



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Caracterización de daño foliar y comunidades de  
artrópodos asociadas a especies hermanas de *Viburnum*  
(Adoxaceae) con morfología foliar contrastante.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A:**

**Verónica Alavez Salgado**



**DIRECTORA DE TESIS:  
Dra. Natalia Ivalú Cacho González  
CIUDAD DE MÉXICO, 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre(s)

Teléfono

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera

Número de cuenta

1. Datos del alumno

Alavez

Salgado

Verónica

56 50 61 93

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

312040451

2. Datos del tutor

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

2. Datos del tutor

Dra.

Natalia Ivalú

Cacho

González

3. Datos del sinodal 1

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Alfonso

Valiente

Banuet

4. Datos del sinodal 2

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

M. en C.

Luis Javier

Víctor

Rosas

5. Datos del sinodal 3

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Ismael Alejandro

Hinojosa

Díaz

6. Datos del sinodal 4

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Dr. en Q. B.

Francisco

Armendáriz

Toledano

7. Datos del trabajo escrito.

Título

Número de páginas

Año

7. Datos del trabajo escrito.

Caracterización de daño foliar y comunidades de artrópodos asociadas a especies hermanas de *Viburnum* (*Adoxaceae*) con morfología foliar contrastante.

78p.

2019

## AGRADECIMIENTOS

A los Dres. Michael Donoghue y Erika Edwards por permitirme ser parte de este proyecto y por la retroalimentación recibida a lo largo del mismo.

A mi asesora, Ivalú Cacho, por permitirme ser parte de este proyecto y acompañarme a lo largo de esta aventura. Te agradezco las enseñanzas compartidas, el tiempo, la paciencia y las experiencias que me permitiste vivir al estar realizando este proyecto. Gracias por compartirme tu visión sobre la ciencia y cómo realizarla.

Al Dr. Patrick McIntyre por sugerir el uso de la aspiradora para muestrear comunidades de artrópodos, por el apoyo en la discusión general e ideas durante el proyecto, y por el interés mostrado en todo su desarrollo.

A Daniel Zacatula, Fernanda Rosales y Ana Luz Mendoza por ser mis compañeros de aventura en campo. A Grizel Mota por la ayuda con el procesamiento de los datos de daño: gracias por tenerle tanta paciencia a mis hojitas.

A Fer por no dejarme sola en esos días de aspirar y aspirar. Gracias por ayudarme y acompañarme a lo largo de este proceso, desde ir de compras por aceite o pasar las lluvias más inesperadas, hasta soportar insectos en tu cama. Mil gracias por el tiempo y el esfuerzo que dedicaste a mi proyecto.

A todos quienes facilitaron el acceso y permiso para muestrear las distintas poblaciones estudiadas en este proyecto: A Pronatura-Sur (en especial a Silvia Llamas, Aco, y Javier) por permitirme realizar el muestreo en las Reservas Ecológicas de Moxviquil y Cerro Huitepec, en Chiapas. A los miembros de la Junta de Bienes Comunes del Pueblo de Teopisca, Chiapas; en especial al Sr. Vicente, que fue presidente de la junta en 2018. A la Biól. Isabel Vázquez y a sus padres Delfino Vázquez y Ermelinda Lara Argüello por permitirnos acceder a sus propiedades en el pueblo de Yashtinín y por su hospitalidad durante nuestras visitas.

A los profesores del Taller de Evolución de Plantas: biodiversidad, sistemática, fisiología y mecanismos moleculares de desarrollo, Rosalinda Tapia, Ulises Rosas, Alejandra Vasco y Florencia García, por sus aportaciones y cuestionamientos que sin duda enriquecieron este trabajo.

A mis sinodales: Dr. Alfonso Valiente, Dr. Luis Javier Víctor, Dr. Ismael Hinojosa y Dr. Francisco Armendáriz por el tiempo y sus comentarios, que hicieron este trabajo más completo.

A todos quienes me ayudaron con la identificación de mis morfoespecies: Dr. Ismael Hinojosa (IBUNAM; Hymenoptera), M. en C. Cristina Mayorga (IBUNAM; Hemiptera y general), Dr. Patrick McIntyre (NatureServe; general), Dr. Francisco Armendáriz (IBUNAM; Coleoptera), M. en C. Javier Víctor (ENCB; Coleoptera), Dra.

Ivonne Garzón (IBUNAM; Lepidoptera), Dr. Ricardo Paredes (IBUNAM; Acari), Dra. Margarita Ojeda (IBUNAM; Acari) y Laboratorio de Aracnología de la Facultad de Ciencias (Araneae). Al Sr. Adolfo Ibarra por la ayuda con la identificación y montaje de ejemplares de Lepidoptera. Gracias por compartirme su gusto por las mariposas. A Jair Rojas y Francisco Javier Salgueiro por la ayuda con la identificación de arañas. En especial a Jair porque no dudaste en ayudarme cuando escuchaste acerca de mi falta de conocimiento con este grupo.

A la Colección Nacional de Ácaros de IB, UNAM por el préstamo de material y el apoyo ofrecido para la separación de ácaros de mis muestras.

El financiamiento para esta investigación fue proporcionado por la National Science Foundation (proyecto NSF DEB-1557059). Agradezco al Conacyt por la infraestructura proporcionada en el Laboratorio de Genómica Funcional y Sistemas (proyecto Conacyt INFR2016-268109).

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A mi madre María de los Ángeles Salgado y a mi padre Víctor Alavez, por ser un apoyo incondicional. Gracias por ser un ejemplo para mí y mi hermana de perseverancia, fortaleza y determinación. Gracias por los consejos siempre útiles y por permitirme vivir una vida llena de gratas experiencias a su lado. Los amo.

A mi hermana Naty, mejor amiga y compañera incondicional. Gracias por estar para mí siempre, por escucharme, aconsejarme y ser una pieza fundamental en mi vida. Gracias por siempre soportar mi lado gruñón. Te amo.

A mis abuelas Elpidia (Pilla) e Isaura por ser un ejemplo de fortaleza, por estar siempre que las necesite y por el amor que siempre me dan.

A mis primos por ser mis compañeros de juegos y de vida.

A mis sobrinos por ser las sonrisas que siempre me animan.

A Joana por brindarme su amistad durante tantos años, por todas las vivencias compartidas. Gracias por aceptar comer conmigo aunque no hubiera comida.

A Miriam e Is por su amistad incondicional. Gracias mujeres por todas esas horas de pláticas y risas. Nunca importará qué tan raro nos vea el mundo.

A Mitzibacter por compartir la aventura universitaria conmigo. Juntas hicimos de esta etapa algo maravilloso. Las risas y la comida nunca faltaron.

A Majito por compartir risas, aprendizajes y consejos. Gracias por siempre brindarme tu ayuda y por compartir conmigo tu amor por los reptiles.

A mis amigos Mary, Abe, Dianita, Kalid y Wipas por su amistad. Gracias por estar presentes en mi vida.

A mis compañeros del taller: Itzel, Fer, Brenda, Andy, Vale, Jony y Joel. Gracias por emprender el camino de la tesis a mi lado.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	8
INTRODUCCIÓN .....	9
OBJETIVOS .....	17
HIPÓTESIS .....	18
MATERIALES Y MÉTODOS .....	19
Área de estudio .....	19
Muestreo de artrópodos .....	20
Estimación de daño .....	24
Análisis estadísticos .....	25
RESULTADOS .....	27
Comparación de comunidades por especie de planta hospedante .....	27
Artrópodos .....	27
Herbívoros .....	34
Comparación de comunidades por condición de alopatría o simpatria .....	41
Artrópodos .....	41
Herbívoros .....	47
Daño foliar .....	53
Daño vs. comunidades .....	57
DISCUSIÓN .....	60
CONCLUSIONES .....	66
REFERENCIAS .....	67
ANEXOS .....	72



## RESUMEN

En la naturaleza se han observado patrones en donde morfologías divergentes se encuentran de forma replicada en pares de especies hermanas en una filogenia (escala macroevolutiva) en un patrón que sugiere una radiación replicada de ecomorfos. Este fenómeno, además de ser una de las evidencias más inobjetable de la selección natural, representa una oportunidad única para evaluar la repetibilidad de la evolución. Ejemplos clásicos de este fenómeno son las lagartijas del género *Anolis* y los peces cíclidos en lagos africanos, pero a la fecha no hay ejemplos en plantas.

La propuesta filogenética clásica de plantas del género *Viburnum* (Adoxaceae) se basó en definir clados con base en morfología foliar compartida (Donoghue, 1982). Datos moleculares recientes sugieren un patrón repetido en el que especies hermanas presentan morfología foliar contrastante, sugiriendo una radiación replicada de ecomorfos. Uno de estos pares es el conformado por *Viburnum lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ): las hojas de VL son pequeñas, glabras, coriáceas y con márgenes lisos, mientras que las de VJ son grandes, pubescentes, delgadas y con márgenes dentados. Se ha propuesto que los factores abióticos fueron fundamentales en promover tal divergencia morfológica, pero el papel de factores bióticos no ha sido evaluado, y este trabajo busca contribuir a ello.

Los herbívoros pueden ser agentes importantes en moldear la morfología foliar. La presencia y la forma de los tricomas, el tipo de compuestos químicos que presenta la planta, el tamaño, textura, grosor y la forma de la hoja, así como su fenología, contribuyen a la defensa o evasión de los herbívoros. En este trabajo evalué si especies hermanas con morfología foliar contrastante están expuestas a comunidades de herbívoros (y artrópodos en general) también contrastantes, que pudieran contribuir a promover o mantener la morfología foliar divergente que las caracteriza.

Realicé muestreos en tres épocas del año en el estado de Chiapas, México. Colecté las comunidades de artrópodos asociadas a individuos de VL y VJ en sitios en donde estas especies se encuentran en alopatría y en simpatria. Separé las muestras a nivel de morfoespecies; la identificación taxonómica y de morfoespecies que representaran herbívoros potenciales la realicé con ayuda de expertos. También cuantifiqué el porcentaje de daño por individuo con base en el área faltante en una muestra aleatoria de las hojas de cada individuo muestreado.

Las comunidades de artrópodos y herbívoros potenciales asociadas a VL y VJ difieren en composición y varían con la época del año. VL sufre más daño que VJ, y ambas especies sufren menos daño cuando se encuentran en simpatria. Este resultado es consistente con comunidades de herbívoros adaptadas, posiblemente con algunos especialistas, a ambientes y morfologías foliares divergentes. No encontré una relación entre el nivel de daño foliar sufrido y la riqueza o composición de las comunidades de artrópodos o herbívoros potenciales asociadas a VL o VJ.

## INTRODUCCIÓN

La interacción biótica entre plantas y herbívoros ha sido sugerida como una de las principales responsables de la generación de la diversidad en plantas (Ehrlich and Raven, 1964). La presencia de herbívoros en las plantas ejerce una presión selectiva que puede moldear las características químicas, morfológicas y fenológicas de las plantas, así como el uso de recursos de reserva y la actividad fotosintética (Tiffin, 2000; Becerra, 2007; Marquis *et al.*, 2016).

La presión ejercida por los herbívoros sobre las plantas puede favorecer la adecuación de individuos que posean mutaciones que ayuden a enfrentar el daño ejercido por los herbívoros (Marquis *et al.*, 2016). Se han identificado algunos genes, denominados *R*, que participan en la resistencia contra herbívoros; un ejemplo es el gen *Mi-1*, que confiere resistencia a *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) en el tomate (Kaloshian, 2004). Una mutación en este gen podría afectar positiva o negativamente la resistencia de la planta hacia este herbívoro.

Entre los factores que determinan el tipo de enemigos a los que una planta es susceptible se encuentran, además de las características morfológicas y químicas de la planta, las condiciones del ambiente en la que ésta se encuentra (Lewinsohn *et al.*, 2005). También importantes son los mecanismos de defensa que se activan al momento de un ataque. La activación de la respuesta de defensa contra herbívoros puede ocasionar la inactivación de otros mecanismos, por ejemplo, en la planta del tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) se ha visto que el silenciamiento del transgén *Pal2* aumenta la resistencia a larvas pero suprime la resistencia sistémica de la planta contra patógenos (Felton *et al.*, 1999). Adicionalmente, algunos compuestos químicos que ayudan contra la defensa ante herbívoros también pueden servir como atrayentes de otro tipo de herbívoros: en el maíz los benzoxazinoides son usados como defensa contra los herbívoros y también para la absorción de hierro, y el complejo formado por los benzoxazinoides y el hierro atrae al gusano de la raíz del maíz (Hu *et al.*, 2018).

La relación planta-herbívoro puede asimismo depender de la calidad nutricional de las plantas (Awmack and Leather, 2002). La planta *Gustavia superba* Berg requiere de altos niveles de nitrógeno para llevar a cabo una expansión rápida de sus hojas y así minimizar el tiempo que las hojas son vulnerables a las orugas del lepidóptero especialista *Entheus priassus* (Linnaeus). Sin embargo, al mismo tiempo, el alto contenido de nitrógeno significa una calidad nutricional alta que puede ser atractiva para insectos generalistas (Aide and Londoño, 1989).

Las adaptaciones de las plantas para enfrentar la presión ejercida por los herbívoros no sólo son de tipo químico, también repercuten en características físicas y fenológicas de las hojas. En el género *Inga* se ha mostrado que la densidad y largo de

los tricomas están relacionados con la defensa contra herbívoros al igual que la expansión rápida de hojas jóvenes (Kursar *et al.*, 2009; Endara *et al.*, 2017).

### **Radiación adaptativa replicada de ecomorfos**

Si la presión ejercida por los herbívoros hacia las plantas puede moldear características morfológicas de las hojas, se esperarían patrones foliares morfológicos o fenológicos divergentes en especies cercanamente relacionadas pero atacadas por comunidades de herbívoros divergentes. Este mecanismo, a una escala filogenética más amplia, podría contribuir a la generación de diversidad y resultar en patrones del tipo que se observa en radiaciones adaptativas. Los cambios que se dan en la evolución de mayor diversidad dependen de diferentes factores, entre ellos: el punto de partida de la diversificación, la biología de las especies ancestrales, la historia natural de las especies, el fenotipo y la variación genética (Losos, 2010).

Un tipo de radiación adaptativa muy peculiar y que ha recibido gran atención por el potencial que representa para avanzar el estudio de la ecología evolutiva es la radiación replicada de ecomorfos, que consiste en un patrón a una escala macroevolutiva, de evolución replicada de morfologías divergentes; es decir, la evolución, una y otra vez, de formas divergentes (ecomorfos) en especies cercanamente relacionadas. Se ha sugerido que este tipo de radiación ocurre con mayor frecuencia en especies que se encuentran cercanamente relacionadas debido a que comparten sistemas genéticos y de desarrollo, los cuales bajo la misma presión selectiva podrían conducir a una diversificación semejante (Losos, 2010). Ejemplos clásicos de este fenómeno son las lagartijas del género *Anolis* en islas del Caribe y los peces cíclidos en lagos africanos. En el género *Anolis* se han identificado seis ecomorfos, con base en características relacionadas al uso del hábitat. Ecomorfos similares, que comparten características morfológicas, ecológicas y de desarrollo, han evolucionado de forma independiente en varias islas, posterior a la colonización de las mismas. Así, las especies de *Anolis* en el Caribe se encuentran más cercanamente relacionadas a otras especies de la isla en la que habitan, que con especies con las que pueden compartir mayor similitud morfológica y ecológica (Losos *et al.*, 1998; Losos, 2010). En el caso de los peces cíclidos en África, se reconocen ecomorfos limnéticos y bentónicos que han evolucionado de forma independiente en varios lagos, pues los pares de especies hermanas simpátricas difieren en forma y tamaño consistente con la forma de alimentación en los dos tipos de hábitat (Schluter and McPhail, 1993; Seehausen, 2006).

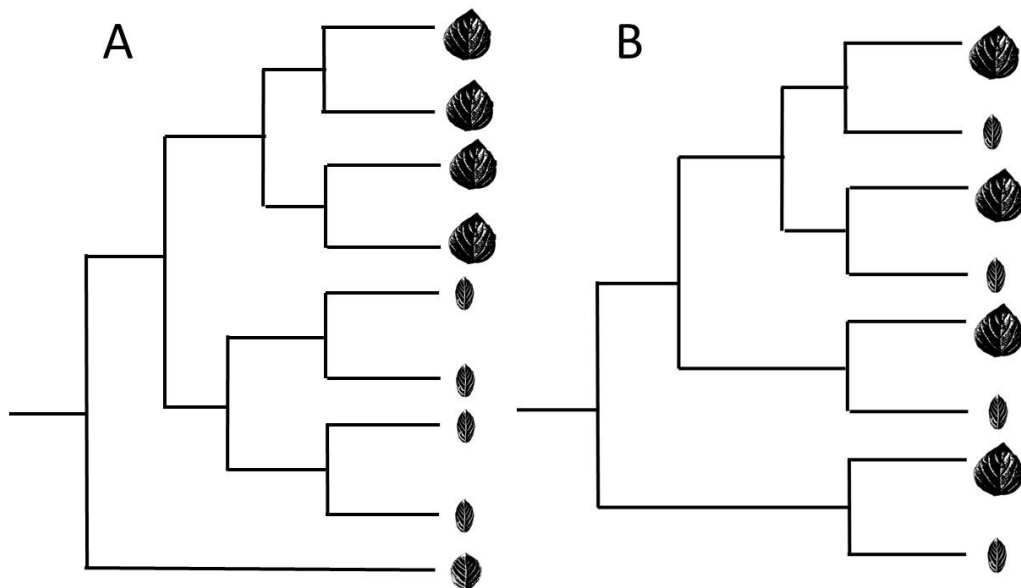
Son varias las aproximaciones posibles para estudiar las causas o factores que pueden estar promoviendo el proceso de divergencia morfológica en especies filogenéticamente cercanas. Tanto en plantas como animales, se ha documentado que el desplazamiento de caracteres puede llevar a morfologías contrastantes entre

especies, sobre todo en aquellas filogenéticamente cercanas, y que están en simpatria. La idea es que el desplazamiento de caracteres puede tener consecuencias ecológicas o reproductivas que se traducen en disminuir el costo de la coexistencia, por ejemplo, la competencia por un recurso, ya sea abiótico o biótico (incluidos los comensales, mutualistas, o posibles parejas reproductivas) (Beans, 2014; Pfennig 2012). La divergencia morfológica también puede deberse a especialización ecológica resultado de la ocupación de nuevos nichos posterior a la colonización de un área geográfica por un linaje, sin necesariamente implicar competencia.

### **El género *Viburnum*, ejemplo de radiación replicada de ecomorfos en plantas**

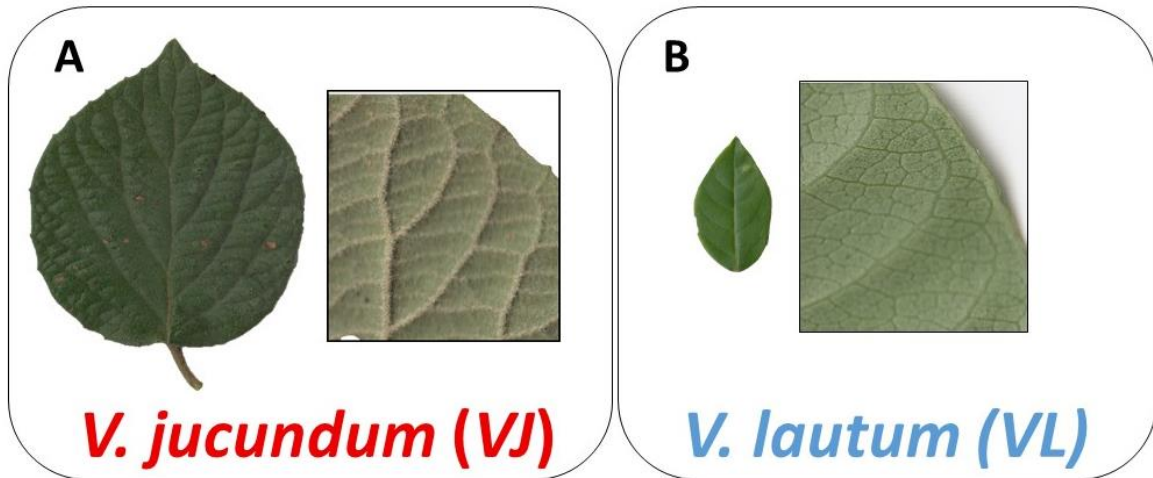
El género de plantas *Viburnum* L. pertenece a la familia Adoxaceae; consiste de aproximadamente 165 especies de arbustos y árboles pequeños que se distribuyen en bosques templados del Hemisferio Norte, montañas de Centro y Sudamérica y bosques subtropicales del Sureste de Asia (Barish *et al.*, 2016). Las especies que se encuentran en América derivaron de clados asiáticos (Clement and Donoghue, 2011), y los clados que se encuentran en América Latina mantienen una relación cercana con el clado de Norte América (Clement *et al.*, 2014). En México, el género se distribuye principalmente en los bosques de niebla de los estados de Oaxaca, Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Veracruz, Jalisco, Michoacán y Puebla (Villarreal-Quintanilla and Estrada-Castillón, 2014).

*Viburnum* presenta una gran variación en morfología y fenología foliares (Schmerler *et al.*, 2012), pero su variación en caracteres florales es limitada. Esto llevó a Donoghue (1982) a proponer una filogenia para el género con base en morfología foliar compartida. Sin embargo, datos moleculares recientes sugieren que especies cercanamente relacionadas suelen diferir en morfología foliar (Fig.1). Con base en datos de RAD-seq se han identificado pares de especies hermanas del género *Viburnum* con morfología foliar contrastante (Eaton *et al.*, 2017). En la propuesta filogenética más reciente (Eaton *et al.*, com. pers.), hay varios pares de especies hermanas en los que una especie presenta hojas pequeñas, glabras, coriáceas y con márgenes lisos, y la otra presenta hojas grandes, pubescentes, delgadas y con márgenes dentados. Este patrón repetido es consistente con una radiación adaptativa replicada de ecomorfos, y constituiría el primer ejemplo en plantas de este fenómeno eco-evolutivo. Este fenómeno es particularmente común en el clado *Oreinotinus* de *Viburnum*, un clado cuya distribución geográfica abarca América Latina y cuya filogenia ha sido difícil de resolver debido a su reciente diversificación con tasas de diversificación aparentemente rápidas con respecto a otras secciones de *Viburnum* (Spriggs *et al.*, 2015).



**Figura 1.** Representación esquemática de propuestas de una filogenia con base en morfología foliar compartida (A) y otra con otros caracteres, que resulta en una filogenia donde especies hermanas presentan una morfología foliar contrastante (B). Donoghue (1982) propuso una filogenia para *Viburnum* con base en morfología foliar, generando un patrón similar al del panel (A). Datos moleculares recientes apoyan una filogenia similar a la mostrada en (B), caracterizada por altos niveles de homoplasia en morfología foliar.

En el clado *Oreinotinus* resaltan cinco pares de especies hermanas con morfologías foliares contrastantes (Fig.1B), de los cuales tres se distribuyen en bosques de niebla de México: un par en la sierra norte de Puebla, otro en la sierra norte de Oaxaca, y otro en Los Altos de Chiapas. El par que se encuentra en Chiapas está conformado por *Viburnum lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ), y es el objeto de estudio de esta tesis. En este par de especies, VL presenta hojas pequeñas, glabras y coriáceas, con márgenes lisos, y su especie hermana, VJ, tiene hojas grandes, delgadas y pubescentes, con márgenes dentados (Fig. 2).



**Figura 2.** Morfología foliar en *V. jucundum* (A) y *V. lautum* (B)

### **Posibles promotores de diversidad foliar en *Viburnum***

Factores abióticos– Se ha observado que en *Viburnum*, el cambio en la morfología de las hojas guarda relación con la transición de zonas tropicales a zonas templadas, lo que sugiere que las condiciones ambientales pueden jugar un papel importante en la generación de la diversidad foliar en este género (Schmerler *et al.*, 2012), y en particular en la evolución de los ecomorfos observados en el clado *Oreinotinus*. Algunas características morfológicas de las plantas pueden conferir ventajas ante ciertas condiciones ambientales, por lo que han sido interpretadas como adaptaciones de las plantas hacia las mismas. Por ejemplo, la presencia de tricomas puede ayudar a repeler agua en la superficie foliar, lo cual es importante debido a que el dióxido de carbono difunde más lentamente a través del agua (Brewer *et al.*, 1991), de modo que cuando las hojas se encuentran mojadas, el intercambio de gases en su superficie foliar se ve afectado. Un tamaño de hoja pequeño puede representar un beneficio en ambientes con alta irradiación solar debido a que disminuye la probabilidad de daño del aparato fotosintético y la pérdida de agua por evapotranspiración (Okajima *et al.*, 2012). En *Viburnum*, las hojas más redondeadas con márgenes dentados están relacionadas a climas templados-fríos, mientras que las que son alargadas y poseen márgenes lisos se encuentran relacionadas a climas tropicales. Schmerler *et al.* (2012) sugieren dos hipótesis para explicar el cambio en la morfología foliar en la transición a climas más tropicales en especies leñosas: la primera plantea que los cambios foliares fueron independientes una vez que las plantas se establecieron en el nuevo clima; la segunda hipótesis postula que clados con tipos de hojas diferentes diversificaron de manera direccional en especialización a climas diferentes.

*Viburnum jucundum* y *V. lautum* también parecen diferir en su capacidad de ocupar hábitats distintos: *VJ* tiende a habitar bosques de elevaciones superiores a los 2500 metros, donde las oscilaciones de temperatura suelen ser amortiguadas por la niebla y es posible que el estrés hídrico sea menor; *VL* suele habitar bosques un poco más bajos, donde la niebla no es un factor constante y las oscilaciones en temperatura y humedad son más drásticas. Sin embargo, hay sitios donde *VJ* y *VL* coexisten, lo que sugiere que la separación por factores ambientales es sólo un aspecto de la biología de estas especies, y que factores más allá de los abióticos pueden ser importantes en moldear su morfología y ecología. La coexistencia de *VL* y *VJ* no sólo es a nivel regional o local, sino a nivel de microhabitat, en una situación que (Rivas, 1964) describe con el concepto de ‘sintopía geográfica’. En este trabajo, sin embargo, seguiré la terminología más comúnmente utilizada de simpatria, para referirme a esta situación.

Factores bióticos– Los herbívoros pueden ser agentes importantes en moldear la morfología foliar. La presencia y la forma de los tricomas, el tipo de compuestos químicos que presenta la planta, el tamaño, textura, grosor y la forma de la hoja, así como su fenología, contribuyen a la defensa o evasión de los herbívoros. Un aspecto importante que se ha planteado como generador de diversidad es la capacidad de las plantas de responder al ataque con estrategias físicas, químicas y de desarrollo, generando dinámicas eco-evolutivas similares a “carreras armamentistas” (Ehrlich and Raven, 1964).

La densidad de tricomas se ha correlacionado positivamente con la resistencia a los herbívoros en poblaciones de *Datura stramonium* L. (Valverde *et al.*, 2001). En 51 especies de plantas de Sydney, Australia se encontró correlación entre el tamaño y el tiempo de expansión de la hoja, siendo las hojas más pequeñas las que se expanden de manera más rápida y por tanto están expuestas por un menor tiempo a altos niveles de herbívora (Moles and Westoby, 2000). Adicionalmente, se ha reportado que *Gustavia superba*, una especie tropical, emplea la expansión foliar rápida como mecanismo de defensa para disminuir el tiempo en que sus hojas son aceptables para la oviposición de *Entheus priassus* (Aide and Londoño, 1989).

La dureza de las hojas tiene incidencia directa en la alimentación de los herbívoros. En dos especies del género *Salix*, la dureza de la hoja actúa como mecanismo de defensa: las hojas duras desgastan la superficie de las mandíbulas de *Plagiodera versicolora* (Laicharting) que se alimenta de ellas, disminuyendo con esto su consumo (Raupp, 1985). También, la dureza de las partes de la hoja puede variar. En dos especies del género *Eucalyptus* se reconoció que las venas de las hojas son en promedio más resistentes que la lámina; al poner a prueba con un insecto masticador (*Extatosoma tiaratum* (Macleay)) se observó que los estadíos más jóvenes son capaces de penetrar los tejidos más duros, lo cual sugiere que hay influencia de esta característica

en el rendimiento de alimentación a lo largo de la vida del herbívoro (Malishev and Sanson, 2015).

Las características químicas de defensa también pueden variar a lo largo del crecimiento de la planta y después del ataque de los herbívoros. En *Penstemon virgatus* A. Gray, las plántulas tienen una alta concentración de glucósidos iridoides en comparación con las plantas adultas y la presencia de estas concentraciones en plantas juveniles no limita la capacidad de la planta de producir más en respuesta al daño (Quintero and Bowers, 2013).

*Viburnum jucundum* tiene hojas con mayor área en comparación con las hojas de VL, característica que puede ser importante en bosques con una disponibilidad de luz menor. En *Datura stramonium*, la limitación de luz aumenta el efecto negativo que el daño foliar ocasiona a la adecuación de la planta (Cisneros-Silva *et al.*, 2017). VJ también presenta tricomas, y varios estudios han demostrado que los tricomas pueden funcionar como mecanismos de defensa efectivos contra herbívoros (Hanley *et al.*, 2007). Scott-Brown *et al.*, (2016) encontraron que en la especie *Rhododendron simsii* Planch los tricomas glandulares y no glandulares disminuyen el área de daño por herbívoros cuando aumentan su densidad. En el caso de VL, esta especie presenta hojas con mayor dureza en comparación con las hojas de VJ. La dureza de las hojas es un factor que tiene una estrecha relación con los niveles de herbivoría, las hojas más duras tienden a tener niveles de herbivoría más bajos (Coley, 1983) debido a que estas hojas son consumidas más lentamente, su paso por el tracto intestinal del herbívoro es más lento y la absorción de nutrientes es baja (Clissold *et al.*, 2009). Ambas especies presentan características foliares que se ha visto tienen importancia y son eficientes en la defensa contra herbívoros, sin embargo, hay otro tipo de características que también son importantes de considerar, como los componentes químicos de la planta. Se ha visto que la defensa química suele ser un factor importante en la interacción de la planta con sus herbívoros (Kursar *et al.*, 2009), por lo que sería adecuado evaluar si VJ y VL difieren en patrones de producción de defensas químicas que puedan permitir la coexistencia de ambas especies.

Un elemento fundamental en poder establecer vínculos para develar posibles factores importantes en la generación de diversidad es conocimiento de la historia natural de las especies. Conocer y documentar los lugares que habitan, las condiciones ambientales, sus especies asociadas (p.ej., polinizadores y dispersores) y también sus enemigos (herbívoros y patógenos).

El conocimiento sobre los herbívoros y artrópodos asociados a *Viburnum lautum* y *Viburnum jucundum* es muy limitado. Se ha reportado que algunas especies de *Viburnum*, incluyendo *V. dentatum*, una especie que habita al Este de América del Norte



y que es pariente cercano de la sección *Oreinotinus*, son atacadas por un coleóptero de la familia Chrysomelidae (Weston *et al.*, 2007; Weston, 2008). La especie *Pyrrhalta viburni* (Paykull) (Coleoptera: Chrysomelidae) es considerada una de las principales plagas de las especies del género *Viburnum*; las larvas se alimentan de la parte inferior de las hojas y anidan en las venas de las hojas jóvenes, pasando por más de un estadio antes de la pupación. Los adultos se alimentan de las hojas de las especies de *Viburnum* creando orificios ellas y las hembras llevan a cabo la oviposición en la misma planta (Weston *et al.*, 2007).

Los cambios en las comunidades de artrópodos, en especial de herbívoros potenciales, pueden inducir o favorecer cambios en la morfología foliar, pero es importante señalar que las diferencias en morfología foliar también pueden incidir en la composición de las comunidades de artrópodos, lo que genera una relación bidireccional en la cual distinguir direccionalidad y causalidad requiere de experimentación a distintas escalas ecológicas y estudio de patrones a distintas escalas evolutivas. En este estudio se busca caracterizar las comunidades de artrópodos, y más en específico de herbívoros, asociadas a *V. lautum* y *V. jucundum* como un primer paso para evaluar en un futuro su potencial como fuerza de selección para el origen y mantenimiento de la divergencia en la morfología foliar de estas especies.

Esto es un primer paso para poder evaluar en un futuro su potencial como posible fuerza de selección para el origen y mantenimiento de la divergencia en la morfología foliar de estas especies. Documentar si existe evidencia que sugiera una relación entre morfología foliar y comunidades de artrópodos, sin establecer causalidad, es un primer paso para que estudios como este, en combinación con estudios experimentales usando la filogenia de *Viburnum* puedan, colectivamente, informar sobre la importancia potencial de los artrópodos en la evolución de ecomorfos. Así, este estudio puede ser la base para estudios más amplios de la influencia de los factores bióticos, y en particular de los herbívoros, en el origen y mantenimiento del fenómeno de radiación adaptativa replicada dentro de este género. Más aún, caracterizar la diversidad de herbívoros y artrópodos asociados a *VL* y *VJ* en condiciones de alopatría y simpatría puede aportar elementos para empezar a separar la importancia relativa del ambiente (factores abióticos) y de las interacciones (factores bióticos) como modeladores de la morfología foliar en estas especies. También, puede dar cuenta del papel que juegan *VJ* y *VL* como estructuradoras de las comunidades en los bosques que habitan.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Caracterizar las comunidades de artrópodos y herbívoros potenciales asociadas a las especies hermanas *Viburnum jucundum* y *Viburnum lautum*, las cuales presentan morfología foliar contrastante.

### Objetivos particulares

1. Comparar la diversidad y composición de las comunidades de artrópodos (y herbívoros potenciales) asociados a las especies *Viburnum lautum* y *V. jucundum*.
2. Evaluar si la diversidad y composición de las comunidades de artrópodos (y herbívoros potenciales) asociados a *Viburnum lautum* y *V. jucundum*, difieren en condiciones de simpatria y de alopatria.
3. Documentar el nivel de daño foliar por enemigos (herbívoros y patógenos) en poblaciones naturales de *Viburnum lautum* y *V. jucundum*.
4. Evaluar la relación entre las comunidades de artrópodos (y herbívoros potenciales) asociadas a *Viburnum lautum* y *V. jucundum* y el nivel de daño foliar por enemigos naturales.

## HIPÓTESIS

1. Si las diferencias morfológicas que presentan las plantas están asociadas con la composición y estructura de las comunidades de artrópodos (y herbívoros), entonces, las comunidades asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* serán distintas debido a que existen diferencias foliares significativas entre ambas especies.
2. Sobre simpatría y alopatría. Si no existen diferencias en las comunidades de artrópodos (y herbívoros) asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum*, entonces, esperamos que, el número de morfos de las comunidades en condiciones de simpatría sean iguales que en condiciones de alopatría.
3. Entre las diferencias en morfología foliar más marcadas entre *V. jucundum* y *V. lautum* se encuentran la presencia de tricomas en *VJ*, y un menor tamaño, textura coriácea y cutícula más gruesa en *VL*. Si las diferencias morfológicas que presentan *V. jucundum* y *V. lautum* están asociadas con la eficiencia de sus mecanismos de defensa, entonces se esperaría que existan diferencias en el daño foliar ocasionado por las comunidades de artrópodos entre ambas especies como producto de sus fenotipos contrastantes. En particular, si los tricomas funcionan como un mecanismo de defensa más efectivo que el menor tamaño, la cutícula y la textura de *VL*, esperamos menor daño por herbívoros en *V. jucundum*; si, por el contrario, la cutícula y textura son mecanismos de defensa más efectivos, esperaríamos menor daño en *V. lautum*.
4. Si el daño está ocasionado principalmente por herbívoros generalistas, esperamos una correlación positiva entre el número de morfoespecies y el porcentaje de daño foliar. Si el daño foliar es principalmente ocasionado por herbívoros especialistas, no necesariamente habrá una correlación positiva significativa entre el número de morfoespecies y el daño, pues éste puede ser el resultado de pocas morfoespecies que son abundantes.

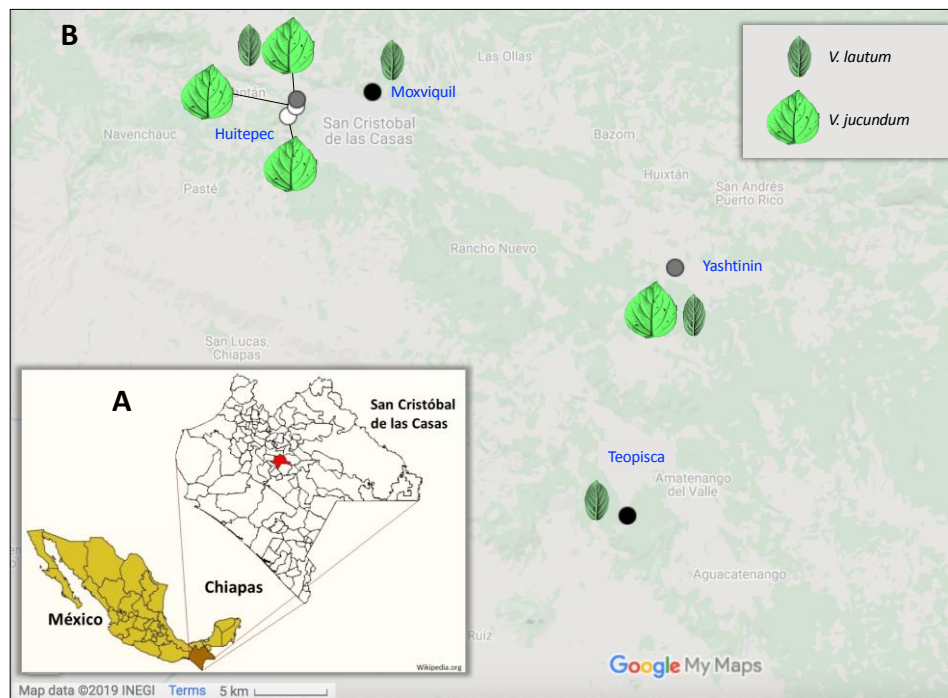
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Llevé a cabo las colectas en sitios cercanos a San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Visité localidades cercanas a los pueblos de Yashtinín (Y: 16° 38' 45" N, 92° 27' 01" W) y Teopisca (T: 16° 30' 33" N, 92° 28' 41" W), y en las Reservas de Huitepec (Huitepec sitio A, HA: 16° 44' 44" N, 92° 41' 16" W; Huitepec sitio B, HB: 16° 45' 04" N, 92° 40' 56" W, y Huitepec sitio C, HC: 16° 45' 19" N, 92° 4' 55" W) y Moxviquil (M: 16° 45' 33" N, 92° 38' 07" W), ambas propiedad de Pronatura-Sur (Fig.3).

Seleccioné tres sitios diferentes de muestreo en la reserva de Huitepec. En los sitios de mayor elevación (HA; ~2600 msnm) y de elevación media (HB; ~2400 msnm) se encontraba sólo la especie *V. jucundum*, mientras que en el de elevación baja (HC; ~2300 msnm) se encontraban ambas especies (*V. jucundum* y *V. lautum*). Seleccioné las localidades tomando en cuenta dos sitios en donde las especies se encontraran en simpatria (HC y Y), y dos sitios donde se encontraran en alopatría (M y T para *VL*, y HA y HB para *VJ*).

De las localidades donde se encontraba sólo *VL*, la vegetación consiste de bosque mixto de pino-encino con elementos de bosque mesófilo de montaña, con clima templado subhúmedo en los alrededores de Teopisca (SEDESOL, 2011). En Moxviquil la elevación va de 2,140 a 2,470 msnm; el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano, y la vegetación se identifica como un bosque secundario de encino (Romero, 2012). En las localidades donde se encontraba sólo *VJ* la vegetación consiste de bosque mesófilo de montaña (HA y HB), la elevación varía entre los 2,230 y 2,750 msnm; y el clima es templado subhúmedo con lluvias durante el verano (Enríquez and Rangel, 2009). En los sitios en donde las especies co-ocurren (Huitepec C y Yashtinin) encontramos bosque de pino-encino.



**Figura 3.** (A) Ubicación del área de estudio. (B) Localidades de muestreo y especies que se encuentran en cada una, *V. jucundum* (🌿) y *V. lautum* (🍃).

### Muestreo de artrópodos

Llevé a cabo colectas en tres meses diferentes, abarcando las temporadas de lluvias y de secas. La elección de las colectas la base en la premisa de que la composición de los artrópodos podía variar en el tiempo dado que las características ambientales cambian a lo largo del año (Poveda *et al.*, 2006) y que la herbivoría está relacionada directamente con la temperatura ambiental en especies leñosas (Galmán *et al.*, 2018). Llevé a cabo las colectas en octubre del 2017 (temporada de lluvias), enero del 2018 (temporada de secas), y junio del 2018 (inicio de la temporada de lluvias).

Seleccioné de ocho a 10 individuos de *Viburnum* en cada población usando una tabla de números aleatorios (Tabla 1). Para que los individuos fueran tomados en cuenta en el muestreo se requería que todas sus ramas fueran accesibles. Tomé datos de coordenadas, elevación, número de tallos, perímetro de la base del tronco mayor y dimensiones de la copa (diagonales mayor y menor) para cada uno de los individuos. Procesé e identifiqué morfoespecies en muestras de tres individuos de cada especie para cada sitio (Tabla 1).

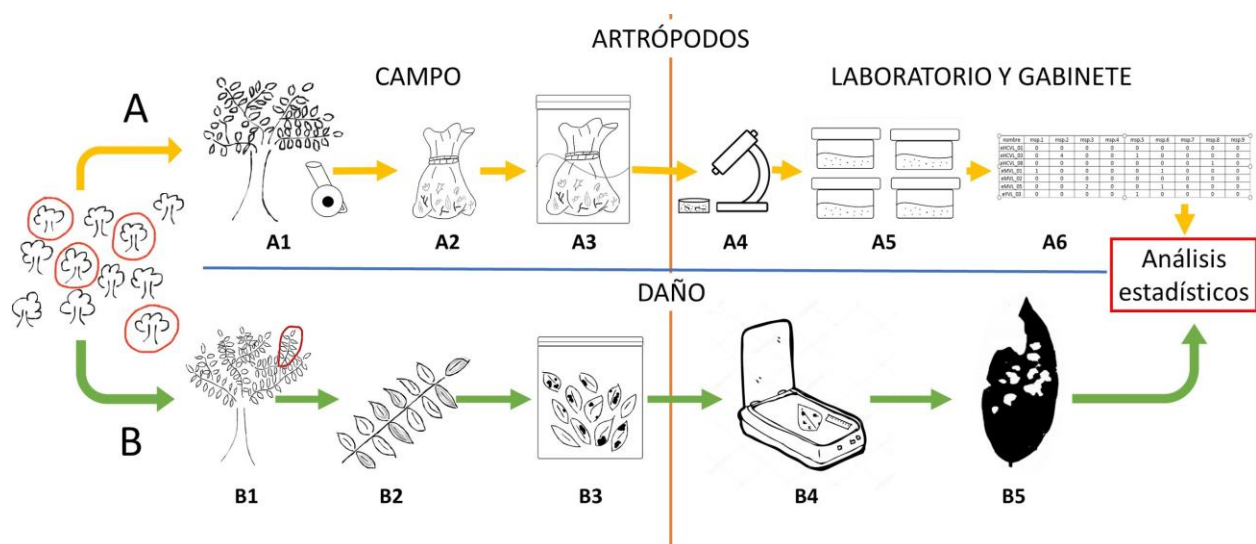
**Tabla 1.** Número de individuos muestreados.

Mes	Localidad	Alopatría o Simpatria	Especie	No. de individuos colectados	No. de individuos analizados
Octubre 2017	Huitepec A	Alo	VJ	10	3
	Huitepec B	Alo	VJ	10	3
	Huitepec C	Simp	VJ, VL	20	6
	Moxviquil	Alo	VL	10	3
	Teopisca	Alo	VL	10	3
	Yashtinin	Simp	VJ, VL	20	6
Enero 2018	Huitepec A	Alo	VJ	8	3
	Huitepec B	Alo	VJ	8	3
	Huitepec C	Simp	VJ, VL	16	6
	Moxviquil	Alo	VL	8	3
	Teopisca	Alo	VL	8	3
	Yashtinin	Simp	VJ, VL	16	6
Junio 2018	Huitepec A	Alo	VJ	8	3
	Huitepec B	Alo	VJ	8	3
	Huitepec C	Simp	VJ, VL	16	6
	Moxviquil	Alo	VL	8	3
	Teopisca	Alo	VL	8	3
	Yashtinin	Simp	VJ, VL	16	6
<b>TOTAL</b>				208	72

Para coleccionar los artrópodos, empleé una sopladora/aspiradora Husqvarna 125BVx (Fig.4: A1). Este método ha sido utilizado con éxito para coleccionar artrópodos en pastizales y para comparar la estructura de la comunidad de artrópodos en plantas nativas y no nativas (Burghardt and Tallamy, 2013). Este método de colecta tiene varias ventajas sobre otros tradicionales, incluidos las trampas pitfall, redes de golpeo y trampas pegajosas. Comparada con otros dispositivos de colecta, la aspiradora presenta una capacidad mayor para muestrear un área grande y en un tiempo corto, así como mayor capacidad para el muestreo de estadíos juveniles y artrópodos pequeños. Además, la captura de los individuos es selectiva, evitando la colecta de otros grupos de animales y no es dependiente de su actividad (Yi *et al.*, 2012). En un estudio de la comunidad de artrópodos en pastizales de tres islas oceánicas de las Azores se observó que los métodos de colecta por succión presentan una mayor proporción de artrópodos herbívoros que de depredadores en comparación con la proporción capturada por las trampas pitfall (Borges and Brown, 2003). Sin embargo, este método también presenta desventajas. Las máquinas pueden llegar a ser costosas y voluminosas para el

transporte a áreas alejadas (Yi *et al.*, 2012). La capacidad de succión de la máquina puede disminuir debido a factores como la temperatura, la humedad y el bloqueo del tubo por succión de hojas (Reed *et al.*, 2010). También, el muestreo por succión puede llegar a ser menos efectivo para especies de artrópodos activas, nocturnas o algunas arañas que construyen redes en el suelo (Borges and Brown, 2003).

Para evitar la pérdida de artrópodos durante la succión, adapté a la boca de la aspiradora un pedazo de malla nylon de 40x40 cm, sujeta por pinzas de papelería y una liga. Aspiré cada planta durante un minuto, pasando la boquilla de la aspiradora por todas sus ramas. Posteriormente retiré la malla y la coloqué en una bolsa resellable tipo 'Ziploc' con alcohol al 70-80%, donde fue almacenada hasta su procesamiento en el laboratorio (Fig.4: A2-A3).



**Figura 4.** Diagrama de flujo para el muestreo y análisis de las comunidades de artrópodos asociados a VJ y VL (A) y para la recolección de las hojas usadas para la estimación del daño (B). La recolección de artrópodos se realizó con los siguientes pasos: selección de individuos, aspirado (A1), recolección de artrópodos de las mallas (A2), fijación y preservación de artrópodos (A3), limpieza y separación de artrópodos (A4), preservación en alcohol 70% (A5), construcción de matriz de abundancia (A6) y análisis estadísticos. Para la recolección de hojas: selección de individuos, selección de rama (B1), corte de hojas (B2), preservación de hojas en bolsas (B3), escaneado de hojas (B4), estimación del daño (B5) y análisis estadísticos. Dibujos hechos en Sketches por Verónica Alavez.

## Procesamiento de las muestras de artrópodos

Una vez en el laboratorio, procesé las muestras separando los artrópodos de ramas y hojas con ayuda del microscopio estereoscópico, pinzas, pinceles y agujas de disección. Retiré los artrópodos y los coloqué uno a uno en frascos con alcohol al 70%, con su respectiva etiqueta. Realicé la limpieza para cinco muestras de las localidades de cada especie (Fig.4: A4-A5).

Para cada muestra, separé los especímenes por morfoespecies. Para ello, observé cada organismo, poniendo mayor atención en características como venación del ala, patrones de coloración en el cuerpo, tipo de antena, forma del cuerpo, patas, etc. para poder distinguir morfoespecies distintas. Adicionalmente, tomé fotografías en diferentes ángulos del individuo y les asigné un número de identificación único. La determinación a nivel de orden y familia se confirmó con la opinión de varios expertos (Anexo 6). Utilicé el número de individuos de cada morfoespecie (abundancia) para construir una matriz en la cual las filas corresponden a las muestras (n=72) y las columnas a las morfoespecies (Fig.4: A6).

## Identificación de herbívoros potenciales

Las morfoespecies las clasifiqué como potencialmente herbívoras o no, con base en la literatura y ayuda de expertos. Los expertos cuya opinión fue consultada son: Dr. Ismael Hinojosa (IBUNAM; Hymenoptera), M. en C. Cristina Mayorga (IBUNAM; Hemiptera y general), Dr. Patrick McIntyre (NatureServe; general), Dr. Francisco Armendáriz (IBUNAM; Coleoptera), M. en C. Javier Victor (ENCB; Coleoptera), Dra. Ivonne Garzón (IBUNAM; Lepidoptera), Adolfo Ibarra (IBUNAM, Lepidoptera), Dr. Ricardo Paredes (IBUNAM; Acari), Dra. Margarita Ojeda (IBUNAM; Acari) y Laboratorio de Aracnología de la Facultad de Ciencias (Araneae). Algunos ejemplos de los criterios empleados para esta clasificación fueron: las morfoespecies de Lepidoptera siempre fueron consideradas como potencialmente herbívoros; las morfoespecies pertenecientes a Hymenoptera no fueron consideradas como herbívoros potenciales, a pesar de que las larvas de algunas de las familias dentro del orden son consideradas herbívoras, debido a que en mis muestras únicamente se encontraban en su estado adulto; las morfoespecies de Coleoptera fueron asignadas según la familia.

Adicionalmente, colecté larvas de Lepidoptera que se encontraban sobre las hojas de ambas especies focales. Durante las semanas subsecuentes a la colecta, las mantuve vivas en frascos con hojarasca local y un algodón, y las alimenté con hojas de VL o VJ, dependiendo de la especie en que fueron encontradas. Los adultos que obtuve fueron identificados a nivel de familia (Anexos 4 y 5).

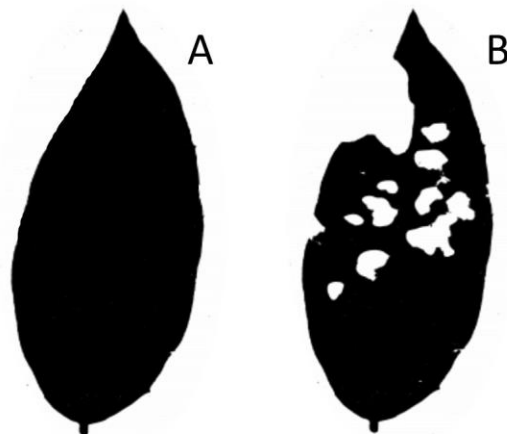


## Estimación de daño

### Estimación del daño por individuo

Para cuantificar el daño en los individuos seleccionados, usé un submuestreo de las hojas de los mismos. Seleccioné una rama del individuo con ayuda de la tabla de números aleatorios, de la cual colecté todas las hojas (o una porción de las mismas) para cuantificar el área que presentaba daño por herbívoros. Si las hojas en la rama seleccionada superaban un número aproximado de 10 hojas, entonces únicamente colecté la mitad de las hojas, cortando aleatoriamente en zigzag. Las hojas fueron colectadas después de la colecta de artrópodos, y guardadas en una bolsa resellable para evitar la pérdida de agua (Fig.4: B1-B3). De regreso en el hotel, escaneé todas las hojas por ambos lados usando un escáner CanonScan LiDE 220 y una escala (Fig.4: B4). Posteriormente, prensé y sequé las hojas.

Hice la estimación de daño con base en las imágenes de las hojas, midiendo el área presente para cada hoja y calculando la diferencia entre dicha área y un estimado el área foliar total (Fig.4: B5; Fig.5). Para ello, un primer paso fue convertir las imágenes a imágenes binarias y duplicadas. En una de las dos imágenes para cada hoja, se delineó el contorno de la misma y se calculó su área total con el programa Image J v.1.51j8 (Schneider *et al.*, 2012). El área de la imagen original representa el área con efecto de herbivoría. La diferencia entre estas dos variables (área total y faltante) fue la base para calcular el porcentaje del daño. Se procesó un total de 2,012 imágenes de hojas con una media de aproximadamente ocho hojas por individuo.



**Figura 5.** Ejemplo del área total (A) y del área presente y faltante (B) tomadas en cuenta para calcular el porcentaje de daño por herbívoros. El área faltante es aquélla que fue consumida por herbívoros.

## Análisis estadísticos

Realicé los análisis que describo a continuación con dos matrices de datos: una que incluye la totalidad de las morfoespecies ('artrópodos', 72 x 411), y otra que sólo incluye de las morfoespecies consideradas herbívoros potenciales ('herbívoros'; 72 x 100). Realicé todos los análisis en el lenguaje de programación y estadística R v.3.4.3 (R Core Team, 2017).

Calculé la riqueza por muestra, entendida como el número de especies en una muestra, utilizando la función 'specnumber' del paquete vegan v. 2.4-6 (Oksanen *et al.*, 2018). Para conocer la diversidad en las comunidades, calculé el índice de Shannon por muestra, este índice se basa en la teoría de la información y su fórmula es la siguiente:

$$H = -\sum_{i=1}^k p_i \log(p_i)$$

Realicé los cálculos para tres muestras por localidad por especie, en cada uno de los meses (Tabla 1), con base en una matriz de presencia y abundancia conformada únicamente por las morfoespecies presentes en cada mes. El índice de Shannon fue calculado utilizando la función 'diversity' del paquete vegan v. 2.4-6 (Oksanen *et al.*, 2018). Para visualizar los valores obtenidos, utilicé diagramas de caja. Para determinar el efecto de la especie y el tipo de sitio en la riqueza y el índice de Shannon, realicé análisis de varianza (ANOVA).

Para visualizar las comunidades de artrópodos (o herbívoros) conservando la multidimensionalidad de los datos lo más posible, realicé un análisis de coordenadas principales (PCoA) con base en especie y también por sitios en alopatría/simpatria. Utilicé la función 'cmdscale' (paquete vegan v. 2.4-6; Oksanen *et al.*, 2018), con base en una matriz de disimilitud calculada con el metodo de Bray-Curtis usando la función 'distance' (paquete ecodist v. 2.0.1; Goslee and Urban, 2007). Posteriormente, grafiqué los puntos obtenidos del PCoA en dos dimensiones con el paquete ggplot2 v. 2.2.1 (Wickham, 2009), visualizando los datos por especie y por sitios en alopatría/simpatria usando elipses de confianza.

Para evaluar si existen diferencias entre las comunidades de artrópodos dependiendo de la especie vegetal, y de los sitios en alopatría o en simpatria, utilicé un análisis de varianza multivariado por permutaciones para matrices de distancia (PERMANOVA) (Anderson, 2001) usando la función 'adonis' (la matriz empleada fue la calculada anteriormente con índice Bray-Curtis) del paquete vegan v. 2.4-6 (Oksanen *et al.*, 2018). Para evaluar si existían diferencias en las comunidades de artrópodos

dependiendo del mes, realicé otro análisis de PERMANOVA, esta vez con base en una matriz que incluía los datos de los tres meses.

Adicionalmente, evalué el efecto de la especie y el tipo de sitio (alopatría/simpatría) en la riqueza y diversidad de las comunidades de los artrópodos asociadas a VL y VJ mediante modelos lineales generalizados mixtos, usando el paquete nlme v. 3.1-131 (Pinheiro *et al.*, 2017) con la función 'lme'. Los modelos que evalué fueron los siguientes:  $riqueza \sim Especie + simpatría, random=\sim I | mes$ , y  $diversidad \sim Especie + simpatría, random=\sim I | mes$ .

Resumí los datos de daño con la función 'ddply' del paquete plyr v. 1.8.4 (Wickham, 2011), calculando el promedio del porcentaje de daño de las hojas de cada individuo (media=8, mín=2, máx=28). Un histograma de los datos reveló un sesgo hacia la derecha, lo cual podría ser esperado en datos de porcentaje o proporción. Realicé entonces una evaluación formal de los supuestos normalidad y homocedasticidad en los datos de daño con las pruebas de Shapiro y Levene (funciones `shapiro.test` y `levene.test`, respectivamente). Estas pruebas revelaron que los datos no son normales ( $p < 0.05$ ) pero sí tienen varianzas iguales ( $p > 0.05$ ), por lo que procedí a analizarlos con pruebas no paramétricas que no asumen normalidad. Evalué el promedio del daño de los individuos en función de la especie y el tipo de sitio (alopatría/simpatría) dentro de cada mes, así como el efecto del mes en el porcentaje de daño foliar en los tres meses en conjunto, usando la prueba de Kruskal–Wallis. Para ello utilicé la función 'kruskal.test' del paquete de R `car` v. 3.0-2 (Fox and Sandford, 2011) y los visualicé con diagramas de caja.

Para evaluar el efecto de la especie y el tipo de sitio (alopatría/simpatría) en el porcentaje de daño, también realicé un análisis lineal de efectos mixtos, tomando el mes como efecto aleatorio pues no era un objetivo principal documentar la variación del daño en función del tiempo. Implementé el siguiente modelo en el paquete nlme v. 3.1-131 (Pinheiro, *et al.* 2017):  $daño\ promedio \sim Especie + simpatría, random=\sim I | mes$ .

Para evaluar la correlación entre las comunidades de artrópodos y el porcentaje de daño usé los datos del porcentaje de daño y realicé regresiones lineales del porcentaje del daño foliar contra el valor del índice de Shannon y contra la riqueza de especies usando la función 'lm' de R. Realicé regresiones para VL y VJ, con los datos de los artrópodos y de los herbívoros potenciales por separado.

## RESULTADOS

Se reportan los resultados en dos apartados por sección, el primero contempla todas las morfoespecies de artrópodos y el segundo sólo aquellos clasificados como herbívoros potenciales. Las matrices de abundancias utilizadas para los análisis fueron de 72 muestras x 411 morfoespecies de artrópodos, y 72 x 100 herbívoros potenciales.

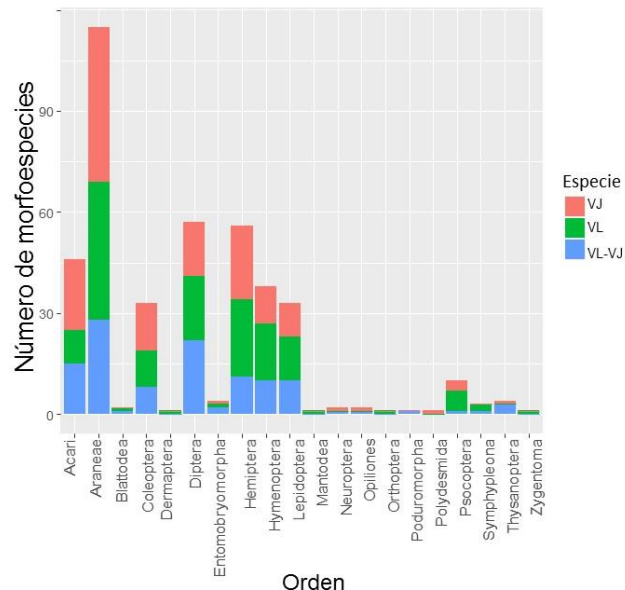
### Comparación de comunidades por especie de planta hospedante

Resultado principal: Las comunidades de artrópodos y de herbívoros de *Viburnum lautum* y *V. jucundum* no difieren en riqueza (número de especies) ni en diversidad (índice de Shannon), pero sí en composición.

#### Artrópodos

En total, obtuve 411 morfoespecies de artrópodos, que corresponden a 20 órdenes (Fig. 6; Tabla 2), siendo el orden Araneae el que cuenta con mayor número de morfoespecies ( $n=119$ ). Las comunidades de *V. jucundum* y *V. lautum* presentan igual número de morfoespecies únicas ( $n=148$ ) y comparten 115 (Tabla 2). Al analizar las comunidades de artrópodos asociadas a VL y VJ, encontré diferencia significativa en cuanto a su riqueza ( $F= 0.16$ ,  $p= 0.68$ ) o diversidad (con base en el índice de Shannon;  $F= 0.35$ ,  $p=0.55$ ), ya sea por mes (Fig. 7: C-D) o analizando los tres meses juntos (Fig. 7: A-B) (Tabla 3).

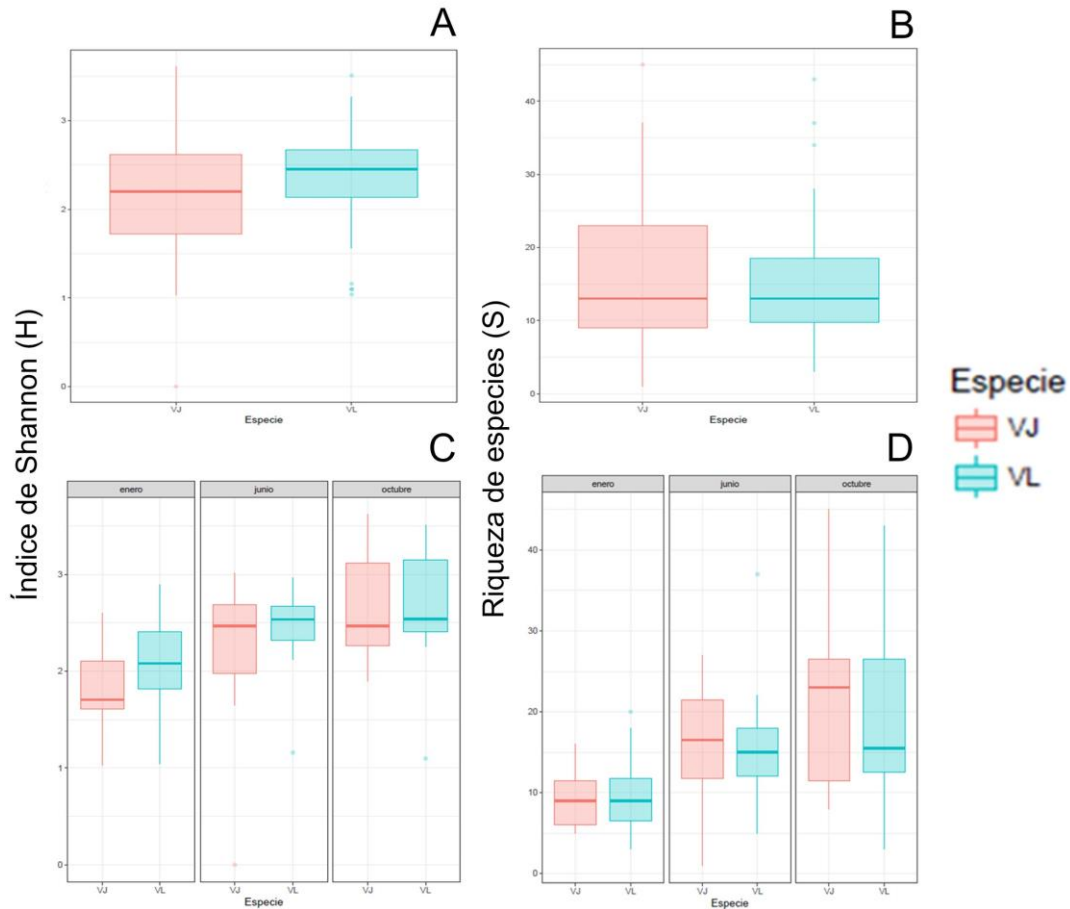
**Figura 6.** Abundancia de las morfoespecies para cada orden de artrópodos colectados



para las especies *V. lautum* y *V. jucundum*, de cada orden se muestra el número de morfoespecies únicas para *V. lautum* (■) y *V. jucundum* (■) y aquellas morfoespecies que son compartidas (■).

**Tabla 2.** Número de morfoespecies por orden; morfoespecies únicas para *V. jucundum* y *V. lautum* y las morfoespecies compartidas por ambas.

<b>Orden</b>	<b><i>V. jucundum</i></b>	<b>Compartidos</b>	<b><i>V. lautum</i></b>	<b>Totales</b>
Acari	21	15	10	46
Araneae	46	28	41	115
Blattodea	0	1	1	2
Coleoptera	14	8	11	33
Dermaptera	0	0	1	1
Diptera	16	22	19	57
Entomobryomorpha	1	2	1	4
Hemiptera	22	11	23	56
Hymenoptera	11	10	17	38
Lepidoptera	10	10	13	33
Mantodea	0	0	1	1
Neuroptera	1	1	0	2
Opiliones	1	1	0	2
Orthoptera	0	0	1	1
Poduromorpha	0	1	0	1
Polydesmida	1	0	0	1
Psocoptera	3	1	6	10
Symphyleona	0	1	2	3
Thysanoptera	1	3	0	4
Zygentoma	0	0	1	1
<b>Total</b>	<b>148</b>	<b>115</b>	<b>148</b>	<b>411</b>



**Figura 7.** Diagramas de caja del índice de Shannon (A y C) y de la riqueza de especies (B y D) por especie (*V. jucundum*, *V. lautum*), tomando en cuenta los datos de los tres momentos del año juntos y por separado de las comunidades de artrópodos.

**Tabla 3.** Resultado de los ANOVAs de la riqueza y la diversidad de las comunidades de artrópodos entre las especies *V. lautum* y *V. jucundum*. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

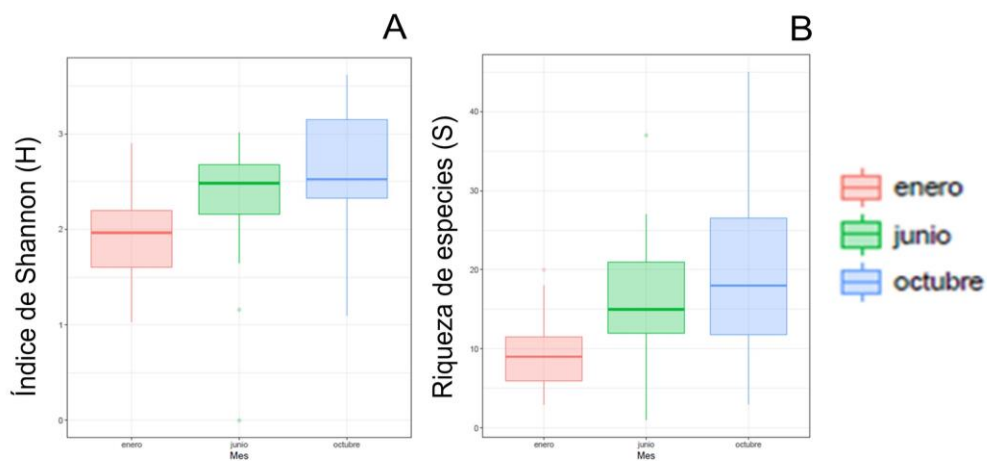
		GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Índice de Shannon	Especie	1	0.152	0.15202	0.3518	0.555
	Residuales	70	0.246	30.246		
Riqueza de especies	Especie	1	14.6	14.565	0.1638	0.6869
	Residuales	70	6223.2	88.903		

Las comunidades de artrópodos varían con el tiempo: octubre es el mes con el mayor número de morfoespecies (n=224) y enero el mes con el menor (n=134), mientras que junio presenta un número de morfoespecies intermedio entre estos últimos (n=214) (Tabla 4). Hay una diferencia significativa entre los meses al ser analizados con ANOVA tanto para riqueza de especies ( $F= 10.581$ ,  $p= 9.814e-05$ ) como para el índice de Shannon ( $F= 9.2257$ ,  $p= 0.0002814$ ), (Fig. 8; Tabla 5)

Al visualizar las comunidades en un marco multivariado con un gráfico de dispersión usando los dos primeros ejes del PCoA, las comunidades se observan separadas; sin embargo junio y octubre parecen ser más similares (Fig. 9). En el PCoA de las comunidades de artrópodos de los tres meses el modelo implementado explica el 13.2% de la variación total (PCo1: 8.41%, PCo2: 4.89%). Para explicar el 50% y 75% de la varianza se requieren modelos de  $k=14$  y  $19$ , respectivamente. El análisis de PERMANOVA detecta diferencia significativa entre las comunidades de cada mes ( $F=2.1354$ ,  $p=0.001$ ) (Tabla. 6)

**Tabla 4.** Número de morfoespecies de artrópodos asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* en tres momentos del año.

	<i>V. jucundum</i>	<i>V. lautum</i>	Totales
Octubre 2017	148	130	224
Enero 2018	77	76	134
Junio 2018	124	126	214



**Figura 8.** Diagramas de caja de los descriptores de la diversidad en la comunidades de artrópodos analizadas en tres meses. índice de Shannon (A), riqueza de especies (B).





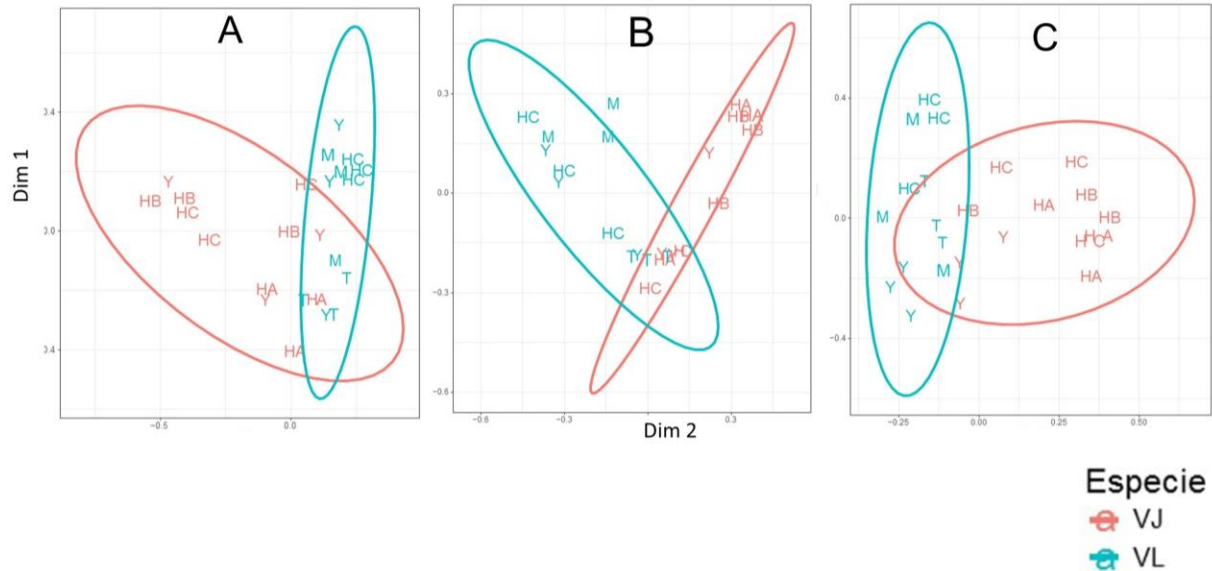
**Tabla 6.** PERMANOVA comparando el efecto del mes en la comunidad de artrópodos. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

	GL	SC	Cuadrado medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Mes	2	1.872	0.93589	2.1354	0.05829	0.001 ***
Residuales	69	30.241	0.43827		0.94171	
Total	71	32.112			1.00000	

Las comunidades de artrópodos asociadas a *VJ* y *VL* analizadas bajo un enfoque multivariado, muestran diferencias. En el PCoA del mes de enero el modelo implementado explica el 23.4% de la variación total (PCo1: 13.25%, PCo2: 10.16%). Para explicar el 50% y 75% de la varianza se requieren modelos de  $k=6$  y 11, respectivamente. En el PCoA del mes de junio el modelo explica el 21.47% de la variación total (PCo1: 13.07%, PCo2: 8.40%) y en el mes de octubre el 21.92% (PCo1: 13.14%, PCo2: 8.78%), para explicar el 50% y el 75% de la varianza se necesita de modelos de  $K=7$  y 14 para junio y  $K=6$  y 13 para octubre, respectivamente.

En el gráfico de dispersión de los dos primeros componentes de cada mes, a pesar de la dispersión que manifiestan las comunidades, estas se observan claramente separadas, de acuerdo a la especie en la que fueron colectadas. (Fig. 10).

Contrario a los análisis de ANOVA de índices de riqueza y diversidad, los análisis de PERMANOVA sí detectan una diferencia significativa en la composición de las comunidades de artrópodos entre *VL* y *VJ* en todos los meses (Tabla 7). Esto puede deberse a que en un marco multivariado se conserva más información que al comparar índices univariados.



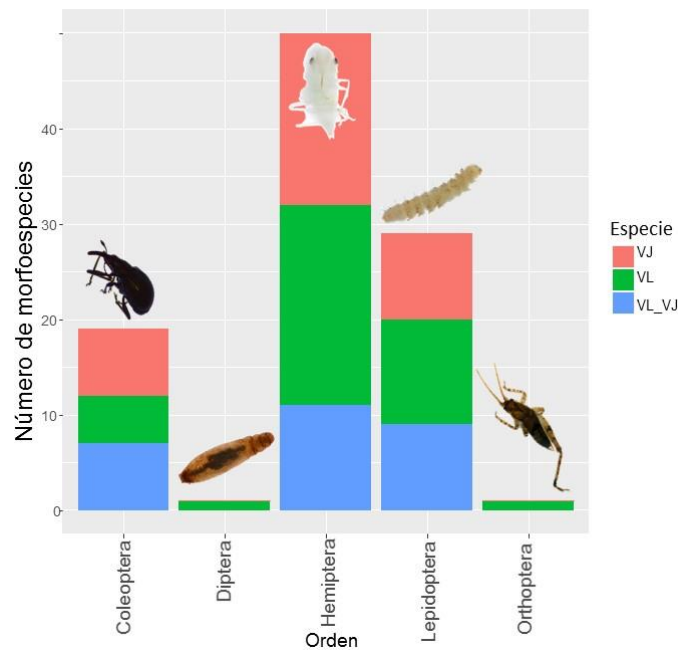
**Figura 10.** Diagramas de dispersión de las dos primeras coordenadas principales obtenidas en el PCoA de las comunidades de artrópodos de *V. jucundum* (VJ, rojo) y *V. lautum* (VJ, azul) en los meses: enero (A), junio (B) y octubre (C) para tres individuos en cada localidad, Huitepec alto (HA), medio (HB) y bajo (HC), Yashtinín (Y), Teopisca (T) y Moxviquil (M).

**Tabla 7.** PERMANOVA comparando el efecto de las especies en la comunidad de artrópodos por mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Enero	Especie	1	1.0021	1.00214	2.3497	0.0965	0.001 ***
	Residuales	22	9.3828	0.42649		0.9035	
	Total	23	10.3850	1.0000			
Junio	Especie	1	1.0581	1.05807	2.5455	0.1037	0.001 ***
	Residuales	22	9.1447	0.41567		0.8963	
	Total	23	10.2028	1.0000			
Octubre	Especie	1	1.0463	1.04628	2.6745	0.10839	0.001 ***
	Residuales	22	8.6065	0.39121		0.89161	
	Total	23	9.6528	1.00000			

## Herbívoros

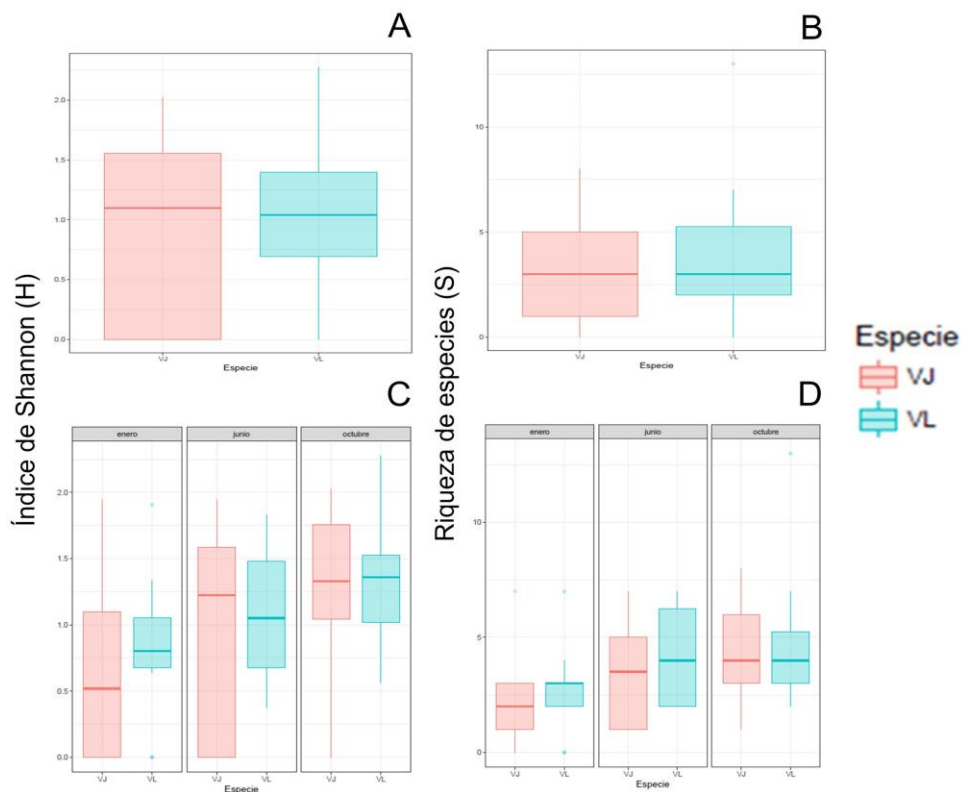
En total, documenté 100 morfoespecies consideradas potenciales herbívoros con base en opinión de expertos, las cuales pertenecen a cinco órdenes diferentes, la mayoría concentradas en el orden Hemiptera (50) (Tabla 8; Fig. 11). *V. lautum* presenta mayor número de morfoespecies (39) consideradas herbívoros potenciales, sin embargo la diferencia no es grande pues *VJ* tiene 34 morfoespecies y comparten 27 (Tabla 8). Al igual que en las comunidades de artrópodos en general, no hay diferencia significativa en las comunidades de herbívoros potenciales asociadas a *VL* y *VJ* en cuanto a su riqueza ( $F= 0.9133$ ,  $p=0.3425$ ) o diversidad (con base en el índice de Shannon;  $F= 0.8403$ ,  $p=0.3624$ ), ni analizando los tres meses juntos (Fig. 12: A,B) ni cada uno de los meses por separado (Fig. 12: C,D) (Tabla 9).



**Figura 11.** Total de morfoespecies consideradas herbívoros potenciales en cada orden. En el orden se muestra el número de morfoespecies únicas para *V. lautum* (■) y *V. jucundum* (■) y las compartidas (■). Adicionalmente, dentro de cada orden se encuentra la imagen de la morfoespecie más abundante.

**Tabla 8.** Órdenes y número de morfoespecies consideradas herbívoros potenciales en *V. jucundum* y *V. lautum* (únicas y compartidas).

Orden	<i>V. jucundum</i>	Compartidos	<i>V. lautum</i>	Totales
Coleoptera	7	7	5	19
Diptera	0	0	1	1
Hemiptera	18	11	21	50
Lepidoptera	9	9	11	29
Orthoptera	0	0	1	1
<b>Total</b>	<b>34</b>	<b>27</b>	<b>39</b>	<b>100</b>



**Figura 12.** Diagramas de caja del índice de Shannon (A y C) y de la riqueza de especies (B y D) de las comunidades de artrópodos colectadas en *V. jucundum* y *V. lautum*, tomando en cuenta los datos de los tres momentos del año.

**Tabla 9.** Resultado de los ANOVAs, comparando el efecto de la especie en la riqueza y la diversidad de las comunidades de herbívoros potenciales. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

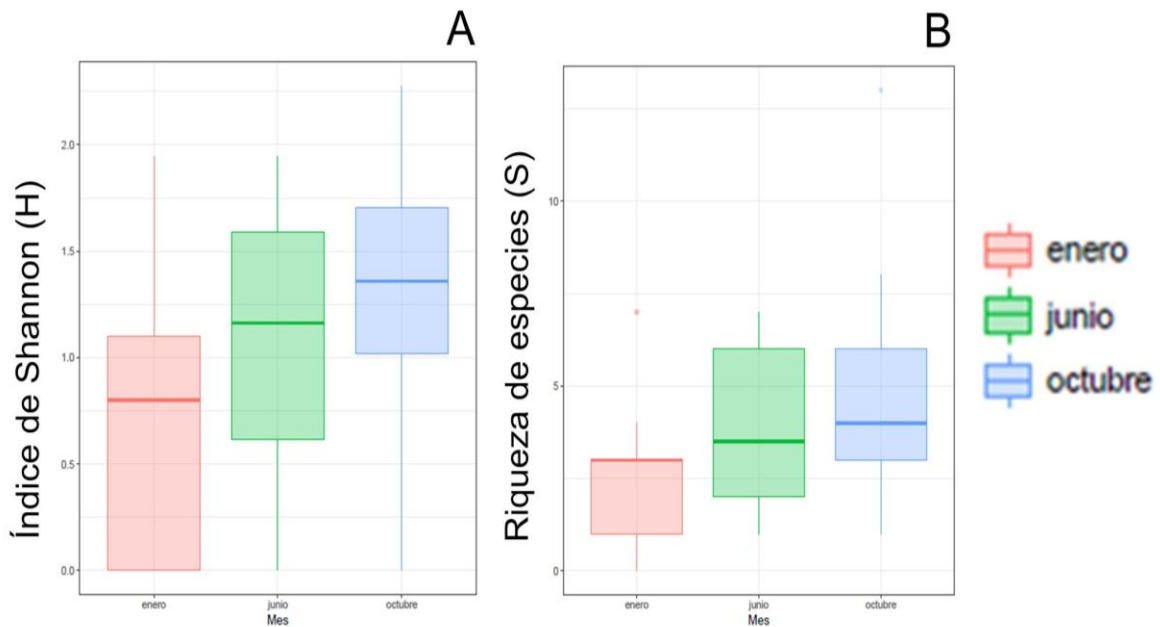
		<b>GL</b>	<b>SC</b>	<b>Cuadrado medio</b>	<b>F</b>	<b>Pr(&gt;F)</b>
Índice de Shannon	Especie Residuales	1 70	0.3303 27.5140	0.33031 0.39306	0.8403	0.3624
Riqueza de especies	Especie Residuales	1 70	5.01 384.31	5.0139 5.4901	0.9133	0.3425

Las comunidades de herbívoros potenciales varían con el tiempo: junio fue el mes con más morfoespecies consideradas herbívoros potenciales (52), seguido por octubre con 49 morfoespecies y el de menor número de morfoespecies fue enero (33) (Tabla 10). Los ANOVAs de riqueza de especies ( $F=5.4896$ ,  $p= 0.006132$ ) y el valor del índice de Shannon ( $F=5.4996$ ,  $p= 0.006079$ ) de las comunidades de herbívoros detectan diferencia significativamente entre los meses (Fig. 13; Tabla 11).

La comunidad de herbívoros al ser analizada bajo análisis multidimensional (PERMANOVA) detecta diferencia significativa entre las comunidades de cada mes ( $F=2.7918$ ,  $p=0.001$ ) (Tabla. 12). En el PCoA de las comunidades de herbívoros potenciales de los tres meses el modelo implementado explica el 18.23% de la variación total (PCo1: 12.03%, PCo2: 8.35%). Para explicar el 50% y 75% de la varianza se requieren modelos de  $k=9$  y 20, respectivamente. En el gráfico de dispersión de los dos primeros componentes, las comunidades se observan poco separadas (Fig. 14).

**Tabla 10.** Número de morfoespecies consideradas herbívoros potenciales asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* en tres momentos del año.

	<i>V. jucundum</i>	<i>V. lautum</i>	Totales
Octubre 2017	28	32	49
Enero 2018	19	21	33
Junio 2018	33	29	52



**Figura 13.** Diagramas de caja del índice de Shannon (A) y de la riqueza de especies (B), de las comunidades de herbívoros potenciales por mes.



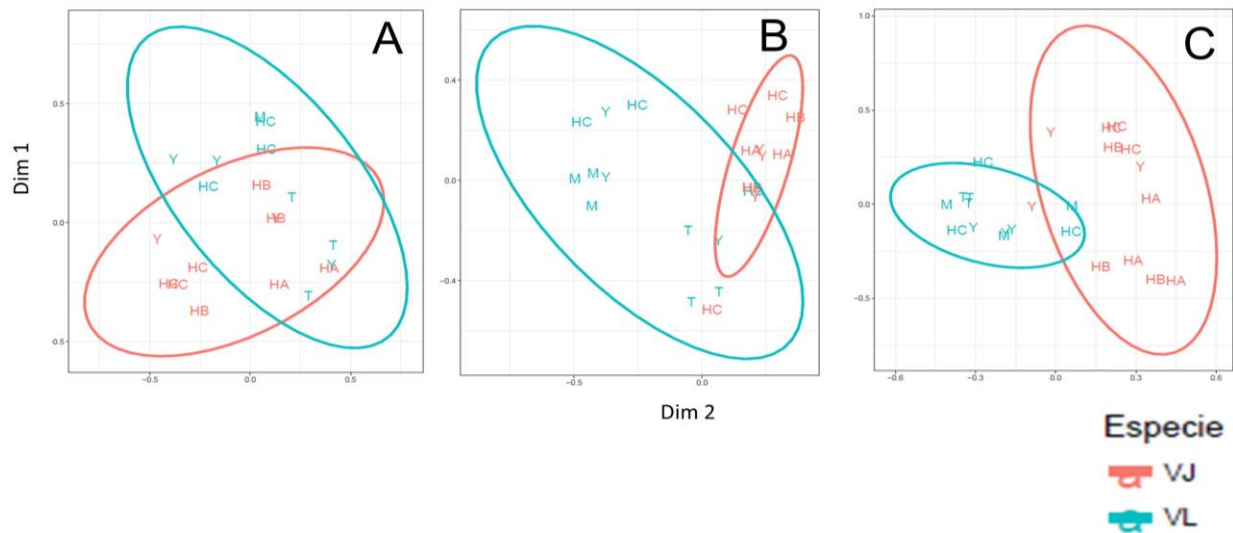
**Tabla 12.** PERMANOVA comparando el efecto del mes en la comunidad de herbívoros potenciales. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

	GL	SC	Cuadrado medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Mes	2	2.3671	1.18355	2.7918	0.078	0.001 ***
Residuales	66	27.9801	0.42394		0.922	
Total	68	30.3472			1.000	

En el PCoA del mes de enero el modelo implementado explica el 30.16% de la variación total (PCo1: 17.54%, PCo2: 13.70%). Para explicar el 50% y 75% de la varianza se requieren modelos de  $k=5$  y  $8$ , respectivamente. En el PCoA del mes de junio el modelo explica el 31.38% de la variación total (PCo1: 18.73%, PCo2: 13.43%) y en el mes de octubre el 34.17% (PCo1: 20.15%, PCo2: 15.41%), para explicar el 50% y el 75% de la varianza se necesita de modelos de  $K=5$  y  $9$  para junio y  $K= 4$  y  $8$  para octubre, respectivamente.

En el gráfico de dispersión de los dos primeros componentes de cada mes, si bien las comunidades de herbívoros potenciales se traslapan, también son distintas, sobre todo en los meses de junio y octubre de acuerdo a VL y VJ. (Fig. 15). Y el análisis de PERMANOVA coincide en detectar una diferencia significativa en la composición de las comunidades de herbívoros entre VL y VJ en todos los meses, pero de manera más marcada en junio y octubre (Tabla 13).





**Figura 15.** Diagramas de dispersión de las dos primeras coordenadas principales obtenidas en el PCoA de las comunidades de herbívoros potenciales asociadas a *V. jucundum* (VJ, rojo) y *V. lautum* (VL, azul) en los meses: enero (A), junio (B) y octubre (C), para tres individuos en cada localidad, Huitepec alto (HA), medio (HB) y bajo (HC), Yashtinín (Y), Teopisca (T) y Moxviquil (M) fueron tomados en cuenta.

**Tabla 13.** PERMANOVA comparando el efecto de la especie en las comunidades de herbívoros potenciales en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Enero	Especie	1	0.7725	0.77249	1.803	0.08667	0.016 *
	Residuales	19	8.1407	0.42846		0.91333	
	Total	20	8.9132			1.0000	
Junio	Especie	1	1.2929	1.29292	3.2598	0.12905	0.001 ***
	Residuales	22	8.7258	0.39663		0.87095	
	Total	23	10.0187			1.00000	
Octubre	Especie	1	1.4639	1.46393	4.2465	0.16179	0.001 ***
	Residuales	22	7.5842	0.34474		0.83821	
	Total	23	9.0482			1.00000	

## Comparación de comunidades por condición de alopatría o simpatría

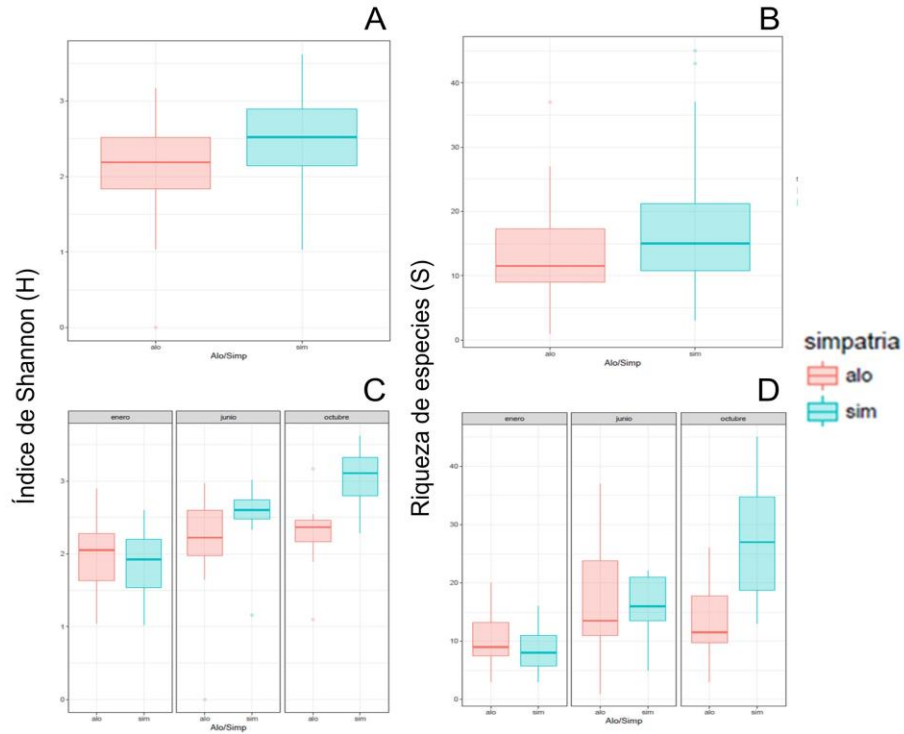
Resultado principal: Las comunidades de artrópodos (y herbívoros) asociadas a *V. lautum* y *V. jucundum* en sitios donde las especies coexisten son distintas a las de los sitios donde las especies se encuentran en alopatría.

### Artrópodos

En general, las comunidades de artrópodos de los sitios en donde *VJ* y *VL* se encuentran en simpatría tienen un mayor número de morfoespecies (296; *VJ*=129; *VL*=105), en comparación con aquellas donde se encuentra sólo una especie (239; *VJ*=82; *VL*=111) (Tabla 14). El ANOVA muestra una tendencia (no significativa) a diferencias en la riqueza de especies ( $F=3.0066$ ,  $p=0.08733$ ) entre los sitios en simpatría y en alopatría cuando se analizan los tres meses juntos; la diversidad sí muestra diferencias significativas al nivel de  $p<0.05$  ( $F=4.7226$ ,  $p=0.03315$ ) (Fig.16: A-B) (Tabla 15). Sin embargo, al analizar cada uno de los meses por separado, sólo hay diferencia significativa en cuanto a la riqueza ( $F=12.918$ ,  $p=0.01614$ ) y la diversidad ( $F=16.465$ ,  $p=0.0005239$ ) en el mes de octubre (Fig. 15: C-D) (Tablas 16 y 17) (Anexos 1 y 2).

**Tabla 14.** Número de morfoespecies de artrópodos asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* en los sitios donde se encuentran solas y en donde coexisten.

	<i>V. jucundum</i>	<i>Compartidos</i>	<i>V. lautum</i>	<b>Totales</b>
Alopatría	82	46	111	239
simpatría	129	62	105	296



**Figura 16.** Diagramas de caja del índice de Shannon (A y C) y la riqueza de especies (B y D) por alopatría/simpatría, tomado los datos de los meses juntos (A y B) y por separado (C y D).

**Tabla 15.** Resultado de los ANOVAs, comparando el efecto del tipo de sitio (simpatría y alopatría) en el índice de Shannon y la riqueza de especies de las comunidades de artrópodos. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

		GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Índice de Shannon	Simp/Alo Residuales	1 70	1.9212 28.4740	1.92124 0.40681	4.7226	0.03315*
Riqueza de especies	Simp/Alo Residuales	1 70	256.9 5980.9	256.889 85.441	3.0066	0.08733

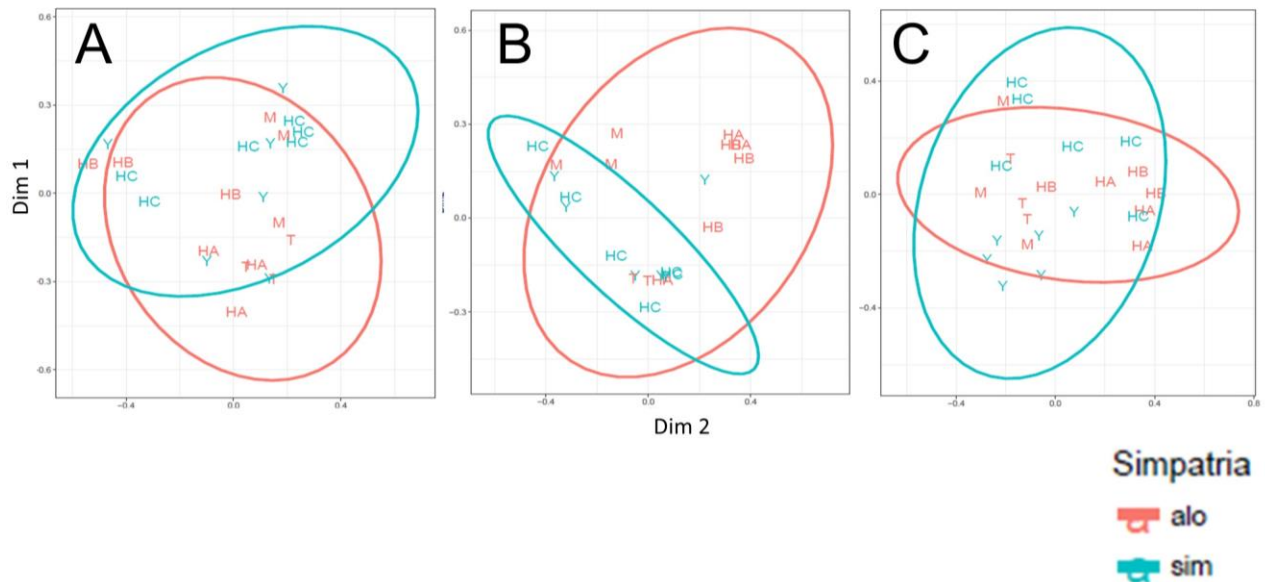
**Tabla 16.** Resultado de las ANOVAs comparando el efecto del tipo de sitio (simpatría o alopatría) en la riqueza de especies de las comunidades de artrópodos en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

Mes		GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Enero	Simpatría Residuales	1 22	13.5 464.5	13.500 21.114	0.6394	0.4325
Junio	Simpatría Residuales	1 22	2.67 1337.17	2.667 60.780	0.0439	0.836
Octubre	Simpatría Residuales	1 22	1093.5 1862.3	1093.50 84.65	12.918	0.001614**

**Tabla 17.** Resultado de las ANOVAs comparando el efecto del tipo de sitio (simpatría o alopatría) en el índice de Shannon de las comunidades de artrópodos en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

Mes		GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Enero	Simpatría Residuales	1 22	0.1751 5.6641	0.17510 0.25746	0.6801	0.4184
Junio	Simpatría Residuales	1 22	0.9048 9.0886	0.90480 0.41312	2.1902	0.1531
Octubre	Simpatría Residuales	1 22	3.4895 4.6624	3.4895 0.2119	16.465	0.0005239 ***

Los análisis de composición de comunidades de artrópodos en un marco multivariado (PERMANOVA) con los tres meses juntos detectan una diferencia significativa ( $F= 1.7955$ ,  $p=0.002$ ) entre los dos tipos de sitios (alopatría y simpatría) (Tabla 18). Al realizar estos análisis por mes, existe una diferencia significativa en la composición de las comunidades en los meses de junio ( $F= 1.6359$ ,  $p=0.012$ ) y octubre ( $F= 1.5025$ ,  $p=0.022$ ), pero no en enero (Tabla 19), y esto corresponde a las visualizaciones de los diagramas de dispersión en donde se observa el agrupamiento en dos grupos que corresponden a los sitios en simpatría y alopatría (Fig. 17). En el PCoA del mes de enero el modelo implementado explica el 23.4% de la variación total (PCo1: 13.25%, PCo2: 10.16%), en el mes de junio 21.47% de la variación total (PCo1: 13.07%, PCo2: 8.40%) y en el mes de octubre el 21.92% (PCo1: 13.14%, PCo2: 8.78).



**Figura 17.** Diagramas de dispersión de las dos primeras coordenadas principales obtenidas en el PCoA de las comunidades de artrópodos en el mes de enero (A), junio (B) y octubre (C), agrupado por alopatría (alo) y simpatría (sim). Las localidades Huitepec alto (HA) y medio (HB), Teopisca (T) y Moxviquil (M) se encuentran en alopatría (rojo) y las localidades Yashtinín (Y) y Huitepec bajo (HC) se encuentran en simpatría (azul).

**Tabla 18.** PERMANOVA comparando el efecto de los sitios en alopatría y simpatria, tomando en cuenta los tres meses juntos de las comunidades de artrópodos. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

	GL	SC	Cuadrado medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
simp/alo	1	0.803	0.80310	1.7955	0.02501	0.002 **
Residuales	70	31.309	0.44727		0.97499	
Total	71	32.112			1.00000	

**Tabla 19.** PERMANOVA comparando el efecto de los sitios en simpatria y alopatría en la composición de las comunidades de artrópodos en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado Medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Enero	Simpatria	1	0.5247	0.52470	1.1707	0.05053	0.2
	Residuales	22	9.8603	0.44819		0.94947	
	Total	23	10.3850				
Junio	Simpatria	1	0.7061	0.70614	1.6359	0.06921	0.012 *
	Residuales	22	9.4966	0.43166		0.93079	
	Total	23	10.2028			1.00000	
Octubre	Simpatria	1	0.6171	0.61709	1.5025	0.06393	0.022 *
	Residuales	22	9.0357	0.41071		0.93607	
	Total	23	9.6528			1.00000	

En el análisis lineal de efectos mixtos de la riqueza y la diversidad de las comunidades de artrópodos recupera las diferencias significativas encontradas por medio de los análisis de ANOVA y PERMANOVA con los datos de las tres salidas juntas, se observa que la condición de alopatría y simpatría mantiene un efecto más marcado en comparación con el efecto de especie (Tablas 20 y 21).

**Tabla 20.** Análisis lineal de efectos mixtos del efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en la diversidad de las comunidades de artrópodos teniendo como efecto aleatorio el mes en que realizamos la colecta. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

	Valor	Error Estándar	GL	t	p
(Ordenada al origen)	2.0643337	0.2313867	67	8.921575	0.0000
Especie	0.1405107	0.1341636	67	1.047309	0.2987
Simp/alo	0.3267037	0.1341636	67	2.435115	0.0176*

**Tabla 21.** Análisis lineal de efectos mixtos del efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en la riqueza de las comunidades de artrópodos teniendo como efecto aleatorio el mes en que realizamos la colecta. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

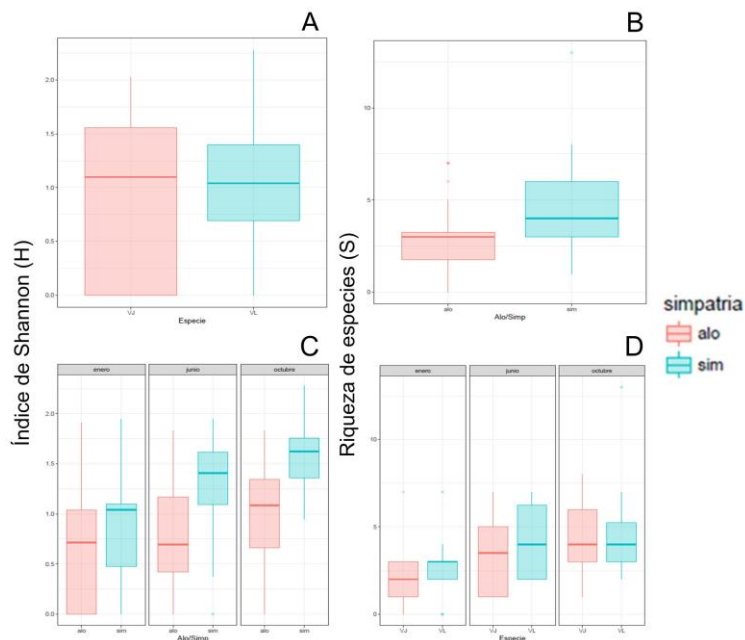
	Valor	Error Estándar	GL	t	p
(Ordenada al origen)	13.888889	3.469402	67	4.003252	0.0002
Especie	-0.666667	1.933552	67	-0.344789	0.7313
simp/alo	3.777778	1.933552	67	1.953802	0.0549

## Herbívoros

En general, las comunidades de herbívoros potenciales de los sitios donde *VJ* y *VL* coexisten tienen mayor número de morfoespecies consideradas herbívoros potenciales (73), en comparación con los sitios en donde se encuentran solas (55) (Tabla 22). El ANOVA muestra que hay diferencia en la diversidad y la riqueza de herbívoros potenciales entre los dos tipos de sitios (simpatria y alopatría), cuando se analizan los datos de los tres meses juntos (Fig.18: A-B) (Tabla 23). Sin embargo, al analizar los meses por separado, hay diferencia significativa entre los dos sitios (simpatria y alopatría) en cuanto a la riqueza y la diversidad sólo en octubre y en junio solo en la riqueza (Fig.18: C-D) (Tablas 24 y 25).

**Tabla 22.** Número de morfoespecies consideradas herbívoros potenciales asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* en los sitios de alopatría y simpatria.

	<i>V. jucundum</i>	Compartidos	<i>V. lautum</i>	Totales
Alopatría	23	9	23	55
Simpatria	25	17	31	73



**Figura 18.** Diagramas de caja del índice de Shannon (A y C) y la riqueza de herbívoros potenciales (B y D) por alopatría/simpatria, tomando los datos de los meses juntos (A y B) y por separado (C y D).



**Tabla 23.** ANOVAs comparando el efecto del tipo de sitio (alopatría o simpatría) en la diversidad y riqueza de herbívoros potenciales, usando los datos de los meses juntos. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

		GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Índice de Shannon	Simp/Alo Residuales	1 70	3.2061 24.6382	3.2061 0.3520	9.109	0.003546 **
Riqueza de especies	Simp/Alo Residuales	1 70	48.35 340.97	48.347 4.871	9.9255	0.002398 **

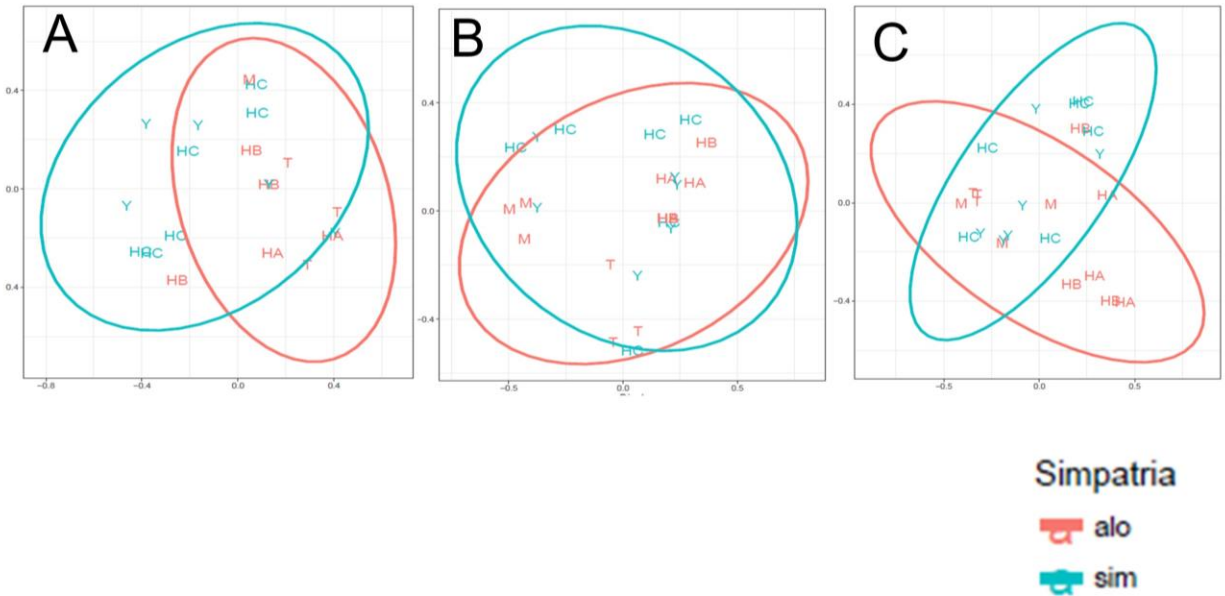
**Tabla 24.** ANOVAs comparando el efecto del tipo de sitio (alopatría o simpatría) en la riqueza de especies, en cada uno de los meses en que realizamos la colecta en las comunidades de herbívoros. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Enero	Simp/Alo Residuales	1 22	2.042 73.917	2.0417 3.3598	0.6077	0.444
Junio	Simp/Alo Residuales	1 22	18.375 93.583	18.3750 4.2538	4.3197	0.04955 *
Octubre	Simp/Alo Residuales	1 22	40.042 107.917	40.042 4.905	8.1629	0.009163 **

**Tabla 25.** ANOVAs comparando el efecto del tipo de sitio (alopatría o simpatría) en el índice de Shannon de las comunidades de herbívoros potenciales, en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado medio	F	Pr(>F)
Enero	Simpatría Residuales	1 22	0.2822 8.1620	0.28221 0.37100	0.7607	0.3925
Junio	Simpatría Residuales	1 22	1.3228 8.0027	1.32282 0.36376	3.6365	0.06967 .
Octubre	Simpatría Residuales	1 22	2.0163 4.2299	2.01633 0.19227	10.487	0.003774 **

Los análisis de composición de comunidades de herbívoros potenciales en un marco multivariado (PERMANOVA) con los tres meses juntos detectan una diferencia significativa ( $F= 2.0478$ ,  $p=0.001$ ) entre los dos tipos de sitios (alopatría y simpatría) (Tabla 26). Al realizar estos análisis por mes, existe una diferencia significativa en la composición de las comunidades en los meses de enero ( $F=1.7488$ ;  $p=0.026$ ) y octubre ( $F=1.7685$ ;  $p=0.033$ ), pero no en junio (Tabla 27), y esto corresponde a las visualizaciones con PCoA (Fig. 19). En el PCoA del mes de enero el modelo implementado explica el 30.16% de la variación total (PCo1: 17.54%, PCo2: 13.70%), en el mes de junio el modelo explica el 31.38% de la variación total (PCo1: 18.73%, PCo2: 13.43%) y en el mes de octubre el 34.17% (PCo1: 20.15%, PCo2: 15.41%).



**Figura 19.** Diagramas de dispersión de las dos primeras coordenadas principales obtenidas en el PCoA de las comunidades de herbívoros en el mes de enero (A), junio (B) y octubre (C), agrupado por alopatria (alo) y simpatria (sim). Las localidades Huitepec alto (HA) y medio (HB), Teopisca (T) y Moxviquil (M) se encuentran en alopatria (rojo) y las localidades Yashtinín (Y) y Huitepec bajo (HC) se encuentran en simpatria (azul).

**Tabla 26.** PERMANOVA comparando el efecto de los sitios en alopatria y simpatria, tomando en cuenta los datos de los tres meses de las comunidades de herbívoros. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$  (.).

	GL	SC	Cuadrado Medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Simp/Alo	1	0.900	0.90005	2.0478	0.02966	0.001 ***
Residuals	67	29.447	0.43951		0.97034	
Total	68	30.3472			1.00000	

**Tabla 27.** PERMANOVA comparando el efecto de los sitios en simpatría y alopatría en la composición de las comunidades de herbívoros, en cada mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

Mes	Fuente de variación	GL	SC	Cuadrado Medio	F	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Enero	Simp/Alo	1	0.7512	0.75123	1.7488	0.08428	0.026 *
	Residuales	19	8.1620	0.42958		0.91572	
	Total	20	8.9132			1.00000	
Junio	Simp/Alo	1	0.5741	0.57412	1.3373	0.0573	0.134
	Residuales	22	9.4446	0.42930		0.9427	
	Total	23	10.0187			1.0000	
Octubre	Simp/Alo	1	0.6732	0.67323	1.7685	0.0744	0.033 *
	Residuales	22	8.3750	0.38068		0.9256	
	Total	23	9.0482			1.0000	

En el análisis lineal de efectos mixtos de la riqueza y la diversidad de las comunidades de herbívoros potenciales se recuperaron las diferencias encontradas por medio de los análisis de ANOVA y PERMANOVA con los datos de las tres salidas juntas, se observa que la condición de alopatría y simpatría mantiene un efecto más marcado en comparación con el efecto de especie (Tablas 28 y 29).

**Tabla 28.** Análisis lineal de efectos mixtos del efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en la diversidad de las comunidades de herbívoros teniendo como efecto aleatorio el mes en que realizamos la colecta. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

	Valor	Error Estándar	GL	t	p
(Intercept)	0.7304305	0.1872874	67	3.900052	0.0002
Especie	0.1354633	0.1303126	67	1.039525	0.3023
Simp/Alo	0.4220400	0.1303126	67	3.238673	0.0019**

**Tabla 29.** Análisis lineal de efectos mixtos del efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en la riqueza de las comunidades de herbívoros teniendo como efecto aleatorio el mes en que realizamos la colecta. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

	Valor	Error Estándar	GL	t	p
(Ordenada al origen)	2.5138889	0.6987635	67	3.597625	0.0006
Especie	0.5277778	0.4840010	67	1.090448	0.2794
Simp/Alo	1.6388889	0.4840010	67	3.386127	0.0012**

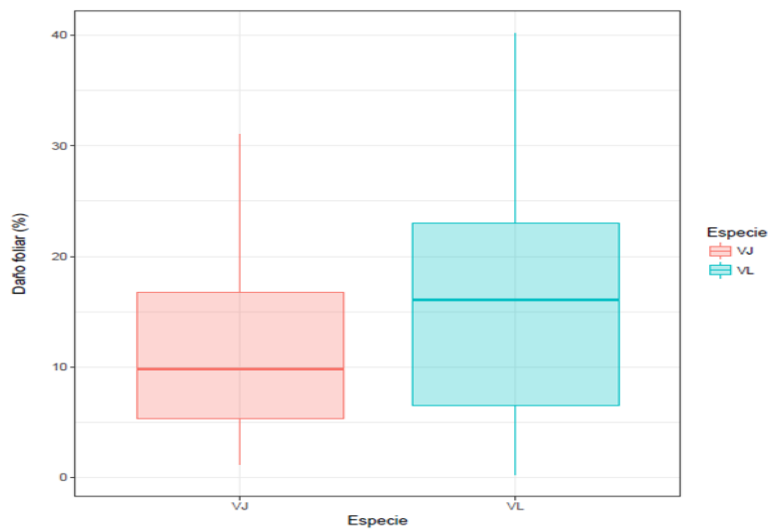
## Daño foliar

Resultado principal: El porcentaje de daño foliar entre *V. lautum* y *V. jucundum* varía entre los meses y es diferente entre los sitios en donde las especies se encuentran en alopatría y en simpatría.

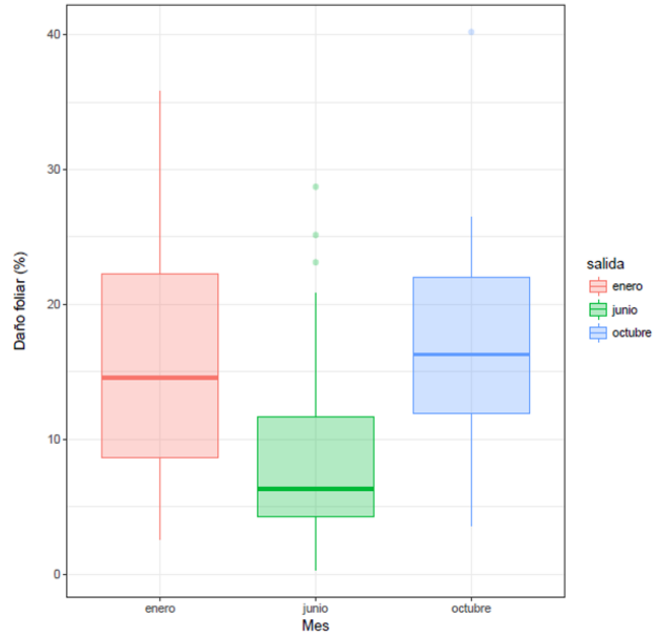
*Viburnum lautum* sufre más daño que *V. jucundum* ( $\bar{X}_{VL} = 16.4\%$ ;  $\bar{X}_{VJ} = 11.6\%$ ; Figura 20), los análisis de Kruskal-Wallis indican que hay diferencia significativa entre el nivel de daño de las especies ( $p=0.0393$ ). Hay variación significativa en el porcentaje de daño a través del tiempo, siendo enero y octubre los meses con mayor daño ( $\bar{X}_{ENERO} = 15.8\%$ ;  $\bar{X}_{OCTUBRE} = 16.7\%$ ;  $\bar{X}_{JUNIO} = 9.4\%$ ;  $p=0.007968$ ; Figura 21), de acuerdo al análisis Kruskal-Wallis hay diferencia significativa entre los meses ( $p=0.007968$ ). Sin embargo, al comparar el daño sufrido por *Viburnum lautum* y *V. jucundum* por mes los análisis de Kruskal-Wallis detectaron diferencia significativa entre especies de *Viburnum* únicamente en el mes de octubre (enero,  $p=0.2253$ ; junio,  $p=0.7728$ ; octubre,  $p=0.03767$ ; Figura 22).

*V. lautum* y *V. jucundum* tienden a sufrir más daño cuando se encuentran en alopatría ( $\bar{X}_{ALO} = 16.2\%$ ) que cuando se encuentran en simpatría ( $\bar{X}_{SIM} = 11.8\%$ ) (Figuras 23 y 24) (Anexo 3), el análisis Kruskal-Wallis detecto diferencias significativas entre los sitios en donde las especies co-ocurren y en donde se encuentran solas ( $p=0.01803$ ).

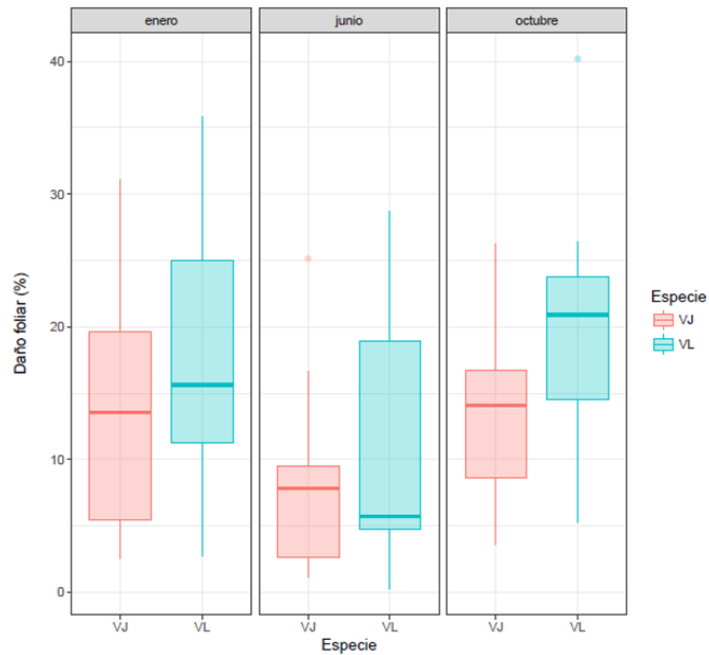
El efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en los niveles de daño en *Viburnum* se mantienen al analizarlos en un contexto de análisis lineal de efectos mixtos considerando al mes de colecta como efecto aleatorio (Tabla 30).



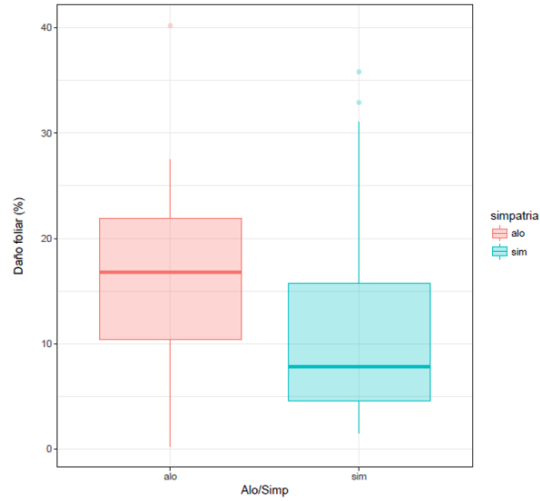
**Figura 20.** Porcentaje de daño en *V. lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ).



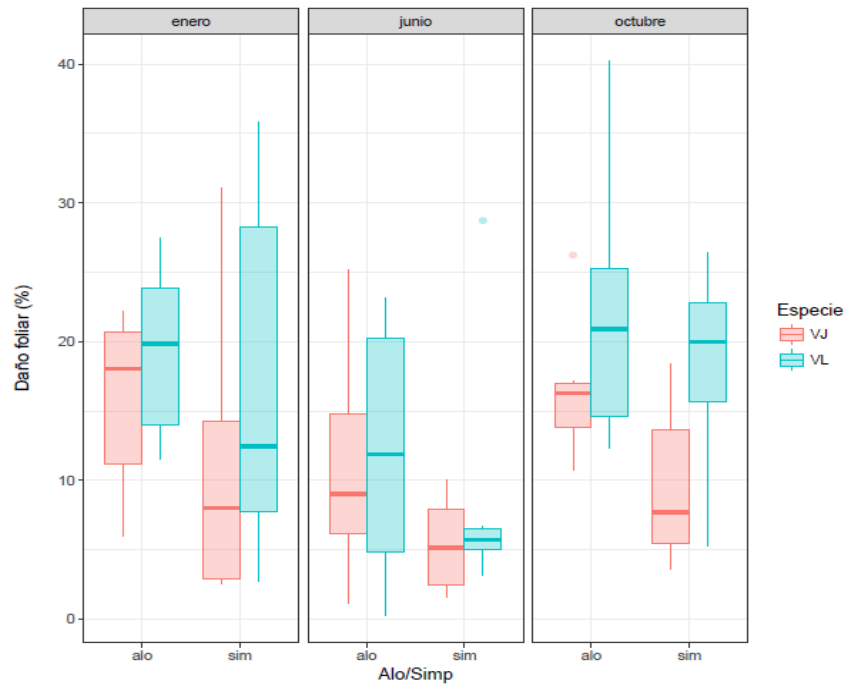
**Figura 21.** Porcentaje de daño en los meses (enero, junio y octubre). Los meses que presentan mayor y a su vez muy similar porcentaje de daño son enero y octubre.



**Figura 22.** Diagramas de caja del porcentaje de daño por especie (*V. lautum* y *V. jucundum*) en cada mes



**Figura 23.** Diagramas de caja del porcentaje de daño en los sitios en alopatria y simpatria. Las especies sufren más daño cuando se encuentran en alopatria en comparación a cuando se encuentran en simpatria.



**Figura 24.** Diagramas de caja del porcentaje de daño de cada especie en los dos tipos de sitios (alopatria y simpatria). Ambas especies sufren menor porcentaje de daño cuando coexisten.



**TABLA 30.** Análisis lineal de efectos mixtos del efecto de la especie y del tipo de sitio (alopatría/simpatría) en los niveles de daño teniendo como efecto aleatorio el mes. El nivel de significancia estadística está codificado como sigue:  $\leq 0.001$  (\*\*\*),  $\leq 0.01$  (\*\*);  $\leq 0.05$  (\*),  $\leq 0.1$ (.).

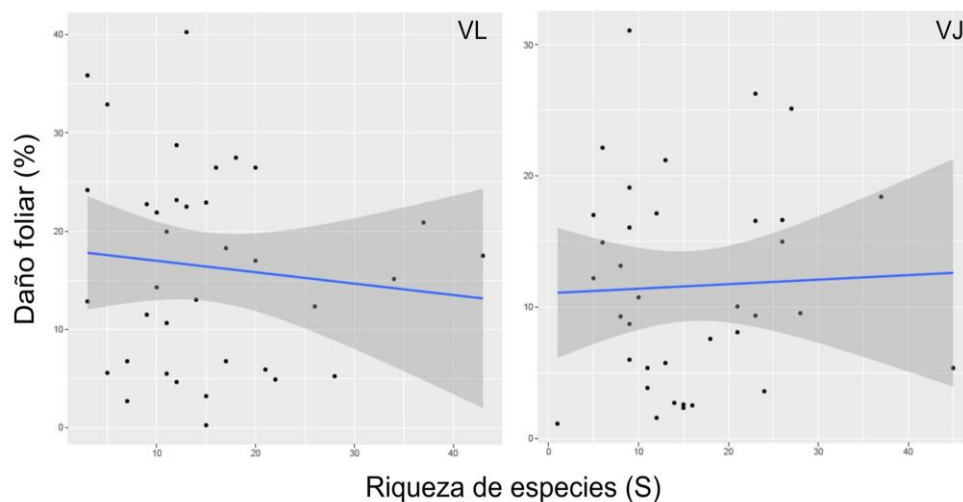
	<b>Valor</b>	<b>Error Estándar</b>	<b>GL</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
(Ordenada al origen)	13.810500	2.683693	67	5.146080	0.0000
Especie	4.770111	1.959124	67	2.434819	0.0176*
Simp/Alo	-4.394500	1.959124	67	-2.243095	0.0282*

## Daño vs. comunidades

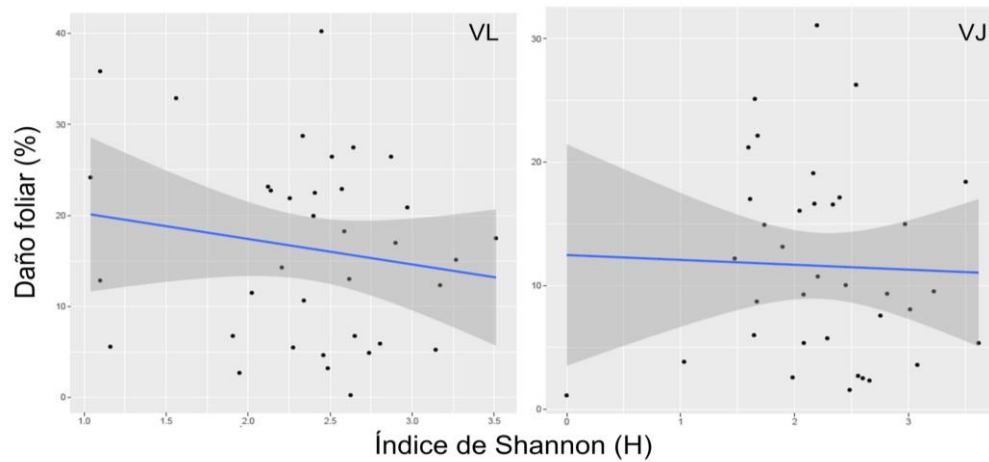
Resultado principal: El nivel de daño foliar no puede ser explicado ni por las comunidades de artrópodos ni por las comunidades de herbívoros potenciales asociadas a *Viburnum lautum* y *V. jucundum*.

### Artrópodos

Las regresiones lineales del porcentaje de daño contra la riqueza de especies de las comunidades de artrópodos asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* no muestran una correlación significativa: *V. lautum* ( $r = -0.01787$ ,  $t = -0.621$ ,  $p = 0.5387$ ) y *V. jucundum* ( $r = -0.02754$ ,  $t = -0.249$ ,  $p = 0.8051$ ). Asimismo, las regresiones lineales del porcentaje de daño contra el valor del índice de Shannon (diversidad) tampoco presentan una correlación significativa (VL:  $r = -0.001017$ ,  $t = -0.982$ ,  $p = 0.333$ ; VJ:  $r = -0.02809$ ,  $t = -0.209$ ,  $p = 0.8353$ ) (Figuras 25 y 26).



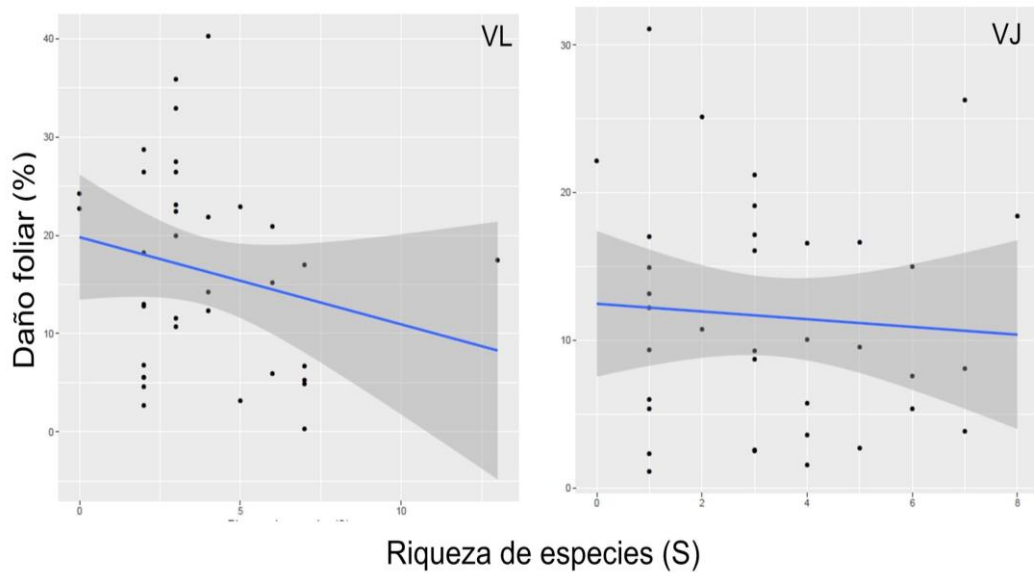
**Figura 25.** Regresión lineal entre el porcentaje de daño y la riqueza de especies de las comunidades de artrópodos en las especies *V. lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ).



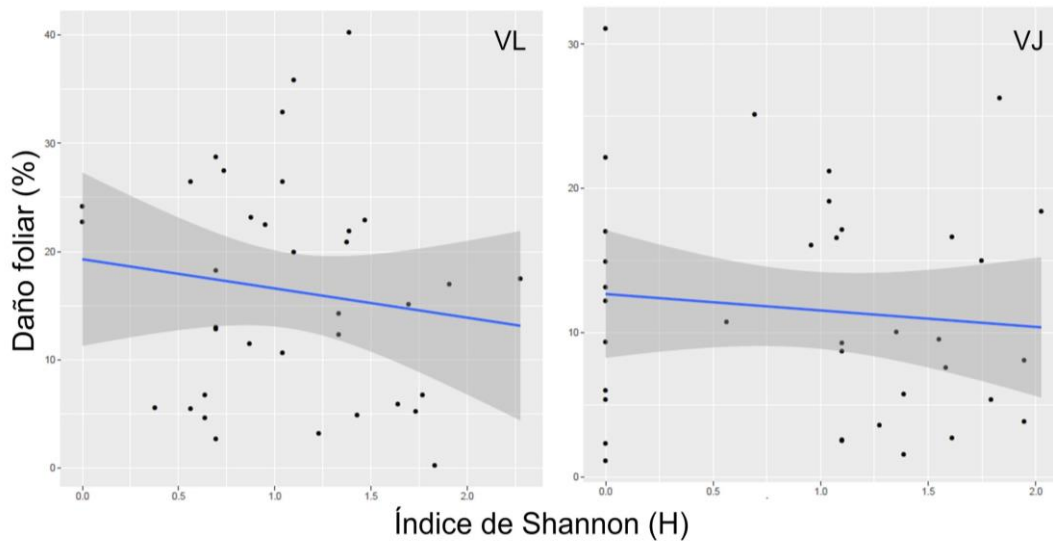
**Figura 26.** Regresión lineal entre el porcentaje de daño y el valor del índice de Shannon de las comunidades de artrópodos en las especies *V. lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ).

### Herbívoros

Las regresiones lineales del porcentaje de daño contra la riqueza de especies de las comunidades de herbívoros potenciales asociadas a *V. lautum* ( $r= 0.01953$ ,  $t= -1.303$ ,  $p=0.2014$ ) y *V. jucundum* ( $r= -0.02391$ ,  $t= -0.427$ ,  $p= 0.6718$ ) no muestran una correlación significativa. Asimismo, las regresiones lineales del porcentaje de daño contra el valor del índice de Shannon (diversidad) tampoco presentan una correlación significativa (VL:  $r= -0.009471$ ,  $t= -0.820$ ,  $p= 0.4182$ ; VJ:  $r= -0.01805$ ,  $t= -0.616$ ,  $p= 0.5421$ ) (Figuras 27 y 28).



**Figura 27.** Regresión lineal entre el porcentaje de daño y la riqueza de especies de las comunidades de herbívoros en las especies *V. lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ).



**Figura 28.** Regresión lineal entre el porcentaje de daño y el valor del índice de Shannon de las comunidades de herbívoros en las especies *V. lautum* (VL) y *V. jucundum* (VJ).

## DISCUSIÓN

*Viburnum lautum* y *V. jucundum* son dos especies hermanas con características foliares contrastantes, varias de las cuales pueden influir tanto en su fisiología como en su defensa contra enemigos. Por lo tanto, la morfología foliar puede ser un factor importante en estructurar las comunidades de herbívoros y artrópodos asociadas a las plantas, e incidir en los niveles de daño que las plantas experimentan. La interacción planta-herbívoro pueden a su vez retroalimentar ciclos eco-evolutivos en la generación y mantenimiento de la diversidad foliar en plantas, y en particular en el clado *Oreinotinus* de *Viburnum*, un sistema que parece haber radiado con respecto a su morfología foliar de tal suerte que ecomorfos foliares han evolucionado de forma repetida.

El escenario más sencillo para explicar la evolución de ecomorfos foliares de forma replicada en varios pares de especies hermanas de *Viburnum*, y en particular en *VJ* y *VL*, sólo contempla factores abióticos. Es decir, provee una explicación según la cual los factores que subyacen a la divergencia foliar observada son principalmente factores climáticos, como temperatura, humedad y disponibilidad de luz, los cuales están directamente relacionados con eficiencia fotosintética (Masini et al., 1995). Otros escenarios, más complejos y no necesariamente excluyentes, pueden incorporar componentes bióticos del nicho (interactuantes tanto positivos como negativos) como factores que pueden estar involucrados en la evolución de divergencia en la morfología foliar que se ha dado de forma repetida en el clado *Oreinotinus*.

Patrones que se repiten a lo largo de una filogenia podrían proporcionar evidencia apoyando uno u otro escenario. *Viburnum* sección *Oreinotinus*, caracterizado por una radiación replicada de ecomorfos foliares, puede ser un sistema biológico ideal para estudiar este tipo de escenarios. El estudio de los diferentes pares de especies con morfologías contrastantes en relación con factores bióticos y abióticos puede contribuir a aclarar la contribución relativa de los mismos en el origen y el mantenimiento de la divergencia observada. La evolución repetida de ecomorfos en grupos taxonómicos distintos (p. ej., lagartijas del género *Anolis* en el Caribe, peces cíclidos en lagos africanos, etc.) sugiere que la evolución puede ser repetible, sin embargo aún sabemos muy poco acerca de si la direccionalidad de la diversificación es también repetible o si se determina al azar (Schluter and McPhail, 1993). Este estudio nos ofrece una primera aproximación para entender el papel del componente biótico en la divergencia de morfologías foliares en el género *Viburnum*. Mis resultados indican que, para el par de especies analizadas, las comunidades tanto de artrópodos como de herbívoros potenciales son diferentes y que hay una diferencia entre los niveles de daño en *VL* y *VJ*. Este resultado es consistente con la idea de que *VJ* y *VL* se encuentran en trayectorias eco-evolutivas distintas. Para conocer más acerca del papel de las comunidades como promotoras *per se* de la divergencia evolutiva, sería necesario un estudio comparativo a

escala macroevolutiva que incluya varios de los pares de especies hermanas con morfología foliar contrastante, pero mis resultados sugieren que las comunidades podrían estar jugando un papel, al menos, en mantener una divergencia.

La mayoría de los ejemplos de radiación adaptativa replicada reportados hasta el momento involucran islas o ambientes que asemejan esta condición. Es posible que esto se deba a que en islas las radiaciones son de unos pocos clados que diversifican, y lo hacen en condiciones de cierto aislamiento relativo; en contraste, en ambientes continentales a menudo las radiaciones incluyen un conjunto mayor de interacciones bióticas (Mittelbach and Schemske, 2015). En las lagartijas del género *Anolis*, un estudio que comparó una región con especies insulares con otra con especies continentales encontró que los factores que contribuyen a la radiación adaptativa replicada en las especies insulares (como por ejemplo: depredadores, disponibilidad de alimento, diversidad en la estructura del hábitat y patrones de precipitación) no se encuentran en el continente (Irschick *et al.*, 1997). *Viburnum* es un género que se encuentra principalmente en ambientes continentales, lo cual sugiere que los posibles factores involucrados en su diversificación pueden ser complejos e incluir a sus interactuantes. Aun así, sería posible e interesante analizar el sistema usando el marco teórico-conceptual de ambientes insulares, donde los bosques de niebla asemejan islas continentales. Otros han usado una aproximación similar para el estudio de vegetación alpina o de montaña (Ramírez-Amezcuca *et al.*, 2016).

Mecanismos de defensa similares pueden en parte explicarse por presiones selectivas similares (Agrawal and Fishbein, 2006), y también presiones selectivas diferentes pueden ocasionar diferencias en características de defensa. Mis resultados muestran que la composición de las comunidades de artrópodos en general, y de herbívoros potenciales en particular, son diferentes en especies con morfología foliar contrastante. Si bien estudios como el presente no son suficientes para esclarecer si la divergencia foliar antecede a la diferencia en comunidades asociadas o viceversa, la diferencia en las comunidades de herbívoros potenciales puede traducirse en regímenes selectivos diferentes para *VL* y *VJ*, y de este modo contribuir a mantener su divergencia. De hecho, todos los análisis apuntan a que *VL* experimenta un régimen de herbivoría más intenso que su especie hermana *VJ*.

Cuando las especies se encuentran en alopatría presentan más daño en comparación a los sitios en donde coexisten, pero están asociadas a comunidades con un número menor de morfoespecies de herbívoros. Esto puede explicarse mediante la posible presencia de uno o varios herbívoros muy abundantes, lo cual es consistente con la diferencia significativa que observé en el índice de Shannon entre sitios alopátricos y simpátricos para los meses de junio y octubre. Los niveles de daño que las plantas experimentan están relacionados con el tipo de herbívoros que las atacan, pero también con otros factores, como su nivel de especialización para hacer frente a sus atacantes,

el número y abundancia de herbívoros a nivel local o la abundancia de herbívoros generales locales (Lim *et al.*, 2015). Bajo un escenario en donde las plantas se encuentran especializadas a sus sitios, esperaríamos que los niveles de daño fueran menores en sitios donde las especies no co-ocurren, pues las plantas no sólo se especializan al ambiente físico, sino a las comunidades de herbívoros a las que se encuentran expuestas.

Un escenario alternativo, en el cual el nivel de daño sufrido por las especies es mayor en donde las especies no coexisten (alopatría), puede ser explicado por mayores niveles de especialización de los herbívoros para evadir las defensas de las plantas para repeler sus ataques. Nuestros datos son consistentes con este escenario: observamos mayor daño en sitios de alopatría que en sitios donde las especies se encuentran en simpatría, y esto a pesar de que en los sitios alopátricos existe una menor cantidad de herbívoros potenciales. Adicionalmente, observamos que en alopatría, comunidades de herbívoros menos diversas tienden a infligir un mayor daño en las especies de *Viburnum* que estudiamos (tendencia negativa no significativa entre porcentaje de daño y el índice de Shannon). Este resultado es consistente con la presencia de especialistas: en alopatría hay menor número de herbívoros, pero estos son capaces de ocasionar un mayor daño en comparación con los herbívoros que se encuentran asociados a las plantas en sitios de simpatría. Una explicación potencial de un escenario donde existe mayor especialización en los herbívoros relativa a la respuestas de la planta puede descansar en que la respuesta evolutiva por parte de los insectos contra las defensas impuestas por las plantas ocurre a un mayor ritmo, facilitada por sus tiempos generacionales cortos (Endara *et al.*, 2017).

Ambos escenarios se encuentran enmarcados en la hipótesis clásica sobre coevolución por medio de “carreras armamentistas” (*coevolutionary arms race*) como promotor de la diversidad biológica, postulada por Ehrlich y Raven (1964). Esta hipótesis plantea que gran parte de la diversidad biológica es resultado de una “carrera armamentista” entre las plantas y sus herbívoros, la cual pasa por dos fases: una en la que mutaciones que ayudan a las plantas a mejorar sus defensas son seleccionadas, ocasionando que las plantas entren a una nueva zona adaptativa. En esta fase, los herbívoros no cuentan con las adaptaciones suficientes para responder a esta defensa y por lo tanto las plantas tienen la capacidad de diversificar sin la presión ejercida por los herbívoros. En una fase posterior, son favorecidas mutaciones en los herbívoros que les proporcionan la capacidad de superar las defensas de la planta, ocasionando que el daño en las plantas aumente, y volviendo así a ejercer presión sobre las plantas. Las mutaciones en plantas y en herbívoros ocurren a lo largo del tiempo en escalas eco-evolutivas, y estos ciclos de mutaciones en respuesta pueden contribuir a generar diversidad mediada por la co-especialización ecológica. En el caso del sistema conformado por *VL* y *VJ*, existen varios factores importantes que sería importante conocer para evaluar el sistema bajo el marco de una carrera armamentista coevolutiva.

En primera instancia, es muy importante conocer más sobre la biología de los herbívoros que atacan a VL y VJ, y saber si son especialistas o generalistas, pues se ha visto que éstos pueden ejercer presiones selectivas opuestas en características como las defensas químicas (Lankau, 2007). También es relevante poder cuantificar el impacto del daño que los herbívoros ejercen sobre las plantas en los distintos tipos de ambientes, y en particular cuantificar el efecto del daño sobre la adecuación de la planta. En *Piper arieianum* C. DC., una especie neotropical, se observó que el daño foliar tenía efecto en la adecuación de la planta debido a que reducía el crecimiento, la producción de semillas y la viabilidad de las mismas (Marquis, 1984). Otro aspecto relevante es evaluar experimentalmente las características físicas y químicas de las plantas que están funcionando como estrategias de defensa.

Si bien las características foliares pueden jugar un papel importante en la estructuración de las comunidades de herbívoros (y artrópodos) asociados a las plantas, son varios los factores que se ha demostrado están implicados en la estructuración de tales comunidades. En el género *Inga* se ha documentado que la composición de las comunidades de herbívoros está más estrechamente relacionada y dirigida por el tipo de defensa química de las plantas que con la cercanía filogenética entre las especies. Es decir, plantas con estrategias químicas similares tendrán comunidades más parecidas que aquellas que se encuentren cercanamente relacionadas (Endara *et al.*, 2017). Esto implica que es importante complementar este estudio con una aproximación que evalúe otro tipo de defensas, en particular, defensas químicas.

Otras características, como el tamaño o el tipo de crecimiento de las plantas, o incluso la comunidad y vegetación circundantes, pueden influir en la comunidad de herbívoros asociada a una planta, y pueden estar contribuyendo al resultado aquí obtenido sobre la diferencia en comunidades de artrópodos y de herbívoros asociadas a las especies hermanas VL y VJ. Se han planteado varias hipótesis sobre características de las plantas que pueden tener incidencia directa en las comunidades de herbívoros asociadas a ellas. Una hipótesis plantea que las plantas con mayor tamaño se encontrarán más colonizadas debido a que soportan una mayor cantidad de artrópodos. Se ha observado que los árboles tienen comunidades de herbívoros más diversas y abundantes que los arbustos o las hierbas, debido a la complejidad arquitectónica de cada forma de vida (Lawton, 1983). Otra hipótesis plantea que las comunidades de herbívoros asociadas a las plantas dependen de la diversidad de recursos que la planta puede ofrecer a los insectos (Lawton, 1983). Además de servir de alimento, la planta puede proveer otros recursos, como sitios de oviposición o de refugio, que pueden ser de gran importancia para muchos insectos. Son relevantes no sólo los recursos proporcionados por una planta focal, sino de forma más general, los recursos ofertados por el conjunto de plantas coexistiendo en una comunidad. Otras características como factores climáticos, estacionalidad y la composición vegetal de un lugar también pueden influir en estructurar comunidades de artrópodos (Schaffers *et al.*, 2008). La diversidad



de especies vegetales, el conjunto de las características foliares presentes en una comunidad, y la presencia de enemigos (depredadores y patógenos) son predictores importantes de los patrones de asociación con los herbívoros (Muiruri *et al.*, 2019). En un estudio de pastizales seminaturales, el mejor predictor de la comunidad de arañas en 47 sitios fue la composición y estructura de la vegetación (Schaffers *et al.*, 2008).

Se ha observado que las comunidades de artrópodos pueden verse modificadas por la presencia de algunos insectos considerados ingenieros de los ecosistemas, debido a que su presencia en la planta permite el establecimiento de nuevos insectos (Ohgushi, 2008). Por ejemplo, los insectos que forman agallas, los barrenadores de tallos y los minadores de hojas proporcionan nuevos hábitats para otros insectos, y muchos de estos insectos son también estacionales. Mis resultados dan cuenta de que las comunidades de artrópodos y de herbívoros potenciales varían a lo largo del tiempo (entre los meses), y otros estudios han documentado variaciones en la composición de las comunidades de artrópodos en función de la estacionalidad (Tanaka and Tanaka, 1982; Sanford and Huntly, 2010).

Mis resultados muestran que el daño sufrido por las plantas también tiene variaciones estacionales. Enero es cuando el porcentaje de daño es mayor, a pesar de ser el mes con menor número de morfoespecies de herbívoros potenciales (33 morfoespecies). Esto puede deberse a que lo que se observa en enero es el daño acumulado de la actividad de junio, mes con mayor número de morfoespecies de herbívoros potenciales (52 morfoespecies), y octubre (49 morfoespecies). Esto es consistente con otros estudios de herbivoría a lo largo del tiempo en ambientes estacionales tropicales, los cuales han encontrado que los niveles de herbivoría son menores en temporada seca comparados con los observados en temporada húmeda (Coley *et al.*, 1985). Esta variación en los niveles de herbivoría tiene implicaciones importantes para la estructuración de comunidades y producción primaria en distintos sistemas (Schowalter, 2011). En campo pudimos observar que el recambio de hojas ocurre en el mes considerado dentro de la temporada de secas (enero), es decir, en este mes observamos la aparición de brotes y hojas maduras en senescencia. Este patrón se ha observado en otras especies en bosques tropicales en donde se inicia este proceso cuando el clima es más seco y la radiación solar aumenta, ocasionando que en esta temporada se disminuya la actividad de los herbívoros (Wright, 1996). Si bien este estudio no centró sus esfuerzos en la fenología de las especies, conocer más acerca de ella nos ayudará a entender más sobre la interacción planta-herbívoro y algunos de los *trade-offs* que pueden estar operando. Un ejemplo de *trade-off* entre fenología y defensa es la observación de que algunas plantas presentan un crecimiento lento y una alta concentración de compuestos involucrados en defensa, y otras un crecimiento rápido y bajas concentraciones de compuestos de defensa; es decir, unas plantas invierten más energía en la formación de compuestos de defensa y otras en el crecimiento (Coley *et al.*, 1985). Las características de defensa, crecimiento o fenología de las plantas no son

los únicos factores que inciden en los niveles de herbivoría; otros factores que pueden influir son el clima, la disponibilidad de recursos y la abundancia de depredadores para los herbívoros (Lim *et al.*, 2015). Se ha observado que la elevación puede explicar la actividad de las comunidades de herbívoros: de manera general se ha observado que el porcentaje de ataque hacia las plantas disminuye conforme aumenta la elevación. Una explicación de este patrón plantea que la actividad de los insectos se ve afectada por las bajas temperaturas características de elevaciones mayores (Roslin *et al.*, 2017).

Este estudio busca contribuir al conocimiento de los componentes bióticos del nicho de especies hermanas con morfología foliar contrastante, con el objetivo de generar un marco que nos permita evaluar la posible contribución de factores bióticos en el origen y mantenimiento de ecomorfos foliares en el género *Viburnum*. Si bien tal evaluación requiere de estudios macroevolutivos comparativos, este estudio contribuye información importante para los mismos, y es un primer paso en esa dirección.

## CONCLUSIONES

- Las comunidades de artrópodos asociadas a *V. jucundum* y *V. lautum* no difieren en el número de morfoespecies pero sí en composición, y varían en el tiempo.
- El orden de herbívoros potenciales con más morfoespecies es Hemiptera; los artrópodos más abundantes fueron las arañas (Araneae).
- Los métodos multivariados (PCoA, PERMANOVA), al ser multidimensionales y minimizar la pérdida de información, permiten capturar mejor las diferencias en composición en las comunidades de artrópodos asociadas a *VJ* y *VL*, mismas que no son detectables cuando se reduce la dimensionalidad con índices de riqueza o diversidad (p.ej., el índice de Shannon).
- *V. lautum* presenta mayor porcentaje de daño que *V. jucundum*, tanto en alopatría como en simpatría. Los niveles de daño también son estacionales, siendo enero el mes con mayor daño; se plantea que en este mes se refleja el daño acumulado de la temporada de lluvias, justo antes del recambio foliar.
- En alopatría, los niveles de daño experimentados por *V. jucundum* y *V. lautum* son menores que cuando se encuentran en simpatría, y las comunidades de artrópodos y herbívoros potenciales son distintas en composición a aquéllas donde ambas especies co-ocurren. Una posible explicación consiste en que las comunidades de herbívoros de sitios alopátricos están más especializadas en sus hospederos que éstos en su defensa.
- Existe una tendencia (no significativa) de mayor daño asociado a comunidades de herbívoros potenciales menos diversas, implicando la existencia de ciertos herbívoros especialistas.

## REFERENCIAS

- Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87: 132–149.
- Aide, T. . M., and E. C. Londoño. 1989. The Effects of Rapid Leaf Expansion on the Growth and Survivorship of a Lepidopteran Herbivore. *Oikos* 55: 66–70.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46.
- Awmack, C. S., and S. R. Leather. 2002. Host Plant Quality And Fecundity In Herbivorous Insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817–844.
- Barish, S., M. Arakaki, E. J. Edwards, M. J. Donoghue, and W. L. Clement. 2016. Characterization of 16 Microsatellite Markers for the Oreinotinus Clade of Viburnum (Adoxaceae). *Applications in Plant Sciences* 4: 1600103.
- Beans, C. M. 2014. The case for character displacement in plants. *Ecology and Evolution* 4: 852–865.
- Becerra, J. X. 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 7483–7488.
- Borges, P. A. V., and V. K. Brown. 2003. Estimating species richness of arthropods in azorean pastures: the adequacy of suction sampling and pitfall trapping. *Graellsia* 59: 7–24.
- Brewer, C. A., W. K. Smith, and T. C. Vogelmann. 1991. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant, Cell & Environment* 14: 955–962.
- Burghardt, K. T., and D. W. Tallamy. 2013. Plant origin asymmetrically impacts feeding guilds and life stages driving community structure of herbivorous arthropods. *Diversity and Distributions* 19: 1553–1565.
- Cisneros-Silva, A., G. Castillo, M. Chávez-Pesqueira, R. Bello-Bedoy, I. D. Camargo, and J. Núñez-Farfán. 2017. Light limitation reduces tolerance to leaf damage in *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research* 18: 351–362.
- Clement, W. L., M. Arakaki, P. W. Sweeney, E. J. Edwards, and M. J. Donoghue. 2014. A chloroplast tree for Viburnum (Adoxaceae) and its implications for phylogenetic classification and character evolution. *American Journal of Botany* 101: 1029–1049.
- Clement, W. L., and M. J. Donoghue. 2011. Dissolution of Viburnum Section Megalotinus (Adoxaceae) of Southeast Asia and Its Implications for Morphological Evolution and Biogeography. *International Journal of Plant Sciences* 172: 559–573.
- Clissold, F. J., G. D. Sanson, J. Read, and S. J. Simpson. 2009. Gross vs. net income: How plant toughness affects performance of an insect herbivore. *Ecology* 90: 3393–3405.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs* 53: 209–233.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin. 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230: 895–899.
- Donoghue MJ. 1982. Systematic studies in the genus Viburnum. Ph.D. dissertation, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Eaton, D. A. R., E. L. Spriggs, B. Park, and M. J. Donoghue. 2017. Misconceptions on missing data in RAD-seq phylogenetics with a deep-scale example from flowering plants. *Systematic Biology* 66: 399–412.

- Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution* 18: 586–608.
- Endara, M.-J., P. D. Coley, G. Ghabash, J. A. Nicholls, K. G. Dexter, D. A. Donoso, G. N. Stone, et al. 2017. Coevolutionary arms race versus host defense chase in a tropical herbivore–plant system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 7499–7505.
- Enríquez, P. L., and J. L. Rangel. 2009. Reserva ecológica Huitepec conabio. *Biodiversitas* 85: 6–10.
- Felton, G. W., K. L. Korth, J. L. Bi, S. V Wesley, D. V Huhman, M. C. Mathews, J. B. Murphy, et al. 1999. Inverse relationship between systemic resistance of plants to microorganisms and to insect herbivory. *Brief Communication* 9: 317–320.
- Fox, J. and Weisberg, S. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Galmán, A., L. Abdala-Roberts, S. Zhang, J. C. Berny-Mier y Teran, S. Rasmann, and X. Moreira. 2018. A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: Effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates. *Journal of Ecology* 106: 413–421.
- Goslee, S.C. and Urban, D.L. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* 22(7):1-19.
- Hanley, M. E., B. B. Lamont, M. M. Fairbanks, and C. M. Rafferty. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157–178.
- Hu, L., P. Mateo, M. Ye, X. Zhang, J. D. Berset, V. Handrick, D. Radisch, et al. 2018. Plant iron acquisition strategy exploited by an insect herbivore. *Science* 361: 694–697.
- Irschick, D. J., L. J. Vitt, P. A. Zani, and J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191–2203.
- Kaloshian, I. 2004. Gene-for-gene disease resistance: Bridging insect pest and pathogen defense. *Journal of Chemical Ecology* 30: 2419–2438.
- Kursar, T. A., K. G. Dexter, J. Lokvam, R. T. Pennington, J. E. Richardson, M. G. Weber, E. T. Murakami, et al. 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 18073–18078.
- Lankau, R. A. 2007. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. *New Phytologist* 175: 176–184.
- Lawton, J. H. 1983. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23–39.
- Lewinsohn, T. M., V. Novotny, and Y. Basset. 2005. Insects on Plants: Diversity of Herbivore Assemblages Revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 597–620.
- Lim, J. Y., P. V. A. Fine, and G. G. Mittelbach. 2015. Assessing the latitudinal gradient in herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1106–1112.
- Losos, J. 2010. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. *The American Naturalist* 175: 623–639.

- Losos, J., T. Jackman, A. Larson, K. Queiroz, and L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. *Science* 279: 2115–2118.
- Malishev, M., and G. D. Sanson. 2015. Leaf mechanics and herbivory defence: How tough tissue along the leaf body deters growing insect herbivores. *Austral Ecology* 40: 300–308.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537–539.
- Marquis, R., D. Salazar, C. Baer, J. Reinhardt, G. Priest, and K. Barnett. 2016. Ode to Ehrlich and Raven or how herbivorous insects might drive plant speciation. *Ecology* 97: 2939–2951.
- Masini, R. J., J. L. Cary, C. J. Simpson, and A. J. McComb. 1995. Effects of light and temperature on the photosynthesis of temperate meadow-forming seagrasses in Western Australia. *Aquatic Botany* 49: 239–254.
- Mittelbach, G. G., and D. W. Schemske. 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 241–247.
- Moles, A. T., and M. Westoby. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517–524.
- Muiruri, E. W., S. Barantal, G. R. Iason, J. P. Salminen, E. Perez-Fernandez, and J. Koricheva. 2019. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist* 221: 2250–2260.
- Ohgushi, T. 2008. Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: The importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 217–229.
- Okajima, Y., H. Taneda, K. Noguchi, and I. Terashima. 2012. Optimum Leaf Size Predicted by a Novel Leaf Energy Balance Model Incorporating Dependencies of Photosynthesis on Light and Temperature. *Ecological Research* 27: 333–346.
- Pfennig D. W. and K. S. Pfennig. 2012. *Evolution's Wedge: Competitions and origins of Diversity*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles California.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team. 2017. *lme4: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-131.
- Poveda, G., P. R. Waylen, and R. S. Pulwarty. 2006. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234: 3–27.
- Quintero, C., and M. D. Bowers. 2013. Effects of insect herbivory on induced chemical defences and compensation during early plant development in *Penstemon virgatus*. *Annals of Botany* 112: 661–669.
- R Core Team .2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Amezcuca, Y., V. W. Steinmann, E. Ruiz-Sanchez, and O. R. Rojas-Soto. 2016. Mexican alpine plants in the face of global warming: potential extinction within a specialized assemblage of narrow endemics. *Biodiversity and Conservation* 25: 865–885.
- Raupp, M. J. 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle, *Plagioderma versicolora*. *Ecological Entomology* 10: 73–79.

- Reed, J. T., L. C. Adams, and C. A. Abel. 2010. Comparison of Three Insect Sampling Methods in Sweetpotato Foliage in Mississippi. *Journal of Entomological Science* 45: 111–128.
- Rivas, L. R. 1964. A Reinterpretation of the Concepts 'Sympatric' and 'Allopatric' with Proposal of the Additional Terms 'Syntopic' and 'Allotopic'. *Systematic Zoology* 13: 42–43.
- Romero, E. 2012. Monitoreo y manejo de senderos en la Reserva Ecológica Moxviquil, Chiapas. Tesis de Maestría, ECOSUR, Chiapas, México.
- Roslin, T., N. R. Andrew, A. Asmus, I. C. Barrio, and Y. Basset. 2017. Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science* 356: 742–744.
- Sanford, M. P., and N. J. Huntly. 2010. Seasonal Patterns of Arthropod Diversity and Abundance on Big Sagebrush, *Artemisia tridentata*. *Western North American Naturalist* 70: 67–76.
- Schaffers, A. P., I. P. Raemakers, K. V. Sykora, and C. J. F. Ter Braak. 2008. Arthropod Assemblages Are Best Predicted By Plant. *Ecology* 89: 782–794.
- Schluter, D., and J. D. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 197–200.
- Schmerler, S. B., W. L. Clement, J. M. Beaulieu, D. S. Chatelet, L. Sack, M. J. Donoghue, and E. J. Edwards. 2012. Evolution of leaf form correlates with tropical-temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3905–3913.
- Schneider, C. A.; Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9: 671-675
- Schowalter, T. 2011. Herbivory. *Insect Ecology*, 359–396. Elsevier Inc.
- Scott-Brown, Alison S., Gregory, Tom, Farrell, Iain W. and Stevenson, Philip C. 2016. Leaf trichomes and foliar chemistry mediate defence against glasshouse thrips; *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché) in *Rhododendron simsii*. *Functional Plant Biology* 43: 1170-1182.
- SEDESOL. 2011. Atlas de Riesgos Naturales del Municipio de Teopisca, Informe final.
- Seehausen, O. 2006. African cichlid fish: A model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1987–1998.
- Spriggs, E. L., W. L. Clement, P. W. Sweeney, S. Madriñán, E. J. Edwards, and M. J. Donoghue. 2015. Temperate radiations and dying embers of a tropical past: the diversification of *Viburnum*. *New Phytologist* 207: 340–354.
- Oksanen, Jari, Blanchet, G., Friendly, M., Roeland K., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E. and Wagner, H. 2018. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Tanaka, L. K., and S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and Seasonal Changes in Arthropod Abundance on a Tropical Oceanic Island. *Biotropica* 14: 114–123.
- Tiffin, P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: What do we know? *Evolutionary Ecology* 14: 523–536.
- Valverde, P. L., J. Fornoni, and J. Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 424–432.
- Villarreal-Quintanilla, J. Á., and A. E. Estrada-Castillón. 2014. Revisión taxonómica del género *Viburnum* (Adoxaceae) para México. *Botanical Sciences* 92: 493–517.

Weston, P. A. 2008. Plant defense elicitors fail to protect *Viburnum dentatum* from herbivory by viburnum leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology* 101: 1466–70.

Weston, P. A., G. Desurmont, and E. R. Hoebeke. 2007. *Viburnum* leaf beetle: biology, invasion history in North America, and management options. *American Entomologist* 53: 96–101.

Wickham, H. 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York

Wickham, H. 2011. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* 40:1-29. URL <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>.

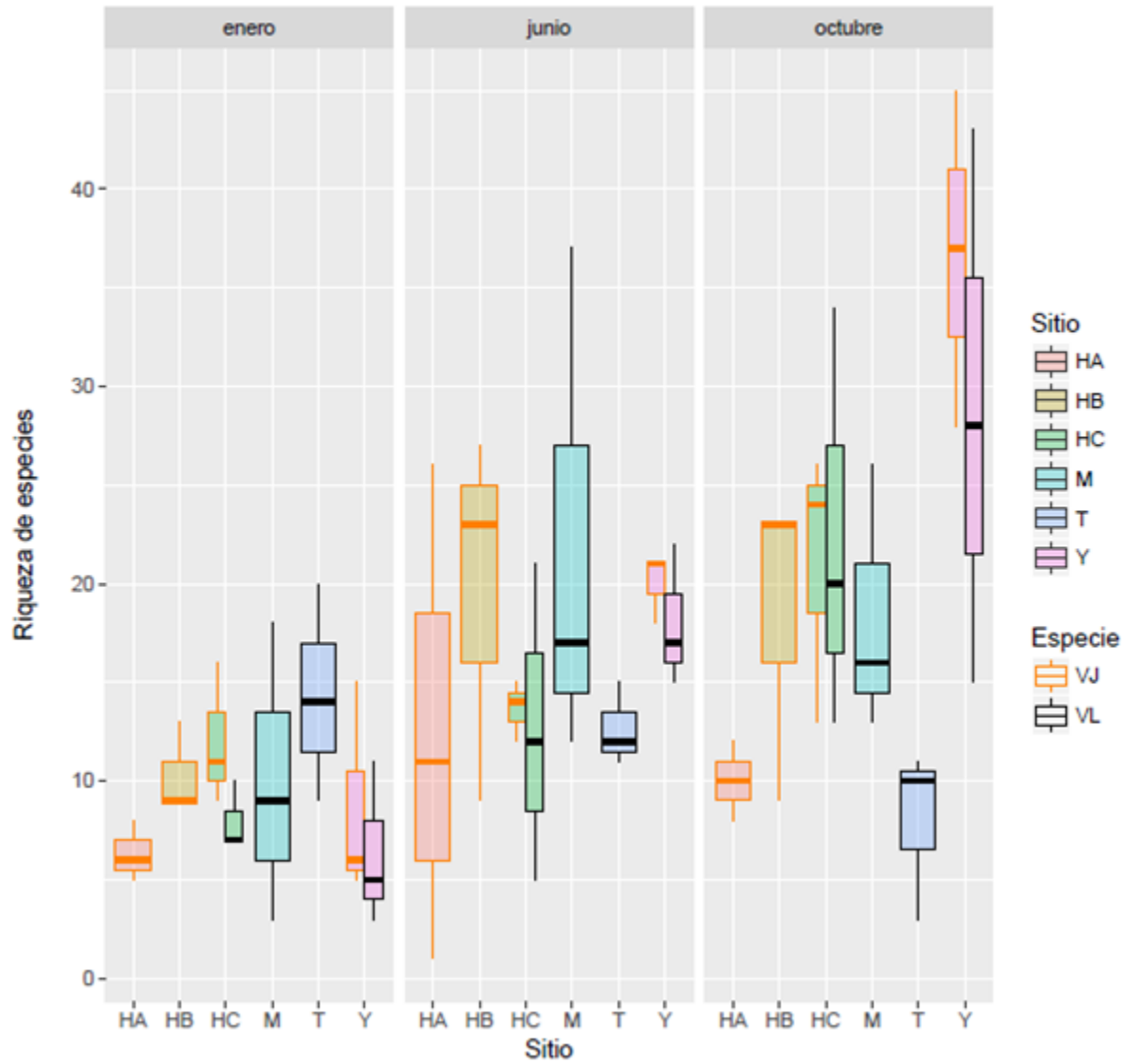
Wright, S. J. 1996. Phenological Responses to Seasonality in Tropical Forest Plants. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*: 440–460.

Yi, Z., F. Jinchao, X. Dayuan, S. Weiguo, and J. C. Axmacher. 2012. A Comparison of Terrestrial Arthropod Sampling Methods. *Journal of Resources and Ecology* 3: 174–182.

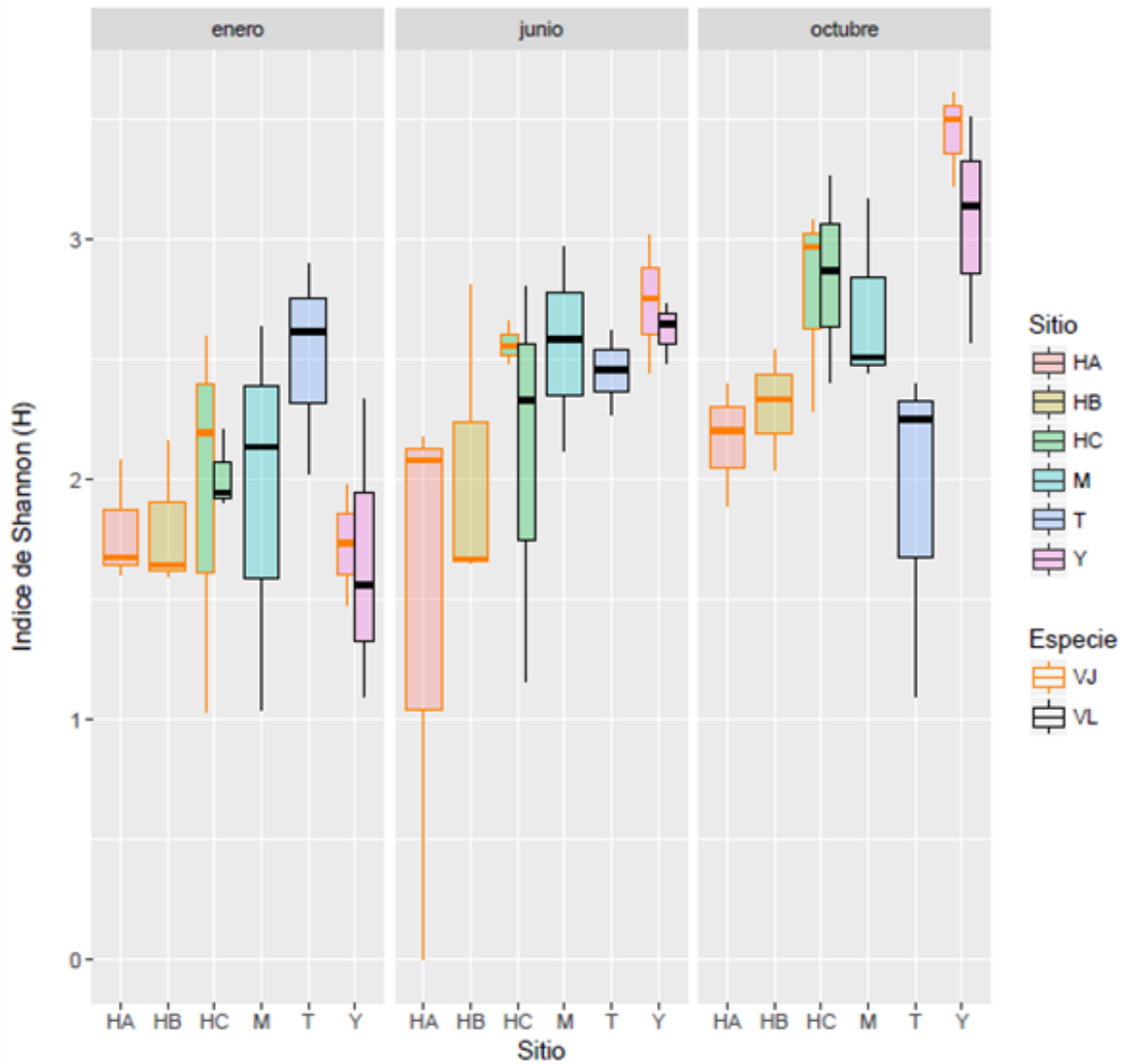


## ANEXOS

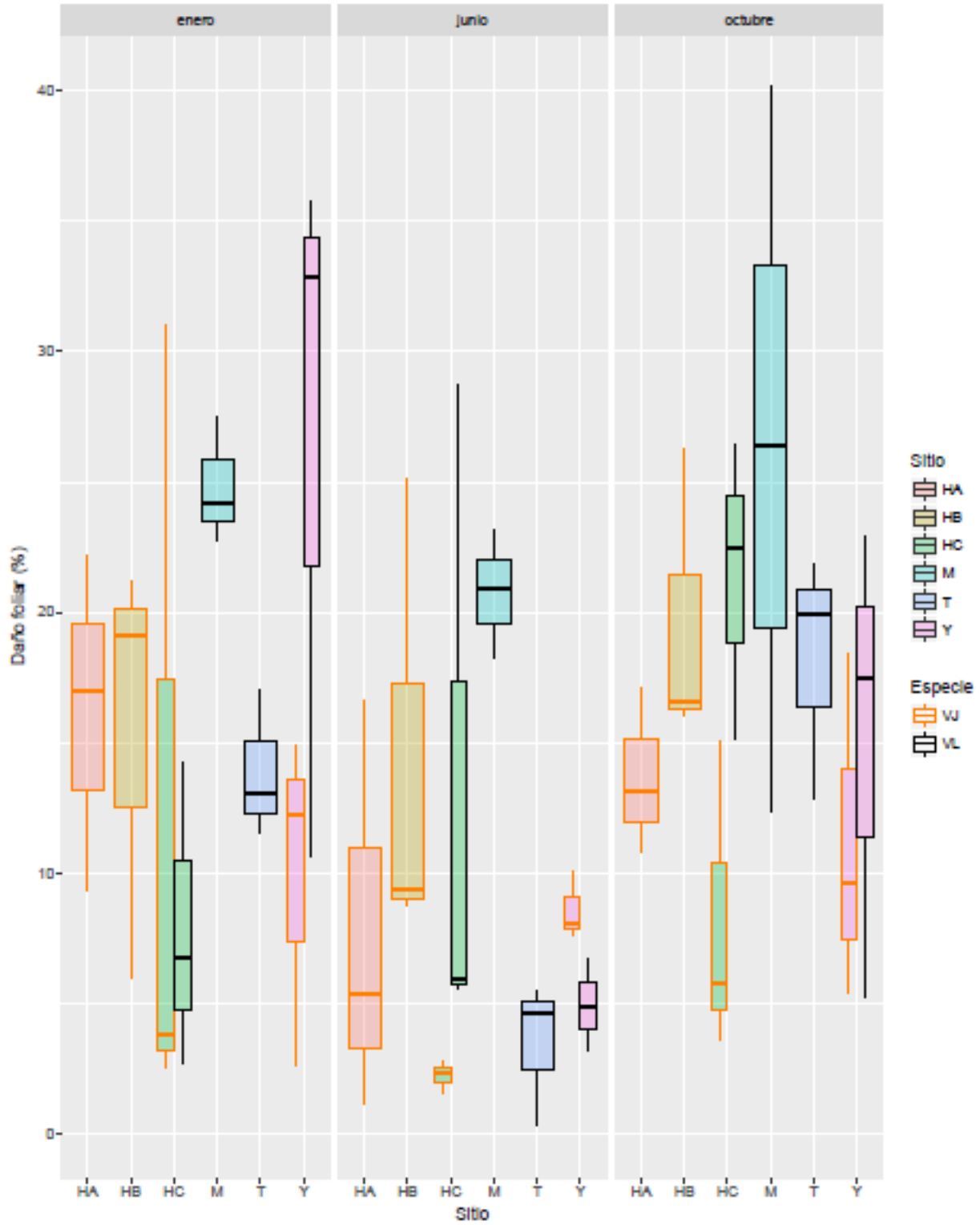
**Anexo 1.** Riqueza de morfoespecies de artrópodos por sitio y por especie en cada uno de los meses en los que realizamos el muestreo.



**Anexo 2.** Índice de Shannon de las comunidades de artrópodos por sitio y por especie en cada uno de los meses en los que realizamos el muestreo.



**Anexo 3.** Porcentaje de daño foliar por especies, sitio y mes de colecta.

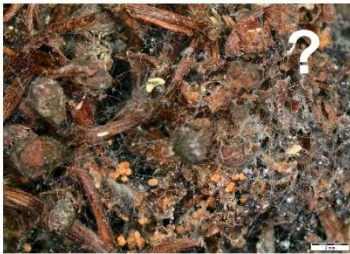


**Anexo 4.** Desarrollo de las larvas encontradas del orden Lepidoptera. Se identificaron las familias con el adulto sin embargo, en dos de las familias no se tienen identificados algunos estadios.

**Familia Tortricidae**



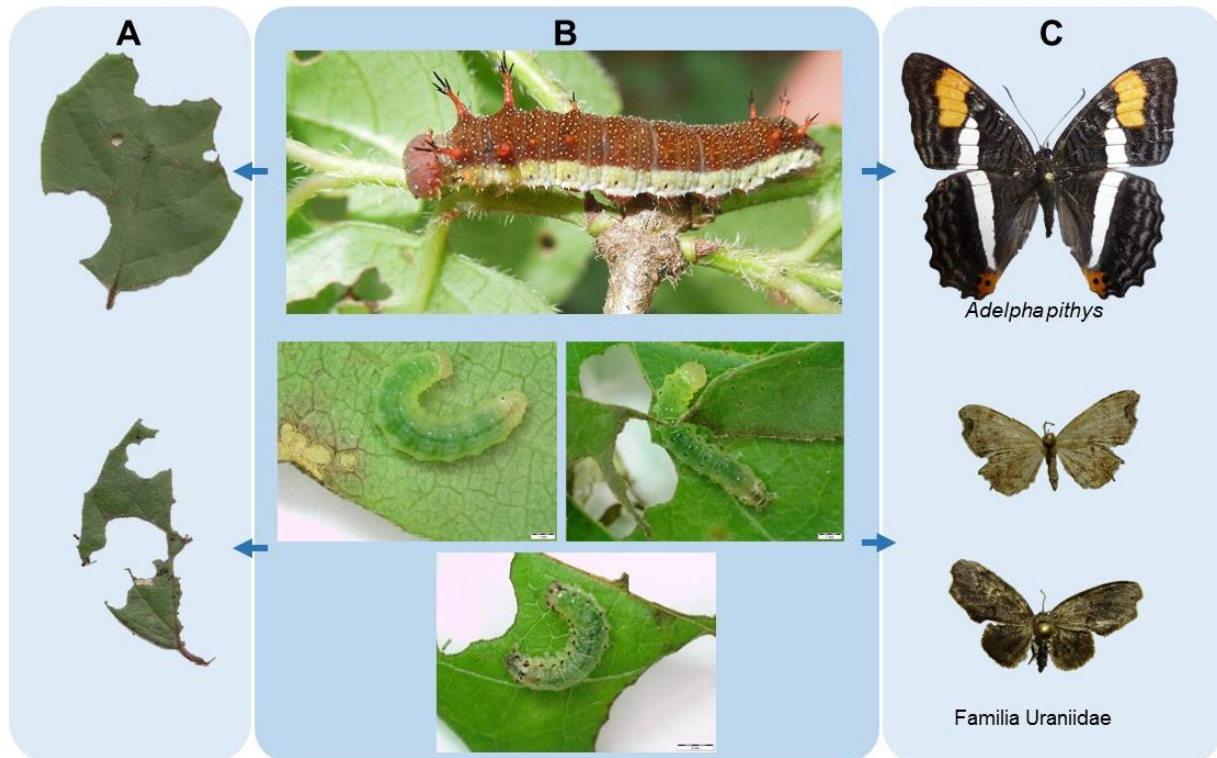
**Familia Gelechiidae**



**Familia Bucculatricidae**



**Anexo 5.** Desarrollo de larvas del orden Lepidoptera que se encontraron en VL. Las larvas (B) causan daño evidente en las hojas (A). La especie y familia a la que pertenecían las larvas fueron identificadas gracias al adulto (C).



**Anexo 6.** Listado de familias identificadas para artrópodos en general y cuales contaban con morfoespecies consideradas herbívoros potenciales.

<b>Araneae</b>	<b>Herbívoro potencial</b>
Anyphaenidae	X
Araneidae	X
Linyphiidae	X
Linyphiidae	X
Lyniphidae	X
Nesticidae	X
Salticidae	X
Salticidae	X
Scytodidae	X
Theridiidae	X
Thomisidae	X
<b>Coleoptera</b>	
Chrysomelidae	✓
Cleridae	X
Curculionidae	✓
Erotylidae	X
Lampyridae	X
Phengodidae	X
Staphylinidae	X
Trogossitidae	✓
<b>Diptera</b>	
Cecidomyiidae	X
Phoridae	X
Tephritidae	X
Tipulidae	X
<b>Hemiptera</b>	
Beriitidae	X
Cicadellidae	✓
Lygaeidae	X
Membracidae	✓
Miridae	✓
Nabidae	X
Pentatomidae	✓
Reduviidae	X
Rhopalidae	✓

Tingidae	✓
<b>Hymenoptera</b>	
<hr/>	
Braconidae	X
Chalcidoidea	X
Formicidae	X
Formicidae	X
Mymaridae	X
Scelionidae	X
<b>Lepidoptera</b>	
<hr/>	
Erebidae	✓
Gelechiidae	✓
Geometridae	✓
Hesperidae	✓
Noctuidae	✓
Nymphalidae	✓
Zygaenidae	✓