona, T. V. 2013. La Diversidad de los Análisis de Diversidad. *Bioma*. 14: 20-28.
- Cassano, C. R., Schroth, G., Faria, D., Delabie, J. H., y Bede, L. 2009. Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 18: 577-603.
- CEIEG Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica. s.d. Acacoyagua, vegetación y uso de suelo. <https://www.ceieg.chiapas.gob.mx/perfiles/img/mapas/Vegetacion/001.pdf>. consultado el 24 de junio de 2022.
- Chumacero de Schawe, C., Kessler, M., Hensen, I. y Tschardtke, T. 2018. Abundance and diversity of flower visitors on wild and cultivated cacao (*Theobroma cacao* L.) in Bolivia. *Agroforestry systems*, 92(1): 117–125.
- Clough, Y., Dwi Putra, D., Ramadhani, I. 2009. Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. *Biological Conservation*. 142 (5): 1032-1041.

- Collantes-Cevallos, K. E. 2018. Insectos polinizadores de *Theobroma cacao* L., en dos sistemas de cultivos relacionados con la residualidad de organofosforados, en la provincia de Los Ríos. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias ambientales. Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Ecuador.
- Colwell, R. K., y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*. 345(1311): 101-118.
- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad CONABIO. 2012. *Theobroma cacao*. En: Lecaro Dávila J. J. 2015. Entomología asociada al dosel de *Theobroma cacao*. Tesis de Licenciatura. Escuela de ciencias biológicas. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO. 2008. *Theobroma cacao*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/68-sterc03m.pdf. Consultado el 25 de enero de 2023.
- Consejo Internacional para la Investigación en la Agroforestería. 1982. Soil Productivity Aspects of Agroforestry. *Agricultura Exerimental*. 21(3): 299-299.
- Córdova-Ávalos, V., Sánchez-Hernández, M., Estrella-Chulím, N., Macías-Layalle, A., Sandoval-Castro, E., Martínez-Saldaña, T. y Ortiz-García, C. F. 2001. Factores que afectan la producción de cacao (*Theobroma cacao* L.) en el ejido Francisco I. Madero del Plan Chontalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 34(17): 93-100.
- Córdoba, C., Cerda, R., Deheuvels, O., Hidalgo, E., y Declerck, F. 2013. Polinizadores, Polinización y Producción Potencial de Cacao en Sistemas Agroforestales de Bocas del Toro, Panamá. *Agroforestería en las Américas*. 49: 26-32.
- Córdoba, C. T. 2011. Efecto de la estructura de sistemas agroforestales de cacao y de su contexto local, sobre las poblaciones de dípteros polinizadores del cacao y su relación con la producción en Bocas del Toro, Panamá. Tesis de maestría.

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.

- Cuatrecasas, J. 1964. Cacao and its halleis. A taxonomic revision of the genus *Theobroma*. Contributions From The National Herbarium. Smithsonian Institution. Washington D. C. (35) Pp. 605.
- Daghela Bisseleua, H. B., Fotio, D., Missoup, A. D. y Vidal, S. 2013. Shade tree diversity, cocoa pest damage, yield compensating inputs and farmers' net returns in West Africa. *Plos One*. 8(3): 1-9.
- Dahlquist, R. M., Whelan, M. P., Winowiecki, L. 2007. Incorporating livelihoods in biodiversity conservation: a case study of cacao agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity Conservation* 16: 2311–2333.
- Delabie, J. H., Jahyny, B., Do Nascimento, I. C., Mariano, C. S., Lacau, S., Campiolo, S. y Leponce, M. 2007. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16: 2359-2384.
- De la Cruz, J. y Soria, S. 1973. Estudios de fluctuaciones de polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia spp.* (Diptera: Ceratopogonidae), en Palmira, Valle de Colombia. *Acta agronómica*. 23(3-4): 1-17.
- De La Cruz-Pérez, A., Sánchez-Soto, S., Ortiz-García, C. F., Pérez-De La Cruz, M., y Zapata-Mata, R. 2009. Diversidad y distribución de arañas tejedoras diurnas (Arachnida: Araneae) en los microhábitats del agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. 10(2): 1-9.
- Devictor, V, y Robert A. 2009 Medición de las respuestas de la comunidad a las perturbaciones a gran escala en la biogeografía de la conservación. *Diversity Distributions*. 15(1): 122-130.

- Díaz, J. O., Aguilar, A. J. J., Rendón, M. R. Y Santoyo, C. V. H. 2013. Current state of and perspectives on cocoa production in Mexico. *Ciencia e Investigación Agraria*. 40(2): 279-289.
- Díaz-José, J., Díaz-José, O., Mora-flores, S., Rendón-medel, R. y Téllez-delgado, R. 2014. Cacao in Mexico: Restrictive factors and productivity levels. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 74(4): 397-403.
- Di Battista, T., Fortuna, F., Maturo, F. 2017. BioFTF: an R package for biodiversity assessment with the functional data analysis approach. *Ecol Indic*. 73:726-732.
- Dietrich, C. H. 2005. Keys to the families of Cicadomorpha and subfamilies and tribes of Cicadellidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *Florida Entomologist*, 88(4): 502-517.
- Dorado-Suárez, J. C. 2022. Diversidad y función ecológica de artrópodos asociados al cacao en sistemas orgánicos y convencionales en Nilo, Cundinamarca. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes. Colombia.
- Dubón A. y Sánchez J. A. 2016. Manual de producción de cacao. 2da Ed. Fundación Hondureña de Investigación Agrícola. La Lima, Honduras. Pp. 264.
- Ebermann, R. y Elmadfa, I. 2008 Lehrbuch Lebensmittelchemie und Ernährung. Wien Springer. Pp. 497-501.
- Egan, P.A., Dicks, L.V., Hokkanen, H. M., y Stenberg, J. A. 2020. Delivering integrated pest and pollinator management (ippm). *Trends in Plant Science*, 25(6): 577-589. En: Dorado-Suárez, J. C. 2022. Diversidad y función ecológica de artrópodos asociados al cacao en sistemas orgánicos y convencionales en Nilo, Cundinamarca. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes. Colombia.
- Enríquez, G. A. 1985. Curso sobre el cultivo del cacao. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica. Pp. 240 En: Cedeño, S. L. M., Sánchez, P., Faubla, R. S., Borrero, A. P., Y Bermúdez, E. G. C. 2019. Floración y diversidad de insectos polinizadores en un sistema monocultivo de cacao. *Revista Espamciencia*. 10(1): 1-7.

- Entwistle, P. 1972. Pests of Cacao. En: Ríos Sevilla, D. F. 2015. Descripción de la diversidad entomológica asociada a la flor de *Theobroma cacao*. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- Escalante, J. A. L., Ponce S. J., y Vázquez B. M. 2006. Géneros de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Estado de Michoacán. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias*, 8(1): 80-101.
- Escalante, E. T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: Ciencia y cultura*. 52: 53-56.
- Farrell, J. G. y Atieri, M. A. 1999. Sistemas agroforestales. En: Altieri, M. A. (Eds.) Agroecología bases científicas para una agricultura sustentable. Sustainable Agriculture Networking and Extension. Pp 229-243.
- Feinsinger P. 2004. El diseño de estudios de Campo para la conservación de la Biodiversidad. Wildlife Conservation Society. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Pp. 242.
- Feinsinger, P. y Swarm, L. 1978. How common are ant-repellent nectars? En: Ríos Sevilla, D. F. 2015. Descripción de la diversidad entomológica asociada a la flor de *Theobroma cacao*. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- Forbes, S. J. y Northfield, T. D. 2017. Increased pollinator habitat enhances cacao fruit set and predator conservation. *Ecological applications*, 27(3): 887-899.
- Frimpong-Anin., Bosu P. P., Adjaloo M. K., Braimah, H., Oduro W., y Kwapong, P. K. 2015. Some Facts About Cocoa Pollination. University of Cape Coast Printing Press. Pp 31.
- Frimpong-Anin. Gemmill-Herren, B., Gordon, I., y Kwapong, P. K. 2011. Dynamics of insect pollinators as influenced by cocoa production systems in Ghana. *Journal of Pollination Ecology*, 5(10): 74-80.

- Frimpong-Anin, K., Gordon, I., Kofi, K. P., y Gemmill-Herren, B. 2009. Dynamics of cocoa pollination: Tools and applications for surveying and monitoring cocoa pollinators. *International Journal of Tropical Insect Science*. (29); 62-69.
- Gagné, R. J., y Jaschhof, M. 2010. Update for catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the world. Entomological Society of Washington. (25). Pp. 408.
- García, G. V. S. y Guzmán, C. Á. M. 2022. Incidencia de agentes polinizadores sobre la fecundación de la flor del cacao (*Theobroma cacao* L.). *Revista espamciencia*. 13(2): 1-12.
- Gasco, J. 2016. El cultivo del cacao y los cambios económicos en el Soconusco, Chiapas, México, siglos XVI-XIX. Pp. 227-256. En: Caso Barrera, L. (2016). Cacao, producción, consumo y comercio: del período prehispánico a la actualidad en América Latina. Cacao, producción, consumo y comercio. Pp. 1-408.
- Glendinning, D. R. 1972. Polinización natural del cacao. *The New Phytologist*. 71(4): 719-729.
- Gobierno del Estado de Chiapas (2013). Programa Regional de Desarrollo. Región X Soconusco. Chiapas, México: Gobierno del Estado. <http://www.haciendachiapas.gob.mx/planeacion/Informacion/Desarrollo-Regional/prog-regionales/SOCONUSCO.pdf>. consultado el 28 de marzo de 2023.
- Gómez, B., y Jones, R. W. 2002. Manual de métodos de colecta, preservación y conservación de insectos. El Colegio de la Frontera Sur. Pp. 16.
- Gómez Carmona, C. 2018. Identificación y cuantificación de dípteros (Ceratopogonidae) polinizadores de cacao (*Theobroma cacao* L.) en la Granja Luker (Palestina, Caldas) a través de la utilización de materia orgánica en descomposición. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.

- Gómez-Tolosa, M., González-Soriano, E., Mendoza-Cuenca, L. F. Pérez-Munguía, R. M., Rioja-Paradela, T. M., Espinoza-Medinilla, E. E., Ortega-Salas H., Rivera-Velázquez, G., Penágos-García, F. E., López, S. 2022. El uso de clados muy diversos como sustitutos del análisis de integridad del hábitat: los caballitos del diablo de *Argia* como una herramienta práctica para evaluaciones rápidas. *Environmental Science and Pollution Research*. 29: 24334-24347.
- González, L. V. W. 2005. Cacao en México: competitividad y medio ambiente con alianzas (Diagnóstico rápido de producción y mercadeo). United States Agency International Development. Chemonics International Inc. Pp. 93.
- González Oreja, J. A., De La Fuente-Díaz-Ordaz, A. A., Hernández-Santín, L., Buzo-Franco, D., Bonache-Regidor, C. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*. 33(1): 31-45.
- González Pérez, A. M. 2018. Identificación de Insectos polinizadores del cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.), en la Finca Concepción, Municipio de Berlín, Departamento de Usulután. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología. Universidad De El Salvador. El Salvador.
- Groeneveld, J. H., Tschardtke, T., Moser, G. y Clough, Y. 2010. Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(3): 183-191.
- Guevara, F. 2010. Estudio de los insectos polinizadores del cacao (*Theobroma cacao* L.) en los cultivos localizados en la ruta del cacao de la zona del suroccidente de Guatemala. Facultad de Agronomía de San Carlos Guatemala. Pp. 99.
- Guiracohca, G., Harvey, C. A., Somarriba, E., Krauss, U. y Carrillo, E. 2001. Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en Las Américas*. 8(30): 7-11.

- Guisande, C., Heine, J., García-Roselló, E. 2017. DER: un algoritmo para comparar la diversidad de especies entre ensamblajes. *Ecol Indic.* 81: 41-46.
- Goulet, H. y Huber, J. T. 1993. Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Centre for Land and Biological Resources Research. Ottawa Ontario. Pp. 680.
- Hallman, G., y García, J. 1985. Empoasca spp. como Plaga del Frijol. Escuela agrícola panamericana, Zamorano. 26(11): 127-139.
- Hardy, F. 1960. Cacao manual. Inter-American Institute of Agricultural Sciences. Turrialba, Costa Rica. Pp. 229-308.
- Harland, S. 1924. The method of pollination. Studies in cacao, *Annals of Applied Biology.* 12: 403-409.
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P. Magdon, P., Nauss, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wollauer, S., Ammer, C., Bassler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M. M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K. Kreft, H. Ernst-Detlef, S., Simons, N., Espina, S. y Muller J. 2020. Heterogeneity–diversityrelationships differ between and with in trophic levels in temperate forests. *Nature ecology & evolution*, 4(9): 1204–1212.
- Holman J., Peña-Martínez R., y Bujanos-Muñiz, R. (1991). Guía para la identificación y análisis de los pulgones alados (Homoptera: Aphididae) del Bajío, México. *Folia entomológica mexicana*, (83): 5-67.
- INAFED Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. s.d. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM07chiapas/municipios/07001a.html>. Consultado el 24 de junio de 2022.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía INEGI. 2010. Compendio de información geográfica municipal 2010, Acacoyagua. <https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos/geograficos/07/07001.pdf>. Consultado el 24 de junio de 2022.

- Inteligencia Comercial e Inversiones. 2013. Análisis del sector cacao y elaborados. Pro Ecuador, Instituto de Promoción de Importaciones e Inversiones. Quito, Ecuador. Pp. 42.
- Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista ibérica de aracnología*, 31(8): 151-161.
- Jacobi, J., Andres, C., Schneider, M., Pillco, M., Calizaya, P. y Rist, S. 2014. Carbon stocks, tree diversity, and the role of organic certification in different cocoa production systems in Alto Beni, Bolivia. *Agroforestry Systems*. 88: 1117-1132.
- Jiménez, E. y Antúnez, Y. 2016. Insectos asociados al cacao, Honduras. *Revista ciencia e interculturalidad*. 28(1):1-16.
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*. 88(10):2427–2439.
- Kaufmann, T. 1975. Ecology and Behavior of Cocoa Pollinating Ceratoponidae in Ghana, W. Africa. *Environmental Entomology*. 4(2): 347-351.
- Laguna, C. 2014. Correlación y regresión lineal. Instituto Aragonés de Ciencias de la Salud. 4: 1-18.
- Lecaro Dávila J. J. 2015. Entomología asociada al dosel de *Theobroma cacao*. Escuela de ciencias biológicas. Tesis de Licenciatura Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- López C. A. 2018. El sistema agroforestal de cacao (*Theobroma cacao* L.) en el municipio de Acacoyagua, Chiapas, México. Tesis de maestría. El Colegio de La Frontera Sur.
- López, H.J.G., López, H.L.E., Avendaño, A.C.H., Aguirre, M.J.F., Espinosa, Z.S., Moreno, M.J.L., Suárez, V.G.M. 2018. Biología floral de cacao (*Theobroma cacao* L.); criollo, trinitario y forastero en México. *Agroproductividad*. 11(9): 129-136.

- Luna, J. M. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín sociedad entomológica aragonesa*. (37): 385-408.
- Maas, B., Clough, Y. y Tschardtke, T. 2013. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology Letters*, 16(12): 1480–1487.
- Machado, I. C. y López, A. V. 2004. Floral Traits and Pollination Systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany*. 94: 365–376 En: Adjaloo, M. K., y Oduro, W. (2013). Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences*, (62): 4582-4594.
- Mackay, W. P., y Mackay, E. E. 1989. Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). Géneros de hormigas en México y América central. Department of Biological Sciences The University of Texas. Pp. 36.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. *African journal of aquatic science*. 29(2): 285-286.
- McCravy, K. W. 2018. A review of sampling and monitoring methods for beneficial arthropods in agroecosystems. *Insects*, 9(4): 170.
- Medina M., Esquivel, A., Zaragoza, E. 2011. Diagnóstico del cacao en México. Universidad Autónoma de Chapingo. Ciudad de México. Pp. 80.
- Miller, M. E. 2015. A Review of the Drosophila (Diptera: Drosophilidae) Species of Northeastern North America. University of Guelph. Ontario Canadá. Pp. 472.
- Montero Cedeño S. L., Sánchez P., Faubla R. S., Borrero A. P., Y Bermúdez E. G. C. 2019. Floración y diversidad de insectos polinizadores en un sistema monocultivo de cacao. *Revista Espamciencia* 10(1): 1-7.
- Morales-López, M. (2007). Bracónidos (Hymenoptera) presentes en Pluma Hidalgo, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España. Pp. 84.

- Motamayor, J. C., Risterucci, A. M., Lopez, P. A., Ortiz, C. F., Moreno, A., y Lanaud, C. 2002 Cacao domestication: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* 89 (5): 380–386.
- Nájera-Rincón, M., y Souza, B. 2010. Insectos benéficos: guía para su identificación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. INIFAP. México, Michoacán. Pp. 75.
- Narváez, Z. y Marín, C. 1996. Abundancia de ceratopogonidos (Diptera) en una plantación de cacao, *Theobroma cacao* (Sterculiaceae), en Chuao, Edo. Aragua, Venezuela. *Revista Agrotrópica*. 8(1): 15-22.
- Navarro, A. J. A., Pacheco, Á. J., Cabrera, S. A. y Luna, P. V. M. 2011. Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales. 2da edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 790.
- Navarro C. C. y García-Marí, F. 2014 Guía de identificación Pulgones y sus enemigos naturales. Instituto agroforestal mediterráneo. Valencia, España. Pp. 35.
- Observatorio de Agentes Polinizadores APOLO. 2011. Polinizadores y Biodiversidad. Informe técnico. <http://apolo.entomologica.es/cont/materiales/informetecnico.pdf> Consultado el 24 de junio de 2022.
- Ogata, N. 2007. El cacao. Boletín bimestral de la Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO. *Biodiversitas*. 72(3): 1-5.
- Oke, D., Odebiyi, K. 2007. Traditional cocoa-based agroforestry and forest species conservation in Ondo State, Nigeria. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (122): 305-311.
- Ordóñez-Reséndiz, M. M. y López-Pérez, S. 2021. Mexican leaf beetles (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae, and Chrysomelidae): new records and checklist. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92: 113.

- Palíz, V., Mendoza, J., Cansing, V. 1982. Insectos asociados al cultivo del cacao en el Ecuador. Estación Experimental Tropical Pichilingue. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Quevedo, Ecuador. Pp. 26.
- Phillips, W., Fritz, P. Y Rodriguez H. 1995. Marcadores de ADN: Teoría, aplicaciones y protocolos de trabajo con ejemplos de investigación en Cacao (*Theobroma cacao* L). Turrialba, Costa Rica.
- Pound, F.J. 1938. Cacao y enfermedad de la escoba de bruja de América del Sur. Puerto España, Trinidad. (1): 20-7. En: Bhattacharjee, R., y Lava-Kumar, P. 2007. Cacao, Cultivos técnicos. Mapeo del Genoma y Mejoramiento Molecular en Plantas. Ed. Springer, Berlín, Alemania. Pp. 127–142.
- Priego, C. G. A., Galmiche, T. A., Castelán, E. M., Ruiz, R. O. Y Ortiz, C. A. I. 2009. Evaluación de la sustentabilidad de dos sistemas de producción de cacao: estudios de caso en unidades de producción rural en Comalcalco, Tabasco. *Universidad y Ciencia*. 25(1): 39-57.
- Quinaluisa, C. 2010. Estudio de la compatibilidad de árboles seleccionados por productividad y sanidad en un grupo de progenies híbridas provenientes de cruces entre cacao (*Theobroma cacao* L.) nacional y otros orígenes genéticos. Tesis de licenciatura. Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Quevedo, Ecuador.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. En: Synge H. (1982) Eds. The Biological aspects of rare plant conservation. Pp. 205-217.
- Ramírez-Meneses, A., García-López, E., Obrador-Olán, J. J., Ruiz-Rosado, O. y Camacho-Chiu, W. 2013. diversidad florística en plantaciones agroforestales de cacao en cárdenas, tabasco, México. *Universidad y Ciencia*. 29(3): 215-230.
- Reed, C. F. 1976. Information summaries on 1000 economic plants. Typescripts submitted to the USDA. En: Bhattacharjee, R., y Lava-Kumar, P. 2007. Cacao, Cultivos técnicos. Mapeo del Genoma y Mejoramiento Molecular en Plantas. Ed. Springer, Berlín. Pp. 127–142.

- Ramos, R. M. 2011. Estudio de la Diversidad de Insectos Polinizadores en Sistemas Agroforestales de Cacao y su Relación con la Productividad y Diversidad de Especies de Dosel. Tesis de Licenciatura. Universidad de San Pedro de Sula. San Pedro de Sula, Honduras.
- Raven, P. H., Evert, R. F. y Eichhorn, S. E. 1992. Biología de las Plantas. editorial Reverté. Barcelona, España. Pp. 682.
- Rice R, Greenberg R 2000 Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio*. 29:167– 173
- Ríos, F., Gavilanes, M., Melo, C., y Acosta, N. 1997. Diagnostico biológico de plantaciones de cacao. Quito, Ecuador. En: Ríos Sevilla D. F. 2015. Descripción de la diversidad entomológica asociada a la flor de *Theobroma cacao*. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- Ríos-Sevilla, D. F. 2015. Descripción de la diversidad entomológica asociada a la flor de *Theobroma cacao*. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito, Ecuador.
- Romero, H. A. R., Mora, M. G. S., y Herrera, J. A. 2009. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal de cacao (*Theobroma cacao* L.) en el Soconusco, Chiapas-México. *Acta Biológica Colombiana*. 14(3): 97-110.
- Salazar-Díaz. R., Torres-Coto. V. 2017 Estudio de la dinámica de polinizadores del cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) en tres sistemas de producción. *Tecnología en Marcha*. 30(1): 90-100.
- Salgado-Mora., Marisela, G., Ibarra-Núñez. G., Macías-Sámamo, J. E., López-Báez, O. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del Soconusco, Chiapas, México. *Interciencia*. (32)11: 763-768.
- Sánchez J. A., y Dubón A. 1994. Establecimiento y manejo de cacao con sombra. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. Pp. 77.

- Schroth, G. y Harvey, C. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. *Biodiversity and Conservation*. 16: 2237-2244.
- Schroth G, Harvey C, Vincent G. 2004. Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation. En: Schroth G, da Fonseca, G. A. B., Harvey, C. A., Gascon, C., Vasconcelos, H. L. (Eds.) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press. Washington, D.C Pp. 227–260.
- Siedentopp, U. (2009). El cacao, planta medicinal y de deleite. *Revista Internacional de Acupuntura*. 3(4): 197-200.
- Smithsonian Institute. 1998. Proceedings of the Internacional Conference on Sustainable Cocoa Growing, Panama City, Panama. www.si.edu.smbc/cacao.htm. Consultado en octubre 2007. En: Romero, H. A. R., Mora, M. G. S., Y Herrera, J. A. (2009). Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal de cacao (*Theobroma cacao* L.) en el Soconusco, Chiapas, México. *Acta Biológica Colombiana*. 14(3): 97-110.
- Solano, P. 2010. Diversidad de insectos en sistemas agroforestales con cacao en zona de influencia del Cantón Quevedo. Universidad Técnica de Quevedo, Ecuador.
- Somarriba-Chávez, E., Cerda-Bustillos, R., Astorga-Domian, C., Quesada-Chaverri, F., Vásquez-Morera, N., y Orozco-Aguilar, L. 2010. Sexual reproduction of cacao. World Cacao Foundation. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. Pp. 48.
- Soria S de J. 1970. Principales variedades de cacao cultivadas en América Tropical. *Toro del cultivador de cacao* (15):12–21 En: Bhattacharjee, R. y Lava-Kumar, P. 2007. Cacao, Cultivos técnicos. Mapeo del Genoma y Mejoramiento Molecular en Plantas. Ed. Springer, Berlín. Pp. 127–142.
- Soria, S. de J. 1971. La polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia* spp. (Diptera, ceratopoconidae) en Palmira, Colombia. *Acta Agronómica*, 21(2): 77-82.

- Soria S de J., Wirth, W. W. y Flores, J. D. 1976. Identidad de las mosquitas *Forcipomya* spp. (Diptera, Ceratopogonidae) relacionadas con la polinización del cacaotero en Ecuador. *Revista Theobroma* 6(4): 102.
- Soria S de J. 1979. Insectos polinizadores: *Forcipomyia* métodos para aumentar la polinización y sus efectos sobre la producción. Séptima conferencia internacional de investigación del cacao. Pp 505.
- Soria S de J. 1980. Insect pollination of cacao in Costa Rica. Preliminary list of the ceratopogonid midges collected from flowers, *Revista Theobroma*. 10(2): 61-69.
- Soria, V. 1970. Studies on *Forcipomyia* spp. midges (Diptera: Ceratopogonidae) related to the pollination of *Theobroma cacao* L. Pp.142.
- Suárez-Capello C., Moreira-Duque M. Y Vera-Barahona, J. 1994. Manual del cultivo de cacao. 2da edición. Instituto Nacional Agrónomo de Investigaciones Agropecuarias. Quevedo, Ecuador. Pp. 143.
- Suganthy, M. 2019. Relevamiento y seguimiento de insectos polinizadores del cacao. *Revista internacional de las Ciencias Agrarias*. 9(3): 2-7.
- Toledo-Hernández, M., Wanger, T. C., y Tschardt, T. 2017. Neglected pollinators: ¿Can enhanced pollination services improve cocoa yields? A review. *Agriculture, ecosystems & environment*. 247: 137-148.
- Tuomisto H. 2010. A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*. 33: 23-45.
- Urquhart, D. H. 1963. Cacao. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Turrialba Costa Rica. Pp. 322.
- Valarezo-Cely, O., Cañarte-Bermúdez, E. y Navarrete Cedeño B. 2013. Artrópodos presentes en el cultivo de cacao, Guía para su identificación en campo. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Pp. 20.

- Valle R. R., De Almeida, A. A. F., Leite, R. M. O. 1990. Energy costs of flowering, fruiting and cherelle wilt in cacao. *Tree Physiology* 6:329-336 En: Adjaloo, M. K., y Oduro, W. (2013). Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences*, (62): 4582-4594.
- Vanegas, O. 2021. Incompatibilidad sexual en el cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.) y su incidencia en la producción. Tesis de licenciatura. Unidad Académica de Ciencias Agropecuarias, Machala, Ecuador.
- Vansynghel, J., Ocampo-Ariza, C., Maas, B., Martin, E. A., Thomas, E., Hanf-Dressler, T. y Steffan-Dewenter, I. 2022. Cacao flower visitation: Low pollen deposition, low fruit set and dominance of herbivores. *Ecological Solutions and Evidence*, 3(2): 1-9.
- Wanger, T. C., Tschardtke, T., Schroth, G., Klein, A. M., 2014. Cocoa shortfall: pollination curbs climate risk to cocoa. *Nature*. 511: 155-155.
- Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press. Pp. 792.
- Winder J. 1978. Recent research on insect pollination of cocoa. *Cocoa Growers Bulletin*, 26. Pp. 11-19.
- Wood, G. A. y Lass, R. A. 1985. Cocoa. Fourth Edition. London. *Tropical Agriculture Series*. Pp. 620-632.
- Young, A. M. 1982a Effects of shade cover and availability of midge breeding sites on pollinating midge population and fruit set in two cocoa farms. *Journal of Applied Ecology*. 19(1): 47-63.
- Young A. M. 1982b Population Biology of Tropical Insects. Plenum Press. New York. Pp. 511.
- Young, A. M., Schaller M. y Strand M. 1984. Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany*. 4: 466-480.

- Young, A. M. 1994 *The Chocolate Tree: A Natural History of Cacao*. Smithsonian Institution Press, Washington, United States. Pp. 215.
- Young A. 1997. *Agroforestry for soil management*. CAB International, International Centre for Research in Agroforestry. University of Minnesota. Pp. 320.
- Zegada, L., Lafuente, I., Naoki, K., Armengot, L. 2020. Variación en la composición de visitantes florales de cacao (*Theobroma cacao*) entre cinco sistemas de producción en Sara Ana, Alto Beni, Bolivia. *Revista Ecología en Bolivia*. 55(3): 145-159.